

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra pěstování lesů



**Struktura, vývoj a pěstování smrkobukových porostů  
v západních Krkonoších**

**Disertační práce**

Autor: Ing. Daniel Bulušek

Školitel: Prof. RNDr. Stanislav Vacek, DrSc.

2016

"Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma **Struktura, vývoj a pěstování smrkobukových porostů v západních Krkonoších** vypracoval samostatně s použitím uvedené literatury a na základě konzultací a doporučení školitele.

Souhlasím se zveřejněním disertační práce dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby."

V Jilemnici dne 15. 7. 2016

.....  
Ing. Daniel Bulušek

## **Poděkování**

Za odborné vedení a rady děkuji svému školiteli prof. RNDr. Stanislavu Vackovi, DrSc. za pomoc v terénu Ing. Zdeňku Vackovi a mé sestře Ing. Andree Buluškové. Velký dík také patří všem mým nejbližším za podporu, trpělivost a pochopení, kterou mi po celou dobu studia poskytovali.

Výzkum byl finančně podpořen interní grantovou agenturou FLD a grantem TA02020873 – Ekologicky opodstatněný management lesních ekosystémů v Krkonošském národním parku podle typů vývoje lesa.

## Abstrakt

Tato práce se zabývá problematikou struktury, vývoje a pěstování smrkobukových porostů v západních Krkonoších a zároveň také návrhem diferencovaného pěstování porostů v obdobných podmínkách prostředí. Cílem této studie bylo popsat strukturu dřevin přirozené obnovy a stromového patra, zhodnotit jejich dosavadní vývoj a predikovat vývoj budoucí a na základě podrobné analýzy stanovištních a porostních poměrů navrhnout rámcové směrnice managementu studovaných porostů i porostů nacházejících se v obdobných stanovištních a porostních podmínkách v Krkonoších. K tomuto účelu bylo využito především pěti trvalých výzkumných ploch (TVP) 1, 2, 8, 9 a 35 o rozměrech 50 × 50 m, které byly založené a pravidelně sledované od roku 1980 (TVP 1, 2, 8 a 9), TVP 35 byla založena v roce 2004, a řada dalších dílčích výzkumných ploch. Pro hodnocení přirozené obnovy byl na každé výzkumné ploše vyznačen transekt o rozměrech 50 × 5 m (250 m<sup>2</sup>). Do měření přirozené obnovy byli zahrnuti všichni jedinci přítomní na jednotlivých transektech, jejichž výčetní tloušťka byla < 7 cm. Po naměření všech dat byla hodnocena prostorová, druhová, výšková a tloušťková struktura. K zhodnocení stromového patra byli měřeni všichni jedinci na trvalé výzkumné ploše s výčetní tloušťkou ≥ 7 cm. Naměřená data byla následně vyhodnocena matematicko-statistickými metodami. Vizualizace horní etáže stromového patra a simulace vývoje byla provedena pomocí růstového simulátoru biodynamiky lesa – SIBYLA. Z výsledků vyplývá, že struktura porostů byla na jednotlivých trvalých výzkumných plochách velmi variabilní. Variabilita se projevovala u přirozeného zmlazení i v rámci jednotlivých transektů. Výrazné difference jsou patrné i ve vývoji porostů, které tak zákonitě poskytují prostor pro široké rozmezí přírodně blízké diferencované péče v rámci typů porostů a jednotlivých typů a podtypů vývoje lesa.

**Klíčová slova:** struktura lesních porostů, vývoj porostů, *Fagus sylvatica*, smrkobukové porosty, Krkonoše

## Abstract

The subject of dissertation is to evaluate the structure, development and silviculture spruce-beech stands in the western Giant Mountains and design of differentiated silviculture of these stand in similar environmental conditions. The aim of this study was to describe the structure of trees natural regeneration and the structure of tree layer, evaluate their current development and to predict future developments and based on detailed analysis of habitat and stand conditions to propose a framework directive management of the studied stands and stands located in similar habitat and stand conditions in the Giant Mountains. For this purpose were used primarily permanent research plots (PRP) 1, 2, 8, 9 and 35 with the dimensions of  $50 \times 50$  m, which were established and regularly monitored since 1980 (PRP 1, 2, 8 and 9), PRP 35 were established in 2004 and a number of other sub-plots. For the evaluation of natural regeneration was on each research plot marked transects  $50 \times 5$  m ( $250 \text{ m}^2$ ). Measurement of the natural regeneration included all individuals present at the individual transects, whose diameter breast-height diameter was  $< 7$  cm. After measuring all the data was evaluated spatial, species, height and thickness structure. To evaluate the tree layer were measured all individuals on permanent research plot with breast-height diameter  $\geq 7$  cm. The measured data were subsequently evaluated by mathematical-statistical methods. Visualization of the tree layer and development simulation was performed using the growth simulator biodynamic of forest – SIBYLA. The results show that the structure stands was on individual permanent research plots very variable. Variability occurred in natural regeneration even within individual transects. Significant differences are evident in the development of stands that provide space for a wide range of near natural differentiated care within of stands type and individual types and subtypes of forest development.

**Key words:** structure of forest stands, development of stands, *Fagus sylvatica*, spruce-beech stands, Giant Mountains

# Obsah

1. Úvod.....	10
2. Cíle práce .....	11
3. Rozbor problematiky .....	12
3.1. Struktura a vývoj porostů .....	12
3.2. Vývoj přírodních lesních porostů .....	13
3.2.1. Fylogenetický vývoj .....	15
3.2.2. Ontogenetický vývoj .....	16
3.2.2.1. Velký vývojový cyklus lesa .....	16
3.2.2.2. Malý vývojový cyklus lesa .....	18
3.3. Struktura lesních porostů .....	19
3.3.1. Struktura a vývoj smíšených lesních porostů v Krkonoších .....	20
3.3.2. Prostorová struktura .....	21
3.3.3. Věková struktura .....	22
3.3.4. Tloušťková struktura .....	23
3.3.5. Výšková struktura .....	23
3.4. Druhové složení .....	24
3.5. Odumřelé dřevo .....	25
3.6. Přirozená obnova .....	26
3.7. Ekologická stabilita lesních ekosystémů .....	27
3.8. Charakteristika dřevin smíšených porostů na studovaných lokalitách .....	28
3.8.1. Buk lesní ( <i>Fagus sylvatica</i> L.) .....	28
3.8.2. Smrk ztepilý ( <i>Picea abies</i> (L.) Karsten).....	29
3.8.3. Jedle bělokorá ( <i>Abies alba</i> Mill.) .....	30
3.8.4. Javor klen ( <i>Acer pseudoplatanus</i> L.).....	31
3.9. Lesnický management v chráněných územích .....	32
3.9.1. Zásady lesnického managementu .....	32
3.9.2. Pěstování smíšených porostů s dominantním bukem lesním .....	33

4.	Metodika .....	34
4.1.	Charakteristika zájmové oblasti.....	34
4.1.1.	Základní charakteristika TVP.....	35
4.1.1.1.	TVP 1 – U Tunelu.....	35
4.1.1.2.	TVP 2 - Vilémov.....	36
4.1.1.3.	TVP 8 - Nad Benzínou 2.....	37
4.1.1.4.	TVP 9 - Nad Benzínou 1.....	38
4.1.1.5.	TVP 35 – Chojník – bučina.....	39
4.2.	Rámcová metodika řešení.....	41
4.2.1.	Struktura a vývoj porostů .....	41
4.2.2.	Přirozená obnova porostů.....	44
4.2.3.	Zdravotní stav porostů.....	44
4.2.4.	Návrh zásad diferencovaného managementu studovaných porostů.....	46
5.	Výsledky .....	47
5.1.	Přirozená obnova .....	47
5.1.1.	Trvalá výzkumná plocha 1 – U Tunelu .....	47
5.1.2.	Trvalá výzkumná plocha 2 – Vilémov .....	50
5.1.3.	Trvalá výzkumná plocha 8 – Nad Benzínou 2 .....	53
5.1.4.	Trvalá výzkumná plocha 9 – Nad Benzínou 1 .....	56
5.1.5.	Trvalá výzkumná plocha 35 – Chojník – bučina.....	59
5.2.	Stromové patro .....	62
5.2.1.	Trvalá výzkumná plocha 1 – U Tunelu .....	62
5.2.1.1.	Základní porostní charakteristiky .....	62
5.2.1.2.	Horizontální struktura porostu .....	63
5.2.1.3.	Vertikální struktura porostu .....	65
5.2.1.4.	Biodiverzita porostu .....	66
5.2.1.5.	Denzita porostu .....	67
5.2.1.6.	Zdravotní stav porostu .....	68
5.2.2.	Trvalá výzkumná plocha 2 – Vilémov .....	70

5.2.2.1.	Základní porostní charakteristiky .....	70
5.2.2.2.	Horizontální struktura porostu .....	70
5.2.2.3.	Vertikální struktura porostu .....	72
5.2.2.4.	Biodiverzita porostu .....	73
5.2.2.5.	Denzita porostu .....	74
5.2.2.6.	Zdravotní stav porostu .....	75
5.2.3.	Trvalá výzkumná plocha 8 – Nad Benzínou 2 .....	77
5.2.3.1.	Základní porostní charakteristiky .....	77
5.2.3.2.	Horizontální struktura porostu .....	77
5.2.3.3.	Vertikální struktura porostu .....	79
5.2.3.4.	Biodiverzita porostu .....	80
5.2.3.5.	Denzita porostu .....	81
5.2.3.6.	Zdravotní stav porostu .....	82
5.2.4.	Trvalá výzkumná plocha 9 – Nad Benzínou 1 .....	83
5.2.4.1.	Základní porostní charakteristiky .....	83
5.2.4.2.	Horizontální struktura porostu .....	84
5.2.4.3.	Vertikální struktura porostu .....	86
5.2.4.4.	Biodiverzita porostu .....	87
5.2.4.5.	Denzita porostu .....	88
5.2.4.6.	Zdravotní stav porostu .....	89
5.2.5.	Trvalá výzkumná plocha 35 – Chojník – bučina.....	90
5.2.5.1.	Základní porostní charakteristiky .....	90
5.2.5.2.	Horizontální struktura porostu .....	91
5.2.5.3.	Vertikální struktura porostu .....	93
5.2.5.4.	Biodiverzita porostu .....	94
5.2.5.5.	Denzita porostu .....	95
5.2.5.6.	Zdravotní stav porostu .....	96
5.3.	PCA analýza .....	97
5.4.	Rámcové směrnice obnovy a výchovy porostů .....	98
6.	Diskuze .....	103
6.1.	Přirozená obnova .....	103
6.2.	Stromové patro .....	105



6.3.	Biodiverzita .....	106
6.4.	Zdravotní stav .....	106
6.5.	PCA analýza .....	107
7.	Závěr a využití výsledků .....	108
7.1.	Závěr.....	108
7.2.	Využití výsledků.....	109
8.	Literatura.....	110

# 1. Úvod

Má disertační práce je na téma „Struktura, vývoj a pěstování smrkobukových porostů v západních Krkonoších“, neboť toto téma je v současné době výrazně intenzivně studované, což potvrzuje řada autorů zabývajícím touto problematikou v odborných publikacích (Closset-Kopp et al., 2006; Klopčič a Bončina, 2011; Kucbel et al., 2012; Rugani et al., 2013). Podstatnou výhodou mé práce bylo, že jsem svým výzkumem nemalým dílem přispěl ke kontinuitě dlouhodobého lesnického výzkumu, který probíhá na trvalých výzkumných plochách v Krkonošském národním parku (KRNAP) již po několik desetiletí. Výsledky plynoucí z výzkumu jsou dále zohledňovány při tvorbě plánu péče o Krkonošský národní park a při plánování a realizaci přírodě blízkého managementu lesních ekosystémů v Krkonoších.

Současný stav lesních porostů v Krkonošském národním parku je výsledkem dlouhodobého působení jak faktorů přírodních, tak i faktorů antropogenních. Lesy Krkonoš byly do 13. století pokryty převážně pralesy smrku, jedle a buku, které přecházely nad horní hranici lesa v porosty kleče. V té době začala kolonizace, s kterou postupně docházelo k nárůstu spotřeby dřeva (Průša, 1990). K nejrozsáhlejším těžbám dřeva docházelo od poloviny do konce 16. století, kdy byla pro spotřebu kutnohorských dolů téměř beze zbytku vytěžena východní část Krkonoš. Místní doly a hutě spotřebovaly výraznou část porostů středních Krkonoš v povodí Labe a západních Krkonoš v povodí Jizery a Jizerky (Lokvenc, 1992). Velká spotřeba dřeva vedla k vytlačování lesa na méně úrodná místa. Původní lesy zůstaly zachovány jen na nepřístupných lokalitách. Stav krkonošských lesních porostů se začal zlepšovat až okolo roku 1800, kdy se začalo se systematickou obnovou a umírněnou těžbou lesů (Průša, 1990). Současné prostorové uspořádání, rozmístění lesů a jejich druhová skladba jsou výsledkem praktikovaných hospodářských způsobů, uplatňovaných v krkonošských lesích zejména v posledních 250 letech, a oproti původním porostům je zde výrazně méně zastoupena jedle bělokorá, buk lesní a listnáče vůbec na úkor smrku ztepilého (Sýkora et al., 1983; Vacek et al., 2012a).

V současnosti se na lesní porosty v národních parcích Krkonoš (Krkonošský národní park a Karkonoski park narodowy) stále více nahlíží z komplexního ekologického hlediska v úzké vazbě na dané stanovištní (makrostanovištní i mikrostanovištní) a porostní poměry v širších interakcích i s ohledem na okolní ekosystémy (Vacek et al., 2010). Tento trend směřování lesního hospodaření k přírodě blízkému paralelně probíhá na mnoha místech po celé Evropě (Szwagrzyk et al., 2012). Lesnický i obecně přírodovědecký pohled na les je spojen s trvalostí

a kontinuitou funkcí lesa, a to jak funkcí produkčních, tak i ekologických (Vacek et al., 2007). V souvislosti s tím je poznání spontánních vývojových procesů lesních ekosystémů, které se uplatňují v porostech, nezastupitelné (Papaik a Canham, 2006). Proto jsou poznatky o struktuře a vývoji přírodě blízkých lesů pro lesnictví jedním z nejdůležitějších vodítek. Zejména na těchto poznacích závisí optimální volba přírodě blízkých způsobů obhospodařování (Klopčič a Bončina, 2011). Ve specifických krkonošských podmínkách byly lesy dlouhodobě ovlivňovány člověkem a z tohoto důvodu, není často možné uplatňovat člověkem neovlivněný proces vývoje lesů, který je však vzhled k metodice péče o jednotlivé typy ekosystémů třeba poznat a to pokud možno na porostech autochtonních a přírodních, které jsou lidskou činností v podstatě nenarušeny. Pokud autochtonní či přírodní porosty neexistují, je nutné jim dát dostatečný prostor alespoň v lesích přírodě blízkých a ve většině případů je přípustné či dokonce žádoucí pomoci vývoji vhodným přírodě blízkým managementem (Lindh a Muir, 2004), tím se zkrátí doba k dosažení cílového stavu, kdy bude moci být lesní ekosystém ponechán spontánnímu přirozenému vývoji, podle požadavků ochrany přírody (Götmark, 2009; Vacek et al., 2014). V krkonošských porostech byl v nedávné době úspěšný vývoj porostů velmi negativně ovlivněn zejména imisně ekologickou kalamitou probíhající od konce 70. let 20. století, jejíž dopady na lesní porosty musí být řešeny citlivou diferencovanou péčí o lesní ekosystémy vedoucí k posílení jejich ekologické stability, biodiverzity a jejich autoregulačních procesů. (Vacek et al., 2010).

## 2. Cíle práce

Cílem práce je zhodnocení a popsání struktury a vývoje smrkobukových porostů v západních Krkonoších a návrh diferencovaného pěstování těchto porostů v obdobných podmínkách prostředí.

Výzkumné otázky vedoucí k dosažení vytyčeného cíle:

- 1 Jaká je horizontální a vertikální struktura porostů?
- 2 Jak probíhal vývoj v minulosti a jaká je predikce vývoje porostů?
- 3 Jaký charakter má přirozené obnova zkoumaných porostů?
- 4 Jaký je zdravotní stav porostů?

Přínosem výsledků této práce by proto mělo být přispění nejen k hlubšímu pochopení struktury a vývoje smrkobukových porostů v oblasti Krkonoš, ale také ke koncepci plánu péče

KRNAP a využití pro tvorbu rámcových zásad obhospodařování lesních porostů v podobných stanovištních a porostních podmínkách.

### **3. Rozbor problematiky**

#### **3.1. Struktura a vývoj porostů**

Jednou z pozoruhodných vlastností přírodních lesních společenstev je nejednotný charakter distribuce druhů. Díky tomu lze lesní ekosystémy považovat za specifickou mozaiku mikrocenóz. Způsob jakým rostlinné druhy koexistují, závisí zejména na dvou hlavních skupinách faktorů: vnitřních (specifické preference, požadavky a tolerance) a vnějších (přírodní zdroje - jejich dostupnost a rozdělení). Tyto soubory faktorů pak ovlivňují vývoj a určují strukturu a vnitřní porostní uspořádání, což snižuje kompetici a zlepšuje využití jednotlivých zdrojů (Bobic, 1998), tím je tak utvářena celková biodiverzita lesních ekosystémů, kterou lze obecně definovat jako rozmanitost života a životních procesů, včetně genů, druhů, společenstev a celých ekosystémů a jejich ekologických a evolučních procesů, které zajišťují jednotlivé funkce (Venier et al., 2014).

Struktura a vývoj porostů jsou nezastupitelné aspekty, a jejich pochopení v přírodě blízkých společenstvech je jedním z nejdéle trvajících úkolů v ekologickém výzkumu (Kunstler et al., 2012). Rozmanitost struktury hraje velmi důležitou roli při objasňování ekosystémových procesů a funkcí, zejména při analýzách lesních dynamik (Korpeľ, 1995; Manabe et al., 2000). Strukturální charakteristiky jsou využívány k výzkumu prostorové a časoprostorové dynamiky a k objasňování zákonitostí obnovy. Distribuce stromů v různých porostních etážích jsou důležitým faktorem, který ovlivňuje základní procesy obnovy, růstu a úmrtnosti (Boyden et al., 2005; Hao et al., 2007). V lesích mírného pásu vertikální heterogenita obecně ukazuje silný vliv vztahů mezi jednotlivými stromy a mezi různými druhy stromů. Stromy v horní etáži výrazně utvářejí mikroklima porostů, které má vliv na proces obnovy. Přítomnost stromů různých velikostí, struktura jejich korun, zápoj a velikost mezer v zápoji formují rychlost růstu spodních pater, jakož i druhové složení (Podlaski, 2010). Vertikální heterogenita je tak jedním z hlavních faktorů určujících porostní vývoj jak v čase, tak i v prostoru (Nakashizuka, 2001). Co nejdůkladnější pochopení výše zmiňovaných faktorů je tak obzvláště důležité chceme-li co nejoptimálněji využívat přírodních procesů ke zlepšování současného stavu antropogenně ovlivněných lesů, pomocí diferencované přírodě blízké péče. Strukturou a vývojem porostů se v současné době i v době nedávno minulé

zabývá celá řada autorů v Krkonoších (např. Vacek, 1981; Vacek et al., 1987; Vacek et al., 2009a; Vacek et al., 2010; Vacek et al., 2012b) na Šumavě (např. Vacek et al., 2009b), v Orlických horách (Vacek et al., 2013a), na Slovensku (Kucbel et al., 2012; Saniga a Balanda, 2008), v Německu (von Oheimb et al., 2005), v Polsku (Jaworski et al., 2002), ve Slovinsku (Rugani et al., 2013), Chorvatsku (Čavlovič et al., 2006), ve Francii (Closset-Kopp et al., 2006) ve Španělsku (Merino et al., 2007) v Itálii (Piovesan et al., 2005) či Albánii (Meyer et al., 2003).

### **3.2. Vývoj přírodních lesních porostů**

Poznání přírodního stavu lesa poskytuje znalost spontánních vývojových tendencí všech ekosystémů, které se uplatňují ve všech porostních typech, kterými je výchozí přírodní stav obvykle díky lidské činnosti pozměněn. Proto jsou poznatky o struktuře a vývoji přírodních lesů pro současné střeoevropské lesnictví jedním z nejdůležitějších vodítek (Poleno et al., 2007a). V souvislosti s tím je poznání spontánních vývojových procesů lesních ekosystémů, které se uplatňují v porostech, nezastupitelné (Papaik a Canham, 2006). Zejména na těchto poznacích pak závisí optimální volba přírodě blízkých způsobů obhospodařování (Klopčič a Bončina, 2011), které mají mimo jiné zaručovat maximální ekologickou i biologickou rozmanitost lesních ekosystémů (Vacek et al., 2007)

Ve střední Evropě nejsou žádné typické pralesy, protože všechny lesní ekosystémy byly ovlivněny a zpravidla jsou i dále ovlivňovány nepřímými faktory, jako jsou průmyslové imise či narušení hydrologických podmínek (Podlaski, 2004). Poslední zbytky přírodních bučin s vysokým stupněm přirozenosti se téměř výhradně nacházejí pouze v jihovýchodní Evropě (Korpeľ, 1995). V Albánii, Rumunsku a na Ukrajině můžeme nalézt přírodní bučiny s vysokým stupněm přirozenosti výjimečné velikosti, větší než 1000 ha (Stoiculescu, 2001; Tabaku, 2000). Ve střední Evropě se nachází pouze několik fragmentů přírodě blízkých bukových lesů, kromě studovaných lokalit jsou to lesy v Sarrahn v Německu (von Oheimb et al., 2005), v La Tillaie ve Francii (Pontailler et al., 1997), na Slovensku (Korpeľ, 1995; Kucbel et al., 2012) a v Polsku (Paluch, 2007). Takové lesní ekosystémy jsou pak dynamické společenstva variabilní v rámci prostoru a času (Fischer et al., 2013) a vzhledem k tomu a nutnosti přežití se musí lesní ekosystémy i jednotlivé organismy, které je tvoří, permanentně vyvíjet a přizpůsobovat vnějšímu prostředí a jeho variabilitě (van Couwenberghe et al., 2013). Jako vnější prostředí lesních ekosystémů lze definovat soubor mnoha faktorů jak biotických, tak abiotických, které se neustále s různou intenzitou, frekvencí a tempem mění a nepřetržitě

tak ovlivňují lesní ekosystémy. Variabilita prostředí tak utváří předpoklady i pro variabilitu vývoje v lesních společenstvech, která pod vlivem určitých reakcí a interakcí vyvolává nepřetržitou proměnu vzhledu a stavu lesních porostů, jak v čase, tak i v prostoru. Tento vývojový proces nazýváme evolucí. Výsledkem evoluce jsou genotypově a fenotypově měnícím se podmínkám přizpůsobené druhy, jedinci jednotlivých druhů a z lesnického pohledu lesní společenstva daných druhů (Poleno et al., 2007a). Dochází tak paralelně ke vzniku rozličné porostní mozaiky, která je ovlivněna faktory, které lze klasifikovat jako: endogenní a exogenní.

Za nejvýznamnější endogenní faktor je považována životní strategie jednotlivých druhů (Falińska, 1991), přičemž s tím úzce souvisí fakt, že v lesích mírného pásu, je vzájemná konkurence mezi stromy způsobená soutěží o světlo vnímána jako základ porostní dynamiky (Oliver a Larson, 1996). Na základě tohoto předpokladu, rozdíly v reakci druhů na dostupnost světla do značné míry utvářejí druhové soužití a v konečném důsledku i obecné složení a strukturu (Silvertown, 2004). Během fáze obnovy pak vedou tyto rozdíly k odlišným podmínkám podél gradientu dostupnosti světla (van Couwenberghe et al., 2013). Vzhledem k této teorii mohou mezery v zápoji klíčovou roli v udržování druhové rozmanitosti a zároveň zaručují obnovu druhů s různými požadavky na světlo (Gravel et al., 2010). Ať již zastínění tolerujících, které přežívají v hojném počtu i za nízké hladiny světla a zároveň reagují méně výraznou změnou růstu na narušení zápoje, nebo druhy s velmi nízkou tolerancí zastínění s vysokou mortalitou při nízkých hladinách světla, které však na druhou stranu mají velmi silné růstové reakce na narušení zápoje (Kobe, 1997). Tyto kontrastní strategie mohou vést ke změnám v hierarchiích podél světelného gradientu (van Couwenberghe et al., 2013) a lze je rámcově charakterizovat jako dřeviny pionýrské a stín tolerující, pozdních vývojových stadií, které postupně během sukcese nahrazují na světlo náročné pionýrské druhy. Mezi stín tolerující stromy pozdních sukcesních stadií patří např. buk lesní či jedle bělokorá, které jsou považovány za nejvíce stín tolerantní druhy v podmínkách střední Evropy (Szwagrzyk et al., 2012), smrk ztepilý je považován jen za mírně stín tolerující dřevinu s vyšší tolerancí k zastínění v mladším věku (Paluch a Jastrzębski, 2013), z dřevin pionýrských stadií lze uvést např. borovici lesní, břízu bělokorou (Nunes et al., 2013) či jeřáb ptačí (Hamberg et al., 2015).

Mezi nejvýznamnější exogenní faktory patří - stanovištní heterogenita (Bílek et al., 2014; van Wirdum, 1991) a disturbance (Firm et al., 2009; Foster et al., 1998). Větší pozornost byla věnována disturbancím a pochopením jejich vlivu na vývoj přírodě blízkých lesů ve střední Evropě zejména v posledních několika desetiletích (Kenderes et al., 2008; Trotsiuk et al.,

2012). Disturbance lze charakterizovat jako faktory narušení, způsobující změnu či transformaci v ustáleném lesním ekosystémovém stavu, v podmínkách stálé biologické rozmanitosti, biomasy a produktivity, které zpravidla mohou směřovat k obnovení předešlého stavu, nebo k jinému stavu (van Andel a Aronson, 2012). Obecně lze říci, že disturbance je každá samostatná událost, vedoucí k odstranění části organismů (Begon et al., 1995), čímž se uvolní prostor a zdroje, které mohou využívat noví jedinci (Fischer, 2013). Disturbance jsou nedílnou součástí lesních ekosystémů (Foster et al., 1998), mezi základní původce se řadí: větrné kalamity, sucho, narušení způsobené sněhem a ledem, hmyzí škůdci a oheň (Dale, 2000). Ve střední Evropě se velikostí, distribucí a jejich tvorbou zabývá celá řada prací (Drössler a von Lüpke, 2005; Kenderes et al., 2008; Zeibig et al., 2005). V Krkonoších se vyskytují zejména disturbance způsobené větrem a hmyzími škůdci (Vacek et al., 2010). Obdobný trend režimu disturbancí z bukových lesů s obvyklou dominancí drobných porostních mezer s větrem jako hlavním tvůrcem narušení prezentuje i práce (Firm et al., 2009). Ke vzniku disturbancí také často přispívají lidé, např. zavedením nepůvodních ekotypů jednotlivých druhů, které nejsou dobře přizpůsobené daným podmínkám či imisnímu ohrožení jako se to stalo v Krkonoších (cf. Vacek et al., 2012a).

### **3.2.1. Fylogenetický vývoj**

Fylogenetickým vývojem lesních ekosystémů je nazýváno postupné osídlování krajiny dřevinami po ústupu ledovce. Nebýt antropogenních vlivů, byl by současný stav lesních porostů výsledkem právě tohoto dlouhodobého vývoje (Kupka, 2005). V posledních desetiletích studium fylogenetického vývoje hraje stále důležitější roli v ekologii a chápání ekosystémových procesů (Erickson et al., 2014). Znalosti fylogenetických vztahů mezi druhy mohou být využity pro další zhodnocení mnoha různých ekologických aspektů např. kompetičních vztahů (Cavander-Bares et al., 2009), vlivu patogenů (Gilbert a Webb, 2007) či prostorové diferenciací fylogenetické rozmanitosti (Graham a Fine, 2008). Nicméně pro současný aktuální a také potenciální stav přírodně blízkých lesů ve střední Evropě je determinující jejich vývoj od poslední doby ledové - Würmského glaciálu. Po ústupu evropského kontinentálního ledovce pozvolna docházelo k návratu a migraci vegetace z oblastí, do nichž se musela uchýlit v době maximálního zalednění, tedy z oblastí jižněji položených nebo z lokalit s relativně příznivějšími mezoklimatickými a mikroklimatickými podmínkami - refugii. Přičemž charakter pohoří v celkovém uspořádání střední Evropy se přitom zásadně spolupodílel na výrazném poklesu biodiverzity lesních společenstev, neboť jejich převažující rovnoběžkový tvar bránil v plynulém pohybu ekosystémových společenstev

severojižním směrem. Na druhou stranu byly na jižních svazích pohoří příhodné podmínky zejména pro uchování náročnější teplomilné vegetace (Podrázský, 1999). Vzhledem k tomu se lesy v Evropě v průběhu fylogenetického vývoje vyvinuly v relativně druhově bohaté a ekologicky stabilní ekosystémy, jejichž druhové složení, prostorová, věková a genetická skladba závisí na vlastnostech jednotlivých biotických a abiotických složek prostředí (Gratzer et al., 2004).

### **3.2.2. Ontogenetický vývoj**

V rámci ontogenetického vývoje rozlišujeme ve střední Evropě dva cykly přírodních lesů:- velký a malý vývojový cyklus lesa, které jsou v určitých stádiích vzájemně propojené. Jejich charakteristiku uvádějí např. Schmidt-Vogt (1991), Jaworski (2000) či Poleno et al. (2007a). Toto pojetí časové a prostorové dynamiky lesních ekosystémů pak tvoří základní rámec vývoje pro přírodní lesy mírného pásma (Korpel', 1995). Procesy vzniku a zániku části přírodních lesních ekosystémů jsou však v podstatě v průběhu vývojového cyklu lesa dány hlavními edifikátory, tj. základními dřevinami. Střídáním vývojových stadií a fází v rámci vývojového cyklu přírodního lesa představuje různou míru a dynamiku využívání jeho produkčního a růstového prostoru korunami stromů jednotlivých dřevin, která je determinovaná jejich fyzickým věkem, ekologickou valencí a kompetičními schopnostmi. Tento proces následně vede k markantní změně prostorové struktury v průběhu vývojového cyklu (Gratzer et al., 2004).

#### **3.2.2.1. Velký vývojový cyklus lesa**

Velký vývojový cyklus lesa je proces charakteristický sekundární sukcesí, která probíhá na ploše o řádové velikosti v ha a v časovém rozmezí staletích (Poleno et al., 2007a). Počátek velkého vývojového cyklu lesa nastává na lesní půdě zbavené souvislého lesního porostu, následkem katastrofických disturbancí (Barnes et al., 1998), které jsou do značné míry nepředvídatelné a vedou k významným změnám v porostní dynamice (Paluch, 2007). Velké disturbance jsou v přírodních podmínkách způsobeny zejména velkými větrnými kalamitami, rozsáhlými požáry či přemnožením některých herbivorů (Dale, 2000). Sekundární sukcese zde začíná postupným šířením tzv. pionýrských dřevin (Poleno et al., 2007b), přičemž v určitých podmínkách může této fázi předcházet krátká perioda s dominancí bylin a keřů (Bose et al., 2014). Mezi nejdůležitější pionýrské dřeviny, které se vyskytují ve studovaných oblastech v Krkonoších lze zařadit zejména břízu bělokorou (cf. Nunes et al., 2013) a jeřáb ptačí (cf. Hamberg et al., 2015). Pionýrské dřeviny obecně jsou adaptovány k rychlému



osídlení volných ploch (Košulič, 2010). Jsou charakteristické velmi brzkou a zpravidla každoroční fruktifikací, tvorbou velkého množství lehkých semen, která mohou být snadno roznášena větrem, vodou i živočichy, nepatrnou tolerancí k zastínění a vysokou odolností vůči extrémním klimatickým podmínkám holin (hlavně vůči mrazu, slunečnímu záření, větru a suchu) - (Poleno et al., 2007b). Pionýrské dřeviny se také vyznačují velmi rychlým růstem v mládí, brzkou kulminací přírůstu, ale také jeho poměrně časným poklesem. Další významnou vlastností většiny pionýrských dřevin je jejich poměrně krátká životnost (Vacek et al., 2010).

Nástupem pionýrských dřevin začíná probíhat fáze tzv. přípravného lesa. Pionýrské dřeviny vytvářejí vhodné podmínky pro dřeviny klimaxové, které zpravidla lépe snášejí zastínění, a tak fáze přípravného lesa pomalu plynule přechází do fáze tzv. přechodného lesa (Vacek et al., 2007). V této fázi dochází k pomalé kolonizaci druhů, které jsou citlivé na podmínky volné plochy a kontinuálně navazují na předchozí kolonizaci stanoviště tzv. pionýrských druhů. Tato fáze tak v podstatě probíhá pod krytem pionýrských druhů (Chapman et al., 2006). Takto probíhající vývojový proces je většinou velmi pomalý a může trvat mnoho staletí (Matuszkiewicz et al., 2013), přičemž je ovlivněn řadou omezení např. omezenými možnostmi šíření rostlin (Bellemare et al., 2002), typem opadu či ekologickými a půdními podmínkami (Hermy a Verheyen, 2007). Ve výsledku tento vývoj při absenci nejrůznějších disturbancí, které mohou opakovaně jednotlivá vývojová stadia narušovat, vede k postupnému nahrazení světlomilných druhů dřevin dřevinami k zastínění tolerantnějšími (Petritan et al., 2012) a k nástupu fáze tzv. závěrečného lesa (klimaxu) - (cf. Poleno et al., 2007a). V některých případech ovšem dřeviny přípravného lesa mohou zachovat svůj vliv v rámci klimaxu dokonce po celá staletí v závislosti na maximálním stáří dominujících druhů (Bose et al., 2014).

V posledním závěrečném stádiu lesa dominují dřevinné skladbě převážně klimaxové dřeviny, které lze charakterizovat jako dřeviny, které jsou nejlépe adaptované na svoje stanoviště, kde se dlouho vyvíjely jejich předešlé generace stabilizující se selekcí (Košulič, 2010). U klimaxových dřevina začíná fruktifikace ve vyšším věku a výskyt semenných let se mnohdy vyznačuje nepravidelností. Vzhledem k velikosti a váze semen je značně omezena možnost šíření do větších vzdáleností od mateřských stromů klimaxových dřevin (Poleno et al., 2007b). Klimaxové dřeviny se dále vyznačují malou odolností vůči klimatickým extrémům a také pomalým růstem v mládí a pozdní kulminací přírůstu. Velký význam u těchto dřevin má jejich dlouhá životnost (Vacek et al., 2010). Klimaxové druhy ať již

k zástinu tolerantní, které jsou převažující, či stín špatně snášející a jejich vzájemný kompetiční vývoj během sukcese ovlivňují akumulaci biomasy, charakter a kvalitu opadu či rozpad a koloběh živin (Jacob et al., 2010; Harmon et al., 2013). Výsledná dřevinná skladba pak velice citlivě odráží vlastnosti daného prostředí. Tato fáze je finální fází a velký vývojový cyklus lesa uzavírá (Poleno et al., 2007a).

### 3.2.2.2. Malý vývojový cyklus lesa

Malý vývojový cyklus lesa je proces, který byl popsán na základě studia jednotlivých etází přírodě blízkých smíšených lesů (Korpeľ, 1995; Leibundgut, 1993; Otto, 1994). Probíhá v rámci klimaxu (Vacek et al., 2007) na plochách cca od 0,3 do několika ha, přičemž celková plocha zabraná jednotlivými stadii je více či méně úměrná délce vývojového cyklu. Jednotlivá vývojová stadia v závislosti na druhovém složení a místních podmínkách mohou trvat od několika desítek po několik stovek let (Podlaski, 2004) a zpravidla se liší v objemu živého a odumřelého dřeva (Šamonil a Vrška, 2007). Jednotlivá vývojová stadia přírodního lesa v rámci malého vývojového cyklu jsou stadium rozpadu, dorůstání a optima (Korpeľ, 1982). Každé stadium je charakteristické v rámci své struktury a odpovídá určitému stupni vývojového cyklu přírodě blízkých lesů (Ellenberg a Leuschner, 1996; Jaworski, 1997). Rozlišování jednotlivých stadií bylo do 90. let 20. století prováděno vizuálním odhadem na základě práce Leibundgut (1959) - (cf. Šamonil a Vrška, 2007). Pro podrobnější hodnocení jednotlivých vývojových stadií rozdělil Podlaski (2004) jednotlivá stadia ještě na dílčí fáze. Stadium dorůstání má fáze - obnovy, selekce, vícevrstevné struktury a jednovrstevné struktury s autoredukci na niž navazuje fáze poklesu (zejména počtu jedinců), která přechází do stadia dorůstání, které má fázi vícevrstevné struktury a stárnutí. Poté následuje studium rozpadu s fázemi obnovy, dvouvrstevné struktury, vícevrstevné struktury a selekce. V důsledku toho se používají i přesnější metody pro vyhodnocení jednotlivých částí vývojových cyklů (Šamonil a Vrška, 2007). Postupy, které se používají v současnosti, jsou daleko více přesné a jsou to např. dendrochronologické analýzy (Podlaski, 2004), statistické metody (Podlaski, 2006; Vacek et al., 2010) či metody opakovaného měření studovaných porostů (Jaworski a Podlaski, 2007; Vrška et al., 2006), kdy může být dobře vyjádřena dynamika stromových pater. Právě tato dynamika je určujícím faktorem při rozlišování jednotlivých stadií a fází (Šamonil a Vrška, 2007), které jsou poměrně výrazně rozlišné (Poleno et al., 2007a).

Ve stadiu dorůstání jedinci převážně nových generací intenzivně uplatňují své růstové schopnosti (Vacek et al., 2007), objem živého dřeva roste a odumřelého naopak klesá (Šamonil a Vrška, 2007). Na počátku tohoto stadia je výstavba prostorově, věkově, výškově

a tloušťkově nejvíce diferencovaná (Korpeľ a Saniga, 1993). Stadium je typické převládajícím zastoupením stromů ve spodní nebo střední etáži, vysokým stupněm zápoje, vysokou vitalitou stromů a nízkou mortalitou v horní etáži. Průměrných hodnot dosahuje počet živých stromů i objem dřeva v porostu. Mezery vzniklé v porostním zápoji, odumřením zbylých stromů z předcházejícího vývojového cyklu či náhodným předčasným odumřením jednotlivých stromů nové generace, se rychle zapojují. Ke konci tohoto stadia dochází i v původně velmi výškově rozrůzněných porostech k výškovému vyrovnávání a stadium dorůstání pak přechází do stadia optima (Poleno et al., 2007a).

Stadium optima je část vývojového cyklu, ve kterém les dosahuje maximální objemové zásoby živých stromů, zatímco objemu odumřelého dřeva je minimálně (Šamonil a Vrška, 2007). Jednotlivé dřeviny se vyznačují výrazně delší dobou života, než je doba jejich intenzivního výškového růstu. Vytváří se tak výškově vyrovnaný porost s větší tloušťkovou variabilitou a s velkými věkovými rozdíly, které mohou být až 200 let (Korpeľ a Saniga, 1993). Stadium optima se vyznačuje malým počtem stromů na plošné jednotce, zvýšenou mortalitou nejsilnějších jedinců, částečně rozvolněným zápojem a výrazně zde převládají stromy nejsilnějších tloušťkových tříd. Výstavba porostu je téměř homogenní a vzhled je podobný zapojenému lesu hospodářskému (Poleno et al., 2007a).

Konečným stadiem v rámci malého vývojového cyklu lesa je stadium rozpadu, během kterého dochází k rapidnímu poklesu porostní zásoby živých stromů a postupnému nárůstu objemu odumřelého dřeva (Šamonil a Vrška, 2007). Staré stromy nestačí být nahrazovány zvyšujícím se přírůstem na zbývajících živých stromech a jedincích nově nastupující generace. Prostorová struktura porostu v tomto vývojovém stadiu je velmi nepravidelná, skupinky a hloučky stromů jsou střídány světlinami (Poleno et al., 2007a). V tomto stadiu dominance původního starého porostu upadá a zvyšuje se význam porostu nastupujícího. Porost se tak opět dostává na začátek malého vývojového cyklu do studia dorůstání (Vacek et al., 2007), přičemž odumřelí jedinci poskytují nově nastupující generaci organické látky (Franklin et al., 2002).

### **3.3. Struktura lesních porostů**

Struktura lesních porostů je v současnosti často hodnocena pomocí obecných charakteristik, jako je hustota porostu, kruhová základna či objem. Informace plynoucí z těchto charakteristik jsou velmi důležité z ekologického hlediska, protože udávají, zda se zvětšuje či snižuje obsah dřevní biomasy v porostu apod. Tyto znalosti také mohou mít

významné důsledky pro další ekologicky orientovaný výzkum a lesnickou inventarizaci (Král et al., 2014). Struktura lesních porostů je také studována z hlediska prostorového, respektive prostorové variability struktury (Fajardo a Gonzalez, 2009; Chen et al., 2004) a s tím související problematikou prostorové autokorelace v objemu hroubí a jeho vztahu k celkovému objemu, jako důležité části struktury lesních ekosystému, která je uznávána jako jeden z nejsilnějších ukazatelů biologické rozmanitosti lesů (Pesonen et al., 2009). Další z velmi důležitých částí v rámci studie struktury porostů je rozdělení výčetní tloušťky, neboť právě toto rozdělení slouží jako nástroj ke kvantifikaci strukturálního rozvoje (Zenner, 2005) a hodnocení dopadů disturbancí (Baker et al., 2005; Coomes a Allen, 2007). Přestože se autoři neshodují na nejběžnějším rozdělení výčetních tlouštěk starých přírodě blízkých porostů, běžně přijímaný model je reverzní J-rozdělení (Rubin et al., 2006), i když některé studie z poslední doby založené na demografických procesech ukázaly, že mortalita jedinců není konstantní a má spíše tendenci k vytvoření rozdělení ve tvaru U (Lines et al., 2010), tento tvar rozdělení lze často nalézt zejména v lesních porostech, kde je porostní vývoj utvářen značnou soutěží o světlo (Alessandrini et al., 2011). Vzájemné interakce jsou také obecně důležitým faktorem, neboť jsou dynamické a v průběhu vývoje se mění v závislosti na dostupnosti zdrojů a na změnách klimatických podmínek (Forrester, 2014).

### **3.3.1. Struktura a vývoj smíšených lesních porostů v Krkonoších**

Smíšené smrkobukové porosty jsou charakteristické poměrně dlouhou dobou trvání malého vývojového cyklu lesa, který může trvat 300 až 350 let, v případě zastoupení jedle až 400 let. Doba malého vývojového cyklu je determinována věkem dřeviny s nejdelší životností, ve studovaných lokalitách je to zejména smrk a ojediněle pak jedle. Délka života smrku dosahuje 300 až 350 let a u buku je to 200 až 250 let (Korpeľ, 1995), přičemž v klimaticky zhoršených podmínkách dochází k odumírání jedinců buku daleko dříve cca okolo 130 let. Rozdílné doby vývojových cyklů jednotlivých dřevin tak způsobují i značnou variabilitu a složitost porostní struktury přírodě blízkých lesů, v rámci průběhu jejich porostního vývoje. Na základě velkých rozdílů v životnosti jednotlivých dřevin se během jedné generace smrku či jedle vystřídají až dvě generace buku (Vacek et al., 2009a).

Zastoupení jednotlivých dřevin a jejich zásoba jsou tak během vývojového cyklu velmi variabilní. V rámci cyklu se mohou vyskytovat porostní části se zastoupením pouze jedné dřeviny. Zvýšený podíl buku zkracuje délku stadia optima, větší podíl smrku (jedle) ji naopak výrazně prodlužuje a umožňuje vznik složitějšího horizontálního zápoje. Stadium optima se ve

smrkobukových porostech v podmínkách Krkonoš opakuje po 220 až 260 letech, převaha jednotlivých dřevin se výrazně mění zhruba po 130 letech v souvislosti se střídáním generací buku (Vacek et al., 2010).

Co se týče stadia dorůstání tak přirozená obnova v Krkonošském národním parku probíhá téměř výhradně pod clonou mateřského porostu, jehličnany se zmlazují spíše v hloučcích, buk naopak na větších plochách. Na základě výzkumů přirozené obnovy prováděných na trvalých výzkumných plochách lze konstatovat značný potenciál přirozené obnovy prakticky ve všech stanovištních podmínkách Krkonošského národního parku (cf. Vacek et al., 2009a).

V současné době na studovaných lokalitách v rámci malého vývojového cyklu probíhají různá stadia a fáze, jejichž průběh se liší v závislosti na věku porostů, následcích imisně ekologické kalamity, druhovém složení a stanovištních podmínkách.

### **3.3.2. Prostorová struktura**

V přírodě blízkých lesích se obecně předpokládá větší mozaikovitost a jemnější textura než u porostů hospodářských, vzhledem k schopnosti lesních ekosystémů reagovat či se přizpůsobit vnějšímu narušení životního prostředí (biotickému a abiotickému), díky genetické variabilitě genomu každého živého organismu (Paffetti et al., 2012). Přírodě blízké smíšené lesní porosty mají obvykle shlukovité až náhodně nepravidelné výchozí uspořádání, které se v příznivých podmínkách mění k uspořádání mírně pravidelnému (Vacek et al., 2010; Wijdeven, 2004), což je důsledkem postupného růstu a rozšiřování korun, neboť zejména bukové koruny mají vysokou schopnost reagovat na změny světelných podmínek prostředí (Pretzsch a Schütze, 2009). Buk je schopný změnit svou architekturu s cílem zvýšit zachycení světla a snížit výdaje na respiraci při využití maximálního možného růstového prostoru v porostu (Messier et al., 1999; Rozenbergar a Diaci, 2014). Fenotypová plasticita buku je přitom způsobena nejen biotickými interakcemi mezi sousedními stromy (Harja et al., 2012), ale také genotypem (Schröter et al., 2012) či abiotickými podmínkami, jako je topografie a zeměpisná šířka, které mohou mít velmi důležitou roli (Lang et al., 2010). Fototropismus a plasticita korun buku lesního umožňují efektivní využití růstového prostoru, jelikož koruny buků jsou více pravidelně distribuovány než jejich kmeny (Longuetaud et al., 2013; Schröter et al., 2012). Na druhou stranu často při vyšším zastínění dochází k rozvoji plagiotropického růstu (Nicolini, 2000) a různých kmenových narušeních (Wagner et al., 2010). Asymetrie korun ve výsledku snižuje statickou stabilitu stromu a porosty tak mohou být náchylnější k disturbancím (Young a Perkocha, 1994). Smíšené porosty s dominancí smrku nejsou

zpravidla tak diverzifikované, neboť smrk inklinuje k homogenní struktuře s horizontálním zápojem (Kucbel et al., 2008; Vacek et al., 2010), ačkoliv věkový rozdíl u stromů hlavního patra může dosáhnout více než století (Svoboda a Zenáhlíková, 2009).

### 3.3.3. Věková struktura

Věková struktura přírodě blízkých smíšených bukových porostů byla zkoumána jen sporadicky. Nicméně smíšené smrkobukové porosty jsou charakteristické poměrně dlouhou dobou trvání malého vývojového cyklu lesa, který může trvat 300 až 350 let, v případě zastoupení jedle až 400 let. Doba malého vývojového cyklu je determinována věkem dřeviny s nejdelší životností (Korpeľ, 1995), ve studovaných lokalitách je to smrk. Délka života smrku dosahuje 300 až 350 let a u buku je to 200 až 250 let, přičemž v klimaticky zhoršených podmínkách dochází k odumírání jedinců buku daleko dříve cca okolo 130 let. Rozdílné doby vývojových cyklů jednotlivých dřevin tak způsobují i značnou variabilitu a složitost porostní struktury přírodě blízkých lesů v rámci průběhu jejich porostního vývoje. Na základě velkých rozdílů v životnosti jednotlivých dřevin se během jedné generace smrku vystřídají až dvě generace buku (Vacek et al., 2010). Pro správné pochopení věkové struktury lze také využít věku nejstarších jedinců jednotlivých druhů, i když je třeba brát v potaz i stanovištní specifické podmínky Krkonoš. Velmi starý jedinec buku byl zaznamenán v pralese Lelovce v Bosně a Hercegovině a bylo mu 518 let (Mlinsek, 1967). V práci Piovesan et al. (2003) z Apenin byli také zaznamenáni jedinci buku přes 500 let. Tento věk je však zhruba dvakrát větší než maximální věk buku, který prezentuje pro Karpaty práce Korpeľ (1995), nebo pro Krkonoše Vacek et al. (2010). Avšak Stoyko a Tassenkevych (1982) z trvalé výzkumné plochy z pralesa Uholka v západní Ukrajině uvádějí věkové rozpětí mladých stromů s výčetní tloušťkou > 6cm a starých stromů až 300 let, přičemž ve stejných tloušťkových stupních může být rozdíl přes 40 let. U buku byl nejstarší jedinec v Krkonoších zjištěn v oblasti Kotle a bylo mu 338 let (Vacek et al. 1984) Obdobná je situace i u jedinců smrku, kteří rovněž vykazují značnou věkovou variabilitu (Vacek, 1990), která vyplývá z jeho fázovité obnovy, rozdíly mohou činit 70-160 let (Korpeľ, 1989). Podobně jako u buku byly i u smrku publikovány údaje o jedincích starších více než 400 let (Motta et al., 1999; Motta et al., 2002; Vacek, 1990). Z výše zmiňovaného tak vyplývá velká variabilita závislosti věku a velikosti stromů obzvláště v lesích, kde jsou dominující stín tolerantní druhy (Trotsiuk et al., 2012).

### 3.3.4. Tloušťková struktura

Výčetní tloušťku stromů považují Nilsson et al. (2002) za jeden z důležitých rysů struktury starých přírodě blízkých lesních porostů. Distribuce tloušťkového rozdělení byla značně studována jako nástroj pro kvantifikaci strukturálního vývoje (Zenner, 2005) a k zhodnocení dopadů disturbančních vlivů (Baker et al., 2005; Coomes a Allen, 2007). V odborné literatuře však není úplná shoda, co se týče nejčastějších tvarů rozdělení v porostech pralesovitého charakteru (Alessandrini et al., 2011). Běžně přijímaný model pro tloušťkovou strukturu je reverzní J rozdělení (Rubin et al., 2006), ale nedávný analytický a teoretický vývoj rozšířil škálu strukturálních modelů, které jsou vhodnější pro různověké přírodě blízké porosty (Wang et al., 2009). Často zaznamenaným vzorem pro tloušťkovou strukturu v přírodě blízkých lesích je otočená esovitá křivka (Gove et al., 2008; Westphal et al., 2006). Z ekologického hlediska je tato distribuce úzce provázaná s procesy mortality, jejich křivka má tvar U (Leak, 2002) a jejichž výskyt je běžný v porostech, kde je porostní vývoj řízen zejména konkurencí o světlo (Alessandrini et al., 2011). Tuto tezi potvrzují i další studie založené na demografických procesech, které ukázaly, že ani mortalita není konstantní a tloušťková struktura má tedy spíš tendenci vytvářet rozdělení ve tvaru U, tak jak jsou početněji zastoupeny tloušťky na obou koncích rozdělení oproti prostřední části (Lines et al., 2010).

Nicméně tloušťkové rozdělení může také záviset na jednotlivých vývojových stadiích a fázích, na konkrétních bioklimatických a disturbančních procesech (Král et al., 2010) či na toleranci a ekofyzikálních nárocích lesních druhů (Alessandrini et al., 2011). Pravděpodobně i proto práce Vacek et al. (2010) prezentuje v rámci výzkumu z Krkonoš poměrně výrazné rozdíly v tloušťkové struktuře i mezi jednotlivými zkoumanými lokalitami.

### 3.3.5. Výšková struktura

Výška se řadí k dalším důležitým strukturálním porostním ukazatelům, byť se jí dostává relativně méně pozornosti než jiným strukturálním ukazatelům, protože její měření je obtížnější a také proto, že evropské dřeviny nedosahují takových výšek ve srovnání se stromy z jiných kontinentů (Holeksa et al., 2009). Maximální výška stromů je průkazně závislá na nadmořské výšce (Holeksa et al., 2007). Vzhledem k tomu se dosahované výšky jedinců ve studovaných smíšených bukových porostech na jednotlivých lokalitách poměrně výrazně liší. Nejvyšší jedinci dosahují přes 40 m. Tyto hodnoty jsou srovnatelné s výsledky, jaké uvádějí např. von Oheimb et al. (2005) či Vacek et al. (2010), ačkoliv Drössler a von Lüpke (2007)

uvádí ze Slovenského přírodě blízkého lesa z lokality Havešová buk s výškou 56 m. Buky vyšší než 50 m jsou ovšem v přírodě blízkých lesích ve střední Evropě považovány za výjimečné (Kucbel et al., 2012), což potvrzuje maximální výška buku 45 m, které prezentují z Itálie z přírodě blízkého lesa Piovesan et al. (2005). Smrk ve studovaných lokalitách dosahoval maximální výšky okolo 45 m, což odpovídá lokalitám z obdobných stanovištních podmínek v Orlických horách (Vacek et al., 2013a). Byť se jedle v horních etážích na studovaných lokalitách nevyskytuje, za zmínku stojí, že v Krkonoších dosahoval maximálních dimenzí právě tento druh, s výškou až 58 m (Vacek et al., 1987).

### 3.4. Druhové složení

Druhové složení porostů je jednou z nejdůležitějších částí trvalé udržitelnosti a produktivity lesních ekosystémů (Lindenmayer, 2000). Druhové složení spolu se strukturou jsou hlavní atributy porostů, které vzájemně ovlivňují funkci ekosystémů, přičemž jsou na sobě vzájemně závislé (Crow et al., 2002). Porosní druhové složení ovlivňuje jak lesní biotop poskytováním krytu, tak i mikrostanovištní podmínky a koloběh živin v lesním ekosystému (Carvalho, 2011). Vlivy jak vnější, tak vnitřní objasňující soužití dřevin ve smíšených lesích jsou předmětem zájmu a výzvou pro řadu autorů (např. Paluch a Jastrzębski, 2013; Wilson, 2011). Ve smíšených smrkobukových porostech ve střední Evropě je stromové patro tvořeno bukem lesním (*Fagus sylvatica*) a smrkem ztepilým (*Picea abies*), příměs tvoří jedle bělokorá (*Abies alba*), javor klen (*Acer pseudoplatanus*) a jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*), vzácně mohou být vtroušeny i borovice lesní (*Pinus sylvestris*), jilm horský (*Ulmus glabra*) a modřín opadavý (*Larix decidua*) - (cf. Vacek et al., 2010; Vacek et al., 2013a). V lesích Karpat a Alp může být druhová skladba obohacena i o borovici limbu (*Pinus cembra*) - (Korpel, 1995; Motta et al., 2002).

Samotné druhové složení přírodě blízkých porostů lze také považovat za určité vyjádření regeneračních procesů, což jsou jevy velice stochastické a druhová hojnost a zastoupení tak může výrazně kolísat (cf. Vacek et al., 2013a). Nicméně přirozené obnova a následné mezidruhové interakce v tomto juvenilní stadiu jsou utvářeny zejména, jak příznivými mikrostanovištními podmínkami, ve kterých mohou semena přežít, klíčit a vytvořit semenáčky, tak i samotnou dostupností semen (Snyder a Chesson, 2004; Vacek et al., 2009a), jejichž produkce, s výjimkou přehoustlých porostů, pozitivně koreluje s počtem mateřských stromů (Paluch a Jastrzębski, 2013). Nicméně tento fakt je v oblasti Krkonoš ovlivněn ještě řadou dalších faktorů, které uvádějí z obdobných studií mnozí další autoři a jedná se zejména



o vegetační pokryv (Beckage et al., 2005; Bílek et al., 2014), vliv býložravců (Olesen a Madsen, 2008; Vacek et al., 2013a; Vacek et al., 2014) či dalších živočichů, kteří se živí semeny (Lucas-Borja et al., 2012), dostupnost světla (Kunstler et al., 2005), půdní vlhkost (Arrieta a Suarez, 2005) nebo vzdálenosti mezi mateřskými stromy (Packer a Clay, 2003). Výsledné druhové složení porostů může být těmito podmínkami a procesy velmi výrazně ovlivněno. Z porostu jsou vytlačovány zejména potravně atraktivní dřeviny, v podmínkách studovaných porostů je to zejména jedle, naopak výrazně nižší potravní atraktivita je zde zřejmá u smrku. Tuto tezi dále rozvádí Ammer (1996), který uvádí, že v převážné většině případů se zvyšuje potravní atraktivita druhu se snižujícím se podílem dřevin v přirozené obnově.

### **3.5. Odumřelé dřevo**

Ke specifickým přírodě blízkých lesů neodmyslitelně patří odumřelé dřevo, které je důležitou součástí lesních ekosystémů (Zielonka, 2006) a je také velmi důležitou dlouhodobou zásobárnou živin v lesní půdě (Harmon et al., 1986). Přírodě blízké lesy se vyznačují velkým množstvím odumřelého dřeva (Meyer a Schmidt, 2011), které je jejich důležitou součástí (Christensen et al., 2005). Rozklad odumřelého dřeva má značný vliv na koloběh uhlíku v lesních ekosystémech (Yatskov et al., 2003). Nekromasa je též významným předpokladem formování přirozené druhové diverzity fauny a flóry lesa (Holeksa, 2001; Holeksa et al., 2009; Christensen et al., 2005; Vacek et al., 2015), neboť poskytuje v různých stupních rozkladu stanoviště četným organismům, jako jsou houby, bakterie či bezobratlí, kteří hrají důležitou roli v koloběhu jednotlivých prvků, včetně uhlíku (Zielonka, 2006). Rozkládající se kmeny, pařezy, ale i souše mohou poskytovat stanoviště také mnoha vzácným a ohroženým druhům bezobratlých, ptáků a savců (Jonsson et al., 2005; Topp et al., 2006). Odumřelé dřevo v různých stupních rozpadu je odlišné od lesní půdy a rovněž poskytuje specifické podmínky pro klíčení a růst rostlin a semenáčků (Vacek et al., 2009a; Zielonka a Piątek, 2004). Přítomnost odumřelého dřeva v porostech obecně tedy zvyšuje celkovou biodiverzitu ekosystémů (Larrieu et al., 2012).

Množství odumřelého dřeva a to ať již stojícího či ležícího, počet a rozmístění starých velkých stromů a případně i specifické mikrostanoviště úzce souvisí s rozvojem přírodě blízkého lesního ekosystému (Meyer a Schmidt, 2011) a jsou často považovány za důležitý strukturální ukazatel přírodě blízkého lesa (Bauhus et al., 2009; Vacek et al., 2015). Podle práce Korpel (1995) je objem odumřelého dřeva úzce závislý na stanovištních a porostních

charakteristikách, terénu, stáří porostu a lesnickém hospodaření. Na objem odumřelého dřeva má také velmi podstatný vliv průměrná doba rozkladu (Christensen et al., 2005). Smrk ztepilý vytváří vyšší objem odumřelého dřeva než buk za podobných klimatických podmínek, protože jeho rozpad je pomalejší (Saniga a Schütz, 2001). Kraigher et al. (2002) v závislosti na velikosti odumřelých kmenů uvádějí pro buk rozmezí 40-50 let u smrku bývá tato doba o několik desetiletí delší, v průměru 70-80 let, ale může dosáhnout až 100 let (Zielonka, 2006), u jedle je rychlost rozpadu obdobná jako u smrku (Taylor a Maclean, 2007). Přičemž celková délka závisí i na mikrolimatických podmínkách (Christensen a Vesterdal, 2003) a příčině odumření, která má vliv na narušení pařezů, pád kmenů a jejich případnou fragmentaci (Taylor a Maclean, 2007).

### **3.6. Přirozená obnova**

Přirozená obnova je důležitou součástí horských lesních ekosystémů. Je ukazatelem lesní vitality a stability (Štícha et al., 2010). Jedním ze zásadních aspektů pro průběh regeneračních procesů jsou v přírodě blízkých lesích disturbanční procesy (Wagner et al., 2010). V Krkonoších jsou časté zejména disturbance způsobené větrem (Vacek et al., 2010), které zvýší intenzitu světla dopadající na půdní povrch a také zvýší dostupnost živin a vody z důvodu odumření biomasy v horních etážích a v podrostu. Disturbance tak určují charakter a rozdělení nově vzniklých mikrostanovišť (Vodde et al., 2010). V důsledku disturbancí též dochází k samotnému vzniku přirozené obnovy, která je závislá na řadě mikrostanovištních podmínek (Diaci, 1997; Hunziker a Brang, 2005). Počáteční vývojová stadia přirozené obnovy lesních stanovišť se vyznačují velkým počtem jedinců a vysokou mortalitou. To souvisí jak s intenzitou konkurence jedinců v přirozené obnově, tak i se sousední vegetací a dalšími vlivy spojenými s mikrostanovištěm (Collet a Le Moguedec, 2007).

Pro vznik přirozené obnovy je nezbytné splnění celé řady podmínek a jejich časová a prostorová sounáležitost (Korpeľ, 1978). Klíčení a odrůstání semenáčků je závislé na konkrétních podmínkách mikrostanoviště, tj. na množství a kvalitě světla, formě humusu, konkurenci ostatních dřevin, buřeně apod. (Emborg, 1998; Špulák, 2008; Topoliantz a Ponge, 2000). Semenáčky pozitivně reagují na základní růstové faktory, kterými jsou vlhkost, obsah živin v půdě a intenzita světla (Agestam et al., 2003; Jarčuška, 2009; Madsen a Larsen, 1997). Tam, kde tomu odpovídají světelné podmínky, jsou dřeviny schopny vytvářet tzv. „banku“ semenáčků (Szwagrzyk et al., 2001; Wagner et al., 2010).

Nároky dřevin na světlo se většinou postupně s věkem a s velikostí jedinců zvětšují, což je zřejmé z postupného snižování tloušťkového přírůstu s rostoucím věkem zmlazení při tom samém osvětlení. Tloušťkový růst reaguje na změnu podmínek prostředí již v prvním roce po dané změně podmínek prostředí (Collet a Chenost, 2006). Kompetice okolní vegetace na půdní vodu a živiny ve vztahu k tloušťkovému růstu zmlazení se mění v závislosti na velikosti jedinců, typu konkurenta (trávy, dvouděložné byliny, keře nebo stromy) a dostupnosti ostatních zdrojů: světla, vody a živin (Provendier a Balandier, 2008). V horských lesích jsou však charakter a průběh přirozené obnovy limitovány a ovlivňovány i řadou dalších faktorů. V Krkonoších jsou to zejména nepříznivé klimatické podmínky a nepůvodní dřevinná skladba, která neodpovídá stanovištním podmínkám. Dalším problémem je nevhodný genetický původ dřevin používaných dříve k zalesnění a také následky imisně ekologické kalamity, která zapříčinila snížení zápoje porostů a zhoršení jejich zdravotního stavu. Proředění porostů způsobuje větší zahuštění a z toho plynoucí zhoršené podmínky pro přirozenou obnovu, která je tak velmi často limitována např. *Calamagrostis villosa* či *Vaccinium myrtillus* (cf. Vacek et al., 2009a). Na druhou stranu je alespoň nízká intenzita světla potřebná k odrůstání sememáček (Szwagrzyk et al., 2001). Neméně významnou hrozbou pro přirozenou obnovu je spárkatá zvěř (Ammer, 1996; Olesen a Madsen, 2008; Rooney, 2001). Početnost zmlazení na jednotlivých stanovištích je pak vyjádřením jak odlišných ekologických poměrů a limitů prostředí, tak i ekologických vlastností dominantních dřevin (Vacek et al., 2010). Samotná úroveň biologické rozmanitosti porostů je výrazně ovlivněna mikrostanovišti jednotlivých stromů, které jsou klíčovými strukturálními prvky přírodě blízkých lesů (Bauhus et al., 2009; Larrieu et al., 2012).

### **3.7. Ekologická stabilita lesních ekosystémů**

Lesní ekosystémová stabilita je jedním z nejobtížnějších a nejspornějších problémů ekologie porostů, který velmi úzce souvisí i s jejich strukturou a vývojem (Poleno et al., 2009). Její problematikou se zabývalo mnoho autorů např. Holling (1973), Begon et al. (1990), Mazancourt et al. (2013), Kolomyts a Sharaya (2015). Bohužel však nebylo dosud dosaženo naprosté shody v této problematice, protože každý z autorů se více či méně opírá o některý z detailů tohoto pojmu a nepostihuje jej proto komplexně. Otto (1994) definuje ekologickou stabilitu jako vnitřní „ústavu“ ekosystému k tomu, aby ve vzájemné souhře s vnějšími vlivy se uchoval beze změny a vůči tlaku narušení zachoval i svou „ústavu“ v původním pojetí takřka beze změny. I Míchal et al. (1992) obdobně definuje ekologickou stabilitu jako schopnost ekosystému přetrvávat i za působení rušivého vlivu a reprodukovat

své podstatné charakteristiky v podmínkách narušování zvenčí. Tato schopnost se projevuje minimální změnou za působení rušivého vlivu nebo spontánním návratem do výchozího stavu, resp. na původní vývojovou trajektorii po případné změně.

Protikladem ekologické stability lesních porostů je ekologická labilita, kterou lze definovat jako neschopnost ekologického systému překonat působení cizího vlivu zvenčí nebo neschopnost vrátit se po případné změně k výchozímu stavu. Ekologicky labilní lesní ekosystémy mají nedokonale vyvinuté autoregulační mechanismy, a proto jeví zřetelnou tendenci ke snížení odolnosti (Poleno et al., 2009). V Krkonoších je nižší labilita lesních porostů na poměrně velké části území způsobená především nepůvodním druhovým složením s dřevinami alochtonního původu a následky imisně ekologické kalamity (Vacek et al., 2012a), vzhledem k tomu je velice důležité v co největší míře využívat spontánních vývojových procesů, které zvyšují celkovou ekosystémovou stabilitu.

### **3.8. Charakteristika dřevin smíšených porostů na studovaných lokalitách**

V této části práce byla provedena základní charakteristika nejvýznamnějších dřevin nacházejících se ve smíšených porostech na studovaných lokalitách. Tato charakteristika byla uvedena z důvodu hlubšího pochopení jednotlivých aspektů struktury a vývoje studovaných lokalit. Do charakteristiky dřevin byla zahrnuta i jedle bělokorá (*Abies alba*), vzhledem ke svému výraznému zastoupení v krkonošských lesích v přirozené druhové skladbě, ačkoliv se v současnosti v horní etáži na studovaných lokalitách nevyskytuje.

#### **3.8.1. Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.)**

Buk lesní je jednou z nejdůležitějších listnatých dřevin celé Evropy, ve které jeho porosty pokrývají přibližně 12 mil. ha. Areál jeho rozšíření je velmi široký, ve směru poledníkovém od Skandinávie až po jižní Itálii a ve směru rovnoběžníkovém od Španělska a jihozápadní Francii až po Ukrajinu (Buiteveld et al., 2007). Ve střední Evropě je buk vůbec nejdůležitější listnatou dřevinou (Kucbel et al., 2012; Standovár a Kenderes, 2003), kde je také převážně dominantní dřevinou v porostech na lokalitách se střední vlhkostí a obsahem živin, chybí pouze v případě, že jsou srážky nedostatečné a půdy příliš suché (Ellenberg a Leuschner, 1996). V České republice je původní dřevinou a vyskytuje se zde od nižších poloh až po vyšší polohy v horských oblastech. V nižších polohách navazuje zejména na rozšíření dubu zimního (*Quercus petraea*) a ve vyšších polohách tvoří porosty s jedlí bělokorou (*Abies alba*)

a smrkem ztepilým (*Picea abies*). Z hlediska lesních vegetačních stupňů se vyskytuje od 2. až do 7. lesního vegetačního stupně (Musil a Möllerová, 2005). Výjimečně se však může vyskytovat i v 8 LVS a dokonce i nad horní hranicí lesa jak uvádějí Poleno et al. (2009), nicméně jeho produkční optimum je ve 4. LVS (Vacek et al., 2009a). Vzhledem k nadmořské výšce se buk vyskytuje v rozmezí 300 m n. m. až 1300 m n. m. (Neuhäselová et al., 1998). Jeho vitalita se mění podle příslušného vegetačního stupně, a tím se mění i jeho zastoupení v přirozené dřevinné skladbě (Poleno et al., 2009). V minulosti však byla většina původních bučin přeměněna na smrkové monokultury, a to jak v rámci celé České republiky (Ministerstvo zemědělství České republiky, 2014) tak i Krkonošského národního parku (Vacek et al., 2012a).

Buk má velkou ekologickou plasticitu a širokou ekologickou amplitudu, díky tomu se vyskytuje v širokém rozmezí zejména středně vlhké půdy, s pH v rozmezí od 3,5 do 7,0, na humusové formě od mullu až po mor, s výjimkou pseudogleje a půd s redukčními podmínkami do 20 cm od půdního povrchu (Otto, 1994). Buk je dřevinou, která je poměrně silně tolerantní k zastínění (Ellenberg et al., 1992). Vzhledem k tomu může vytvářet i víceetážové porosty, které jsou často nesmíšené, protože silným zastíněním potlačuje většinu ostatních dřevin (Musil a Möllerová, 2005). Za optimálních klimatických podmínek není buk dřevinou náročnou na geologický podklad a nejlépe se mu daří na humózních půdách bohatých na minerální živiny, zejména na vápník. Mimo klimatické optimum však nároky buku na půdu výrazně stoupají. Na půdní vláhu jsou nároky buku střední (Úradníček et al., 2009), nesnáší však zamokřené a ulehle půdy (Musil a Möllerová, 2005). Buk je dřevina citlivá na pozdní mrazy a je druhem mírného oceánického klimatu (Úradníček et al., 2009).

### **3.8.2. Smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) Karsten)**

Smrk ztepilý je jednou z nejvýznamnějších dřevin celé Evropy (Janda, 2014). Areál smrku se rozkládá v Evropě mezi 41-70° severní šířky a od 5° východní délky až k Uralu, kde vytváří hybridní zónu tvořící plynulý přechod se smrkem sibiřským (*Picea obovata*). V České republice se v rámci fytogeografického rozdělení vyskytuje v oreofytiku, kde je těžiště jeho výskytu a v mezofytiku. V oreofytiku je smrk dominantní dřevinou a vytváří zde klimaxové smrčiny. Jednotlivě nebo ve skupinkách může vystupovat i nad horní hranici lesa, kde pak vytváří horní stromovou hranici. V mezofytiku se přirozeně vyskytuje pouze roztroušeně a tvoří příměs ve stinných, zaříznutých údolích, kotlinách a v luzích (Musil a Hamerník, 2008).

Klimaxové smrčiny se vytváří v Krkonoších od 1000 m n. m. a v nadmořské výšce 1250 až 1400 m n. m. tvoří v Krkonoších horní hranici lesa. U nás nejvýše roste smrk na Sněžce, ojediněle až v 1550 m n. m. Přirozeně hojně zastoupen je smrk i mezi 700 až 1000 m n. m., kde zejména v dřívější době tvořil smíšené porosty s bukem, jedlí a javorem klenem. V polohách podhůří mezi 400 až 700 m n. m. býval smrk jen sporadicky přimíšený, zejména podél potoků, v chladných roklích a kotlinách, na rašelinných či podmáčených půdách. Ve zmiňovaných lokalitách vytvářel tzv. reliktní smrčiny. Současné zastoupení smrku je z převažující části umělé. Smrk byl v minulosti člověkem šířen hlavně na úkor smíšených jedlobukových a bukových porostů (Musil a Hamerník, 2003). Produkční optimum má smrk v České republice v nadmořské výšce mezi 550 až 1000 m n. m. (Poleno et al., 2009) a ekologické optimum má obecně tam, kde slábne konkurenceschopnost buku a jedle (Musil a Hamerník, 2003).

Smrk ve vztahu k světlu je dřevina polostinná až stinná, ve vyšších polohách jeho nároky rostou. Mění se také jeho schopnost snášet zastínění, jednak s věkem (vyšší tolerance v mládí) a také se stanovištními podmínkami (vyšší tolerance k zastínění je na vhodných stanovištích). Jako limitní hodnota zastínění, při které je smrk schopen ještě růst se uvádí 2-4 % plného osvětlení (Musil a Hamerník, 2008). Vysoké nároky má smrk na půdní vlhkost i vzdušnou vlhkost (Musil a Hamerník 2003). Nadbytečnou vlhkost snáší smrk dobře a vydrží i stagnující vodu bažin a rašelinišť (Úradníček et al., 2009). Původní výskyt smrku je výrazně ohraničen limitem alespoň 800 mm srážek ročně. Tato hodnota v podstatě definuje oblasti s porosty smrku, které mohou být v současné době ohroženy klimatickými faktory (Poleno, 1997), neboť v teplejších oblastech je právě vláhový nedostatek determinujícím faktorem jeho výskytu (Musil a Hamerník, 2003). Na živiny v půdě je smrk nenáročný, ale nízké zásobování živinami vede k omezení růstu, a naopak vysoký obsah živin v půdě, zejména vápníku, může způsobit napadení smrkových porostů hnilobou (Poleno et al., 2009). Také nároky na teplo má smrk relativně malé, neboť k nízkým teplotám je smrk tolerantní, i když může trpět pozdními mrazy ve vegetační sezóně. Citlivý je naopak spíše k vysokým teplotám (Musil a Hamerník, 2008).

### **3.8.3. Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.)**

Jedle je dřevinou, jejíž výskyt je situován zejména v rámci střední a jižní Evropy (Muller et al., 2007; Volařík a Hédli, 2013), převážně do horských lesů, přednostně do míst s chladnějšími klimatickými podmínkami, nízkými teplotními amplitudami a relativně

vysokými ročními srážkami Robakowski et al. (2004), zřídka můžeme jedlí zaznamenat i v nížinných porostech (Dobrowolska, 1998). V České republice je přirozený areál jedle situován do vyšší části mezofytika a spodního ereofytika, přičemž vzácně se může vyskytovat v chladných částech pahorkatin termofytika. Obecně je dřevinou oceánického, středně chladného klimatu s mírnými zimami. Nejvýše se v České republice jedle vyskytuje na Šumavě v 1300 m n. m., v Krkonoších sáhá její výskyt zhruba jen do 1000 m n. m. Absolutně nejnížší přirozený výskyt u nás má jedle v inverzních roklích Labských pískovců v nadmořské výšce 140 m (Musil a Hamerník, 2003).

Jedle je v mládí nejpomaleji rostoucí dřevinou s hospodářským významem u nás, ale s pozdějším věkem se její růst zrychluje a je dlouhotrvající. Porosty s jedlí jsou vzhledem k tomu charakteristické vysokou produkcí biomasy. Produkční optimum má jedle v rozsahu nadmořských výšek 500 až 900 m (Poleno et al., 2009).

Jedle je dřevina s velkou tolerancí k zastínění, u nás je po tisí k zastínění nejtolerantnější. Navíc v zástínu může jedle přežívat po velmi dlouhou dobu, aniž by ztratila životaschopnost (Musil a Hamerník, 2008). Vyhovují jí proto především víceetážové, nestejnověké smíšené porosty (Poleno et al., 2009). Vysoké nároky má jedle na vláhu a také na vzdušnou vlhkost. Půdy, na kterých se jedle obvykle vyskytuje, jsou většinou hlubší, středně živné až bohatší, čerstvě vlhké až podmáčené. Vyhýbá se stanovištím s půdami nadměrně podmáčenými, zabahněnými a suchými. Jedle patří mezi druhy s největší intercepcí, protože svojí nadzemní částí může zadržet 40-80 % srážek (Musil a Hamerník, 2003). Jedle špatně snáší silné zimní mrazy a pozdní jarní mrazy, velmi trpí okusem zvěře, loupáním a vytloukáním (Úradníček et al., 2009).

#### **3.8.4. Javor klen (*Acer pseudoplatanus* L.)**

Javor klen patří mezi nejběžnější evropské javory a je zároveň cennou dřevinou mnoha evropských lesů (Spiecker et al., 2008), s areálem výskytu rozprostřeným zejména ve střední a jižní Evropě (Úradníček et al., 2009), přičemž byl introdukován i na řadu jiných lokalit např. do Švédska, Irska (Rusanen a Myking, 2003), Severní Ameriky či na Nový Zéland (Hein et al., 2009). Na našem území roste klen roztroušeně, nejčastěji ve skupinkách ve všech pahorkatinách, vrchovinách a pohořích. Výškově dosahuje obvykle 800–900 m n. m. avšak v Krkonoších či na Šumavě může ojediněle vystoupit přes 1200 m n. m. (Úradníček et al., 2009) a ještě vyšších poloh až 1600 m n. m. může dosáhnout v Alpách (Poleno et al., 2009).

Co se jeho růstu týká, lze javor klen zařadit mezi jeden z nejrychleji rostoucích listnatých druhů dřevin, v případě, že je pěstován na vhodných lokalitách (Hein et al., 2009), a to obzvláště v mládí, takže netrpí konkurencí buku a dalších dřevin s kterými je většinou smíšen (Poleno et al., 2009). Javor klen je nedílnou součástí typických lesních společenstev – suťových lesů, kde roste nejčastěji s bukem, jasanem, jilmem horským, lípou a javorem mléčem, s výrazným zastoupením nitrofilní květeny v podrostu (Úradníček et al., 2009). Zpravidla vyššího zastoupení v porostu pak dosahuje pouze tehdy když, buk přirozeně chybí (na strmých svazích, na balvanitých a suťových půdách) a klen tak vytváří směsi s jedlí, jasanem a eventuálně i s jilmem horským v suťových javořinách (Poleno et al., 2009).

Z ekologického pohledu lze díky požadavkům na světlo javor klen označit za dřevinu polostinnou (Musil a Möllerová, 2005). Platí pro něj však, že v mládí snáší vysoké zastínění, takže se velmi dobře přirozeně obnovuje i při nepatrně sníženém zakmenění porostu jen s velmi slabým výskytem přízemní vegetace. To je jeho velká přednost, usnadňující přirozenou obnovu podrostním způsobem (Poleno et al., 2009) Javor klen je také poměrně odolný vůči pozdním mrazům, neboť raší relativně pozdě, avšak je citlivý k silným zimním mrazům (Musil a Möllerová, 2005). Nároky na půdní a vzdušnou vlhkost má však značné a vyžaduje půdy dobře zásobované vodou, nesnáší však stagnující vodou a nevydrží záplavy (Úradníček et al., 2009). Svým mohutným kořenovým systémem si javor klen dokáže najít vodu i ve větších hloubkách (Poleno et al., 2009) a vyskytuje se zejména na hlubokých, čerstvě vlhkých, humózních či živných půdách, převážně suťových s vysokým obsahem skeletu. Upřednostňuje podklady slabě kyselé až bazické (Musil a Möllerová, 2005). Klen je také považován za druh, který je schopný dobře se adaptovat na predikované změny klimatu ve střední Evropě (Kölling, 2007).

### **3.9. Lesnický management v chráněných územích**

#### **3.9.1. Zásady lesnického managementu**

Pro chráněné území Krkonošský národní byly pro optimální obhospodařování, zpracovány mapy přirozenosti lesních porostů. Ke každé porostní skupině byl na základě porovnání současné a přirozené druhové a prostorové skladby a posouzení původnosti či geografické nepůvodnosti porostů přiřazen 1. až 5. stupeň přirozenosti lesních porostů (Vacek et al., 2012a).

- 1. stupeň – les přírodě blízký – prosty starší 50 let, kde dřeviny přirozené druhové skladby dominují a zároveň nejsou přítomny dřeviny nepůvodní a geograficky nepůvodní.



- 2. stupeň – les kulturní s přírodě blízkou skladbou – porosty, kde dřeviny přirozené skladby většinou dominují, ale zároveň jsou přítomny dřeviny SM, BO (přípustný podíl přiřazován podle stanoviště a LVS) a geograficky nepůvodní do 10 % (zároveň jsou zde porosty do 50 let, kde dřeviny přirozené skladby dominují a zároveň nejsou přítomny dřeviny nepůvodní a geograficky nepůvodní – přípustné do 1 %).

- 3. stupeň – les kulturní s přírodě vzdálenou skladbou – porosty, kde dřeviny přirozené skladby zpravidla nejsou dominantní a zároveň jsou významněji přítomny dřeviny SM, BO (přípustný podíl přiřazován podle stanoviště a LVS) a geograficky nepůvodní mají podíl do 15 %.

- 4. stupeň – les kulturní s dominancí alochtonního SM a BO – porosty, kde dominují dřeviny SM, BO (přípustný podíl přiřazován podle stanoviště a LVS) a geograficky nepůvodní dřeviny mají podíl do 20 %.

- 5. stupeň – les kulturní s geograficky nepůvodní skladbou – všechny porosty, kde zastoupení geograficky nepůvodních dřevin je nad 30 % bez ohledu na ostatní dřeviny v porostu (Vacek et al., 2012b)

Podle vzdálenosti od cílového stavu, který by měla v národním parku představovat potenciální přirozená vegetace, může být TP: TP3 vzdálený (stupeň přirozenosti 4 a 5), TP2 (stupeň 2 a 3) nebo TP1 (stupeň 1). Cílový typ porostu pak slouží k základní orientaci managementu, který je postaven na přirozených vývojových cyklech lesů (Vacek et al., 2012a).

K zásadním principům managementu pak náleží:

- způsoby respektující zákonitosti přirozeného vývoje,
- tvorba druhově, prostorově a věkově skupinovitě smíšeného lesa,
- udržování a zvyšování biodiverzity,
- udržování nízkých stavů zvěře na úrovni umožňující přirozenou obnovu,
- uplatňování přírodě blízkých hospodářských způsobů,
- užívání šetrných technologií a přípravků (Vacek et al., 2007).

### **3.9.2. Pěstování smíšených porostů s dominantním bukem lesním**

Základní zásadou účinné výchovy lesních porostů je užití takových výchovných postupů, které odpovídají požadavkům a nároků jednotlivých dřevin (Vacek et al., 2012a).

Buk je typická stinná dřevina s pozdějším vyvrcholením přírůstu, tj. s klimaxovou růstovou strategií. Nepodléhá příliš škodám způsobovaným abiotickými činiteli. Z kladných pěstebních vlastností je důležitá zejména schopnost reagovat zvýšeným přírůstem na uvolnění i v druhé polovině obmýtí, aniž by vytvářel kmenové výmladky a schopnost udržovat vhodnou strukturu porostu přirozeným prořezáváním, zejména v hustých nárostech a mlazinách. Mezi negativní vlastnosti patří náchylnost k rozrůstání korun do šířky po silnějším uvolnění zvláště v juvenilním stadiu. Nevhodnou vlastností je také sklon k vytváření neprůběžné osy a vydličnatosti (Poleno et al., 2009). Hlavním cílem výchovy v bukových porostech je zvyšování kvality produkce (Novák et al., 2015), tj. včasné odstranění hospodářsky nevhodné složky (netvárných, geneticky nekvalitních a nevhodných předrostlíků a obrostlíků) – (Poleno et al., 2009). První zásahy jsou doporučovány již ve stadiu mlazin (Štefančík et al., 2014; Tefekcioglu et al., 2005) a uplatňuje se u nich negativní výběr, na který na konci růstové fáze mlaziny navazuje pozitivní výběr, který se uplatňuje i v následujících zásazích. Výchovné zásahy se provádějí zejména v úrovni. Smrk jako druhá nejvýznamnější dřevina smíšených bukových lesů, má z hlediska porostní výchovy jednu velice důležitou vlastnost, čímž je schopnost dobré růstové reakce na uvolnění v průběhu téměř celé doby obmýtí, zejména však v mladém věku. Jeho velkou nevýhodou je náchylnost k poškození větrem, sněhem a námrazou (Poleno et al., 2009). U výchovy smrkových porostů pak převažuje negativní výběr v podúrovni, kterým se podporují kvalitní jedinci, kteří následně mohou vytvářet tolik žádoucí souměrný stabilní kmen a mohutný kořenový systém. Při pozdějších zásazích lze negativní výběr kombinovat s pozitivním výběrem v úrovni (Slodičák a Novák, 2000).

## **4. Metodika**

### **4.1. Charakteristika zájmové oblasti**

Krkonoše jsou významnou přírodní lokalitou na severu České republiky a zároveň jsou nejvyšším pohořím Západních Sudet a i celé České vysočiny. Vklínají se mezi Fenno-sarmatsko-skandinávskou platformu a Alpsko-karpatský systém. Podélná osa oblasti (SZ-JV) je dlouhá 36 km (Vacek et al., 2012a). V rámci této práce byl proveden výzkum v západní části Krkonoš (Obr. 1) na pěti TVP s dominantním bukem lesním o rozměrech 50 × 50 m s výškovým rozpětím od 580 do 1190 m n. m. Průměrná roční teplota na studovaných lokalitách se pohybuje v rozmezí 3,5-5,5°C, roční srážkový úhrn v rozmezí 1050-1350 mm a délka vegetačního období v rozmezí 65-100 dnů (cf. Plíva a Žlábek 1986).



Obr. 1: Lokalizace studovaných TVP v porostech s dominantním bukem lesním v Krkonoších.

#### 4.1.1. Základní charakteristika TVP

##### 4.1.1.1. TVP 1 – U Tunelu

TVP 1 je situována na prudkém svahu s jihozápadní expozicí. Jedná se o porost s četným náletem buku lesního a smrku ztepilého výrazně rozrůzněného věku a výšky. Z hlediska malého vývojového cyklu lesa zde dominuje stadium dorůstání s malými fragmenty, které indikují končící stadium rozpadu. Střední výška porostu je 25 m a zakmenění díky odrostlejší přirozené obnově je 9. Podmínky pro vznik a odrůstání přirozené obnovy jsou na této ploše zvláště u jedinců vyšších výškových tříd dobré, avšak zmlazení v nižších třídách je již negativně ovlivňováno konkurencí starších odrostlejších jedinců (Obr. 2). TVP 1 byla založena v roce 1980 a náleží k lesnímu typu 6N4 - kamenitá kyselá smrková bučina borůvková. TVP je situována ve značně členitém terénu. Půdním typem je kambizem rankerová. Pokryvnost bylinného patra je v důsledku značného zápoje spodních porostních etáží nízká (20 %) a dominuje v něm *Vaccinium myrtillus*. Porost je zařazen do fenotypové třídy C a je charakterizován více etážemi. Horní etáž je tvořena fragmenty 139 let starého porostu buku. Spodní etáž je značně diferencována a lze ji pomístně ještě rozdělit, je tvořena smrkem (33 %), bukem (66 %) a břízou (1 %) o věku 29 let. Porost náleží do pásma ohrožení imisemi D.



Obr. 2: Interiér smrkobukového porostu na TVP 1 – U Tunelu (foto: D. Bulušek).

#### 4.1.1.2. TVP 2 - Vilémov

TVP 2 je situována na mírném svahu s jihozápadní expozicí. Jedná se o zapojenou a místy až mírně proředěnou dospělou kmenovinu s pomístním náletem buku lesního, který je různého věku a různé výšky. Z hlediska malého vývojového cyklu lesa zde probíhá konečné stadium optima, až počáteční stadium rozpadu s fází obnovy. Střední výška porostu je 28 m a zakmenění horní etáže je 7. Vzhledem k pozvolnému rozvolňování zápoje horního stromového patra v posledních letech, zde začínají být lepší podmínky pro přežívání přirozené obnovy, a dokonce i pro její zdárné odrůstání (Obr. 3). TVP 2 - Vilémov byla založena v roce 1980 a náleží k lesnímu typu 5Y0 - skeletová jedlová bučina a je situována v málo členitém balvanitém terénu. Půdním typem je ranker modální. Pokryvnost bylinného patra je poměrně nízká (45 %), s dominancí *Vaccinium myrtillus*. Porost je zařazen do fenotypové třídy C a je charakterizován dvěma etážemi. Horní etáž tvoří 180 let starý porost buku (55 %), a smrku (45 %). Spodní etáž je tvořena bukem (96 %) smrkem (4 %) a jednotlivě vtroušenou jedlí o věku 26 let. Porost náleží do pásma ohrožení imisemi C.



Obr. 3: Interiér smrkobukového porostu na TVP 2 – Vilémov (foto: D. Bulušek).

#### 4.1.1.3. TVP 8 - Nad Benzínou 2

TVP 8 je situována na svahu se středním sklonem s jihozápadní expozicí. Jedná se o poměrně rozvolněnou vyspělou kmenovinu s početným náletem buku lesního a smrku ztepilého různého věku a různé výšky. Z hlediska malého vývojového cyklu lesa zde probíhá stadium rozpadu s fází obnovy. Střední výška porostu je 20 m a zakmenění horní etáže je 6. Díky výraznému rozvolnění zápoje horního stromového patra v posledních letech (zápoj 60 %) jsou zde dobré podmínky pro přežívání přirozené obnovy, a dokonce i pro její zdárné odrůstání (Obr. 4). TVP 8 byla založena v roce 1980 a náleží k lesnímu typu 7K1 - kyselá buková smrčina metlicová a nachází se v málo členitém terénu. Půdním typem je kryptopodzol modální. Pokryvnost bylinného patra je střední (50 %), s dominancí *Vaccinium myrtillus*. Porost je zařazen do fenotypové třídy B a je charakterizován dvěma etážemi. Horní etáž tvoří 165 let starý porost buku (93 %) a smrku (7 %). Spodní etáž je tvořena bukem (98 %) a smrkem (2 %) s jednotlivě vtroušeným jeřábem a javorem klenem o věku 17 let. Porost náleží do pásma ohrožení imisemi B.



Obr. 4: Interiér smrkobukového porostu na TVP 8 – Nad Benzínou 2 (foto: D. Bulušek).

#### 4.1.1.4. TVP 9 - Nad Benzínou 1

TVP 9 je situována na svahu o středním sklonu s jihozápadní expozicí. Jedná se o slabě rozvolněnou vyspělou kmenovinu s četným náletem převážně buku lesního různého věku a různé výšky. Z hlediska malého vývojového cyklu lesa zde probíhá konečné stádium optima s počátky stádia rozpadu. Střední výška porostu je 23 m a zakmenění horní etáže je 7. Díky výraznému rozvolnění zápoje horního stromového patra v posledních letech jsou v porostu, dobré podmínky pro přežívání přirozené obnovy, a dokonce i pro její zdárné odrůstání (Obr. 5). TVP 9 byla založena v roce 1980 a náleží k lesnímu typu 7K1 - kyselá buková smrčina metlicová a je umístěna v málo členitém terénu. Půdním typem je zde kambizem modální. Pokryvnost bylinného patra je střední (60 %), s dominancí *Calamagrostis villosa*, přičemž její pokryv není nikterak hustý, aby nějak výrazněji omezoval přirozenou vznik a odrůstání přirozené obnovy. Porost je zařazen do fenotypové třídy B a je charakteristický třemi etážemi. Horní etáž je tvořena 193 let starým porostem smrku (75 %) a buku (25 %). Střední etáž je tvořena bukem (70 %) a smrkem (30 %) o věku 37 let. Ve spodní etáži je zastoupen buk (98 %) smrk (2 %) a jednotlivě jsou vtroušeny jedle a jeřáb. Porost náleží do HS 21 a pásma ohrožení imisemi B.



Obr. 5: Interiér smrkobukového porostu na TVP 9 – Nad Benzínou 1 (foto: D. Bulušek).

#### 4.1.1.5. TVP 35 – Chojník – bučina

TVP 35 je situována na mírném svahu se severovýchodní expozicí a nachází se v polské části Krkonoš v Karkonoski Park Narodowy (KP). Jedná se o dosti zapojenou vyspělou kmenovinu s četným náletem buku lesního různého věku a různé výšky. Z hlediska malého vývojového cyklu lesa zde probíhá stadium optima. Střední výška porostu je 29 m a zakmenění 9. Díky postupnému rozvolňování zápoje horního stromového patra v posledních letech (zápoj 75 %) zde začínají být již lepší podmínky pro přežívání přirozené obnovy, a dokonce pro její zdárné odrůstání (Obr. 6). TVP 35 byla založená v roce 2004 a náleží k TSL LGw – las górski wilgotny (4B1 – bohatá bučina mářinková). TVP je situována v málo členitém a středně sklonitém terénu. Půdním typem je kambizem modální. Pokryvnost bylinného patra je střední (50 %), dominuje v něm *Galium odoratum*. Porost je zařazen do fenotypové třídy B a je charakterizován dvěma etážemi. Horní etáž je tvořena 177 let starým porostem buku (98 %) a javoru klen (2 %). Ve spodní a střední etáži jsou zastoupeni javor klen (70 %), buk lesní (25 %) a javor mlčč (5 %) o věku 28 a 16 let. Porost náleží do pásma ohrožení imisemi D.



Obr. 6: Interiér smíšeného bukového porostu na TVP 35 – Chojník – bučina (foto: D. Bulušek).

Základní charakteristiky studovaných výzkumných ploch souhrnně jsou uvedeny v Tab. 1.

Tab. 1: Základní charakteristiky jednotlivých TVP.

Číslo plochy a jméno	Druh dřeviny	Věk	Výška (m)	Výčetní tloušťka (cm)	Nadmořská výška (m)	Expozice a sklon (stupně)	Lesní typ	Porost	Půda
1 - U Tunelu	buk	139/29	27	48	730	JZ, 26°	6N4	221 A13/2a	kambizem
	smrk		14	15					
2 - Vilémov	smrk	180/26	28	36	600	JZ, 22°	5Y0	415 B17/2	ranker
	buk		27	40					
8 - Nad Benzinou 2	buk	165/19	20	31	1 190	JZ, 24°	7K1	306 C16/1a	kryptopodzol
	smrk		26	42					
9 - Nad Benzinou 1	smrk	193/37/17	23	40	1 170	JZ, 17°	7K1	306 C17/3b/1a	kambizem
	buk		22	38					
35 – Chojník - Bučina	buk klen	177/28/16	29 22	53 23	580	SZ	4B1	213j	kambizem



## 4.2. Rámcová metodika řešení

Předmětem mé disertační práce je zhodnocení struktury a vývoje smrkobukových porostů v západních Krkonoších a návrh diferencovaného pěstování těchto porostů v obdobných podmínkách prostředí. K tomuto účelu byly využity především TVP 1, 2, 8, 9 a 35, které byly založené a pravidelně sledované od roku 1980 (TVP 1, 2, 8 a 9), TVP 35 byla založena v roce 2004, a řada dalších dílčích výzkumných ploch, které byly využity při řešení specifických dílčích úkolů. Zvolené metodické postupy a řešení byly vybrány na základě obdobných výzkumů provedených v podobných stanovištních podmínkách a také se zřetelem na kontinuitu s výzkumy, které byly prováděny v krkonošských porostech v minulosti. Bylo využito jak novodobých metod, tak i metod hojně využívaných a prověřených již v minulých desetiletích.

### 4.2.1. Struktura a vývoj porostů

Uvedené plochy byly měřeny pomocí technologie FieldMap (poloha všech jedinců, jejichž výčetní tloušťka je  $\geq 7$  cm a jejich korunové projekce). Výčetní tloušťky byly měřeny kovovou průměrkou s přesností na 1 mm a výšky stromů a výšky nasazení zelené koruny pomocí výškoměru Vertex III s přesností na 0,1 m.

Následně byly z naměřených dendrometrických údajů vypočteny tyto ukazatele:

- průměrná výčetní tloušťka porostu jako kvadratický průměr tloušťek všech stromů,
- střední porostní výška jako aritmetický průměr výšek všech stromů,
- výtvarnice jako poměrné číslo vyjadřující podíl objemu stromu k objemu válce, jenž má se stromem společnou základnu a výšku,
- hektarová zásoba sdruženého porostu jako součet podružného a hlavního porostu za pomocí regresní rovnice (Petráš a Pajčík, 1991),
- průměrný objem stromu jako podíl zásoby a počtů stromů v porostu,
- hektarová výčetní kruhová základna jako součet kruhových základem všech stromů,
- štíhlostní kvocient jako poměrné číslo mezi výškou a tloušťkou středního stromu,
- celkový běžný přírůst jako rozdíl celkové objemové produkce ve dvou periodách dělené délkou periody (5 let),

- celkový průměrný přírůst jako podíl celkové objemové produkce porostu a jeho věku,
- celková objemová produkce jako zásoba hlavního porostu ve věku  $t$  zvětšená o sumu všech zásob podružného porostu do věku  $t$ .

U všech jedinců stromového patra byla na TVP zhodnocena horizontální struktura. Byly spočítány: Hopkins-Skellamův index, Pielou-Mountfordův index, Clark-Evansův index a Ripleyova K-funkce (Ripley, 1981; Lepš, 1996). Rozdíly v horizontální struktuře byly kvantifikovány pomocí Ripleyovy K-funkce. Z hlediska distribučních indexů založených na frekvenci stromů v jednotlivých kvadrátech byl použit David-Moorův index (David a Moore, 1954). Velikost čtverců u TVP byla zvolena na  $10 \times 10$  m (25 kvadrátů) a obnovní transekty byly rozděleny též na 25 kvadrátů. Příslušné očekávané hodnoty těchto indexů byly spočítány pomocí numerických simulací pro každý jednotlivý případ zvlášť. V tabulkách k jednotlivým trvalým výzkumným plochám je sloupec očekávané hodnoty, který označuje hodnotu indexu pro náhodné uspořádání. Sloupce dolní mez a horní mez označují interval kolem této očekávané hodnoty, v němž stále ještě není možné zamítnout náhodnost uspořádání, ale když hodnota indexu překročí horní mez intervalu, můžeme (na hladině významnosti 0,05) konstatovat, že bodová struktura je agregovaná (pro Hopkins-Skellamův a Pielou-Mountfordův index), respektive regulární (pro Clark-Evansův index). Pokud však hodnota indexu nedosáhne dolní meze intervalu, znamená to regularitu v případě Hopkins-Skellamova a Pielou-Mountfordova indexu, respektive agregaci v případě Clarkova-Evansova indexu. Ve výsledcích jsou statisticky významné hodnoty (přesahující konfidenční interval) označeny hvězdičkou. Přehled indexů popisujících horizontální strukturu a jejich základní interpretace jsou uvedeny v Tab. 2.

Tab. 2: Přehled indexů popisujících horizontální strukturu a jejich základní interpretace

<b>Index</b>	<b>Střední hodnota</b>	<b>Shlukovitost</b>	<b>Pravidelnost</b>
Hopkins-Skellam	$A = 0.5$	$A > 0.5$	$A < 0.5$
Pielou-Mountford	$\alpha = 1$	$\alpha > 1$	$\alpha < 1$
Clark-Evans	$R = 1$	$R < 1$	$R > 1$
David-Moore	$ICS = 0$	$ICS > 0$	$ICS < 0$

Analýza hlavních komponentů (PCA) byla provedena v programu CANOCO 4.5 (ter Braak a Šmilauer, 2002) pro zhodnocení vztahu mezi porostními a produkčními charakteristikami, strukturálními indexy, klimatickými údaji a stanovištními parametry v období 1980–2040. Data byla zlogaritmována a standardizována před analýzou. Výsledky PCA analýzy byly vizualizovány pomocí ordinačního diagramu vytvořeného v programu CanoDraw program (ter Braak a Šmilauer, 2002).

Synuzie dřevin v rámci porostu byla hodnocena podle klasifikace Zlatníka (Zlatník, 1953; Randuška et al., 1986). Vizualizace struktury studovaných porostů a predikce jejich vývoje byla provedena pomocí růstového modelu Sibyla (Fabrika a Ďurský, 2005).

Modelování samovolného vývoje a různých pěstebních strategií bylo provedeno pomocí výše uvedeného růstového simulátoru Sibyla. Pro jednotlivé TVP byly provedeny vizualizace stavu porostů od jejich založení v r. 1980 až do r. 2015 v periodě 5 let a spočítány predikce vývoje po 5 letech za předpokladu samovolného vývoje v ekologicky stabilním prostředí a za různých pěstebních strategií směřujících k zvýšení jejich ekologické stability, biodiverzity a produkčních schopností.

Diverzita porostu ve vztahu k dřevinné skladbě, četnosti zastoupení dřevin, horizontálnímu a vertikálnímu uspořádání byla hodnocena pomocí následujících indexů:

- standardizovaný Arten-profil index (Pretzsch, 2006) jako relativní míra vertikální struktury udávající nakolik se hodnocený porost blíží stavu maximální možné diverzity s rozpětím 0-1 ( $A > 0.9$  – výběrná struktura),
- index porostní proměnlivosti (Jaehne a Dohrenbusch, 1997) jako komplexní míra diverzity porostu ( $B < 4$  jednotvárná struktura a  $B > 9$  - výrazně strukturované porosty),
- index tloušťkové diferenciace (Füldner, 1995) s rozpětím 0 - 1 ( $TM_d > 0,7$  velmi silná tloušťková diferenciace),
- index výškové diferenciace (Füldner, 1995) s rozpětím 0 - 1 ( $TM_h > 0,7$  velmi silná výšková diferenciace),
- index korunové diferenciace (Jaehne, Dohrenbusch, 1997), přičemž  $K > 2$  – velmi silná korunová diferenciace,
- index druhové různorodosti (entropie  $H'$ ) – (Shannon, 1948) s rozpětím 0 - 1,

- index druhové vyrovnanosti  $E$  (Pielou, 1975) s rozpětím 0 - 1 jako relativní míra druhové diverzity porostu.

Dále byl spočítán pro horní etáž stromového patra ze vstupních dat růstovým simulátorem biodynamiky lesa Sibyla stupeň zápoje (Fabrika a Ďurský, 2005), zakmenění a index hustoty porostu (Reineke, 1933).

#### **4.2.2. Přirozená obnova porostů**

Na jednotlivých TVP o výměře 0,25 ha bylo pro hodnocení přirozené obnovy provedeno vytyčení 1 transektu o rozměrech 50 × 5 m. Volba místa vedení transektu byla provedena tak, aby dobře charakterizoval přirozenou obnovu (četnost a vyspělost nárostů) na celé TVP.

Do měření přirozené obnovy byli zahrnuti všichni jedinci přítomní na jednotlivých transektech, jejichž výčetní tloušťka byla < 7 cm. Po naměření všech dat, byla hodnocena prostorová, druhová, výšková a tloušťková struktura. Pro hodnocení výškové struktury bylo zmlazení rozděleno do výškových tříd. Do první výškové třídy byli zahrnuti jednoleté semenáčky a ostatní jedinci s výškou menší nebo rovnou 10 cm, do druhé nálet s výškou 10,1-20 cm atd.

U všech jedinců přirozené obnovy na jednotlivých plochách byla dále zhodnocena horizontální struktura. Byly spočítány: Hopkins-Skellamův index, Pielou-Mountfordův index, Clark-Evansův index a David-Moorův index (Ripley, 1981; Lepš, 1996) a hodnoceny stejným způsobem jako u stromového patra. Prostorové rozmístění u přirozené obnovy bylo také hodnoceno párovou korelační funkcí  $g(r)$  - (Stoyan a Stoyan, 1992), která je transformací široce užívané Ripleyho  $K$ -funkce (Ripley, 1977).

#### **4.2.3. Zdravotní stav porostů**

Dynamika zdravotního stavu jednotlivých stromů byla hodnocena podle olistění (foliace) a stupňů odlistění (defoliace) podle následující stupnice v Tab. 3 (cf. Vacek a Jurásek, 1985).

Tab. 3: Stupnice defoliace.

Stupeň defoliace	Olistění (%)
0	91-100
1	71-90
2	51-70
3	31-50
4	1-30
5	0

Do hodnocení byly započítávány všechny odumřelé stromy od počátku sledování (cf. Vacek et al., 2007). Tyto stupnice jsou kompatibilní s mezinárodní klasifikací ICP-Forests (Lorenz, 1995). Dále bylo zvlášť hodnoceno i olistění živých stromů.

Průměrné olistění porostu je vyjádřeno jako aritmetický průměr hodnot olistění všech stromů na ploše. Defoliace (doplňk olistění do 100 %) se zvláštním zřetelem na cenotické postavení a morfologický typ koruny byla odhadována s přesností na 5 % a zaznamenávána za použití šesti tříd defoliace, které odpovídají stupňům poškození stromů v Tab. 4 (cf. Vacek a Matějka, 2010).

Tab. 4: Hodnocení zdravotního stavu podle tříd defoliace.

Třída defoliace	Interval defoliace (%)	Průměrná defoliace (%)	Charakteristika stromu
0	0-10	5	zdravý
1	10-30	20	mírně poškozený
2	30-50	40	středně poškozený
3	50-70	60	silně poškozený
4	70-100	85	odumírající
5	100	100	odumřelý

Pro další výpočty byly stupně transformovány na procentuální hodnoty defoliace (průměrné hodnoty pro danou třídu defoliace). Základem pro hodnocení ploch byl vývoj aritmetického průměru defoliace všech současně živých stromů na ploše (průměr pro třídy

defoliace 0 až 4), směrodatné odchylky defoliace a vývoj počtu odumřelých stromů (stromů totálně defoliováných). Každý druh dřeviny byl hodnocen samostatně. Pro souhrnné hodnocení stavu porostu byly vypočítány rovněž celkové průměry olistění všech stromů včetně stromů úplně defoliováných.

#### **4.2.4. Návrh zásad diferencovaného managementu studovaných porostů**

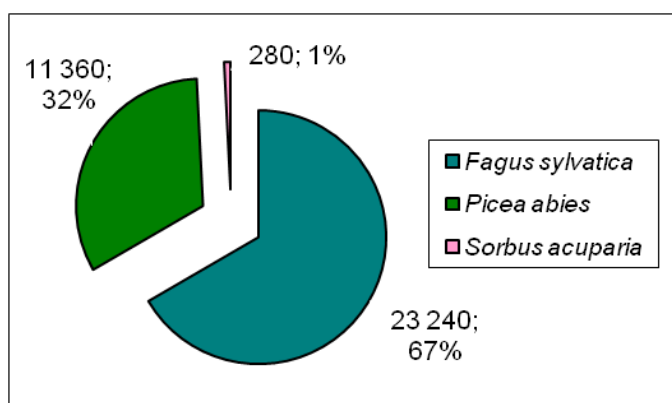
Na základě podrobné analýzy stanovištních a porostních poměrů byly navrženy rámcové směrnice obnovy a výchovy studovaných porostů i porostů nacházejících se v Krkonoších v obdobných stanovištních a porostních podmínkách, s důrazem na přírodě blízký management (cf. Vacek et al., 2012b).

## 5. Výsledky

### 5.1. Přirozená obnova

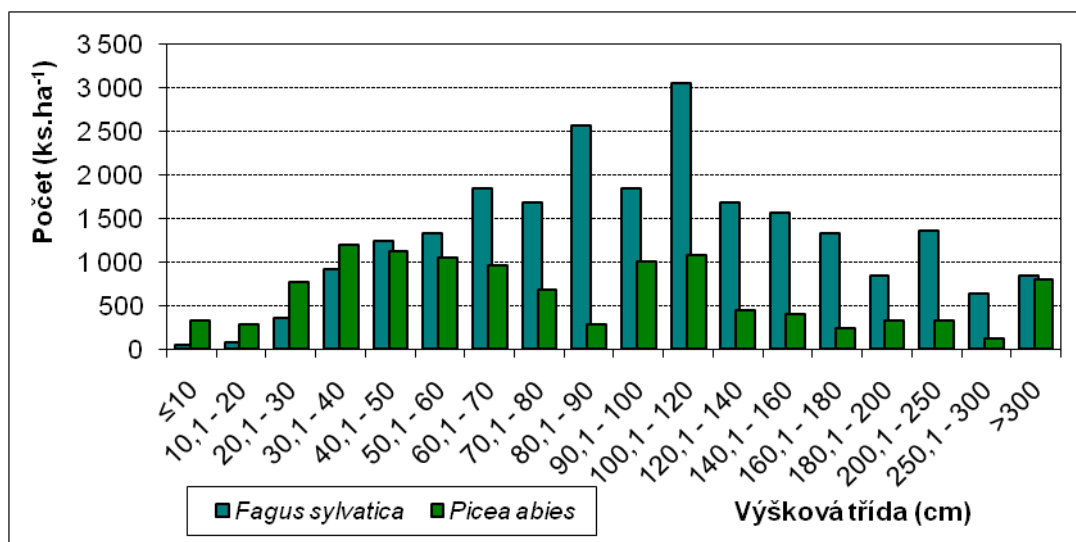
#### 5.1.1. Trvalá výzkumná plocha 1 – U Tunelu

Zastoupení dřevin přirozené obnovy na transektu na TVP 1 v přepočtu na 1 ha je uvedeno na Obr. 7. Množství přirozeného zmlazení je zde diferencováno zejména podle porostního zápoje horních etáží stromového patra. Z obrázku je patrné dominantní postavení buku (67 %), výrazné zastoupení smrku (32 %) a minoritní podíl jeřábu (1 %). Z důvodu téměř úplného odumření horní etáže zde docházelo a stále dochází k vytváření výškově a tloušťkově výrazně diferencovaného přirozeného zmlazení. Bukové a smrkové zmlazení je soustředěno převážně do skupin, nebo menších plošek. Jedinci jeřábu jsou pak vtroušeni převážně jednotlivě, případně v malých skupinkách. Celkový počet 34 880 ks.ha<sup>-1</sup>, je poměrně vysoké číslo a dává perspektivu pro zdárný vývoj porostu.



Obr. 7: Zastoupení dřevin v přirozené obnově na transektu TVP 1 – U Tunelu v přepočtu na 1 ha.

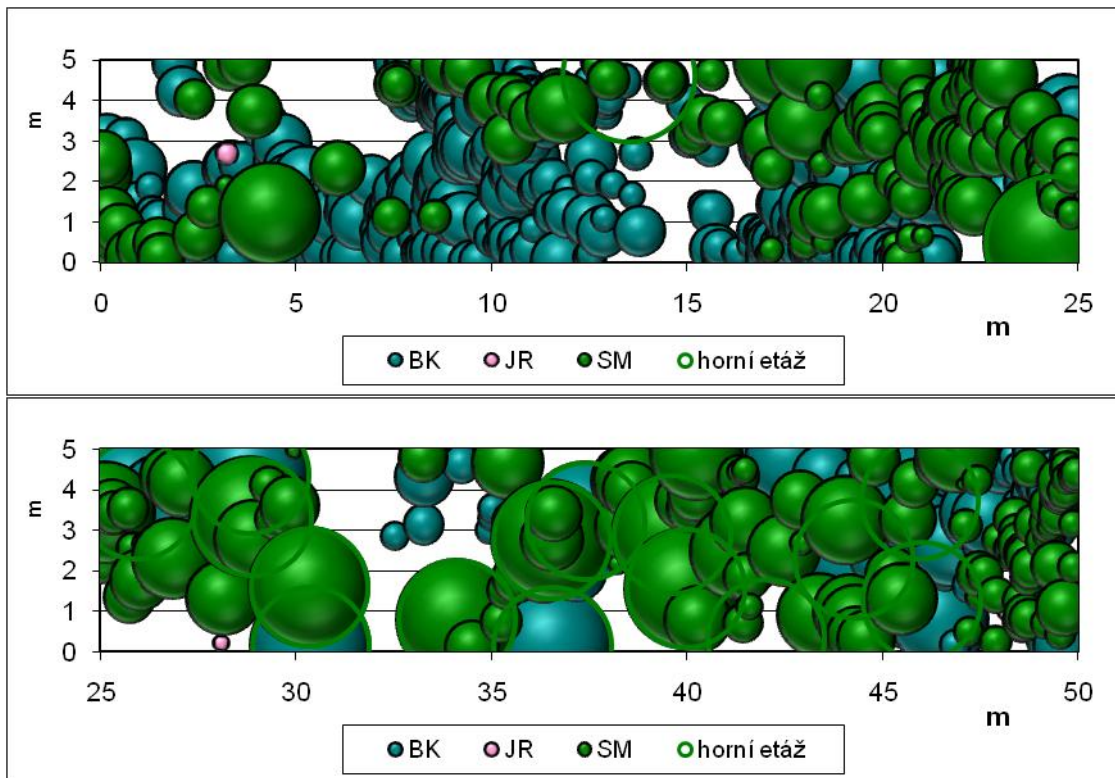
Výšková struktura přirozené obnovy na transektu na TVP 1 v přepočtu na 1 ha je znázorněna histogramem výškové struktury přirozené obnovy na Obr. 8., z něhož je patrné dobré odrůstání přirozené obnovy, zejména díky pokročilejšímu stadiu rozpadu. Dále je z obrázku patrné, že výšková struktura je výrazně diferencovaná a v zastoupení obnovy ve výškových třídách je více vrcholů, přičemž nejvíce jedinců spadá svou výškou do třídy 100,1–120 cm (5 120 ks.ha<sup>-1</sup>), od tohoto intervalu se pak počet jedinců nepravidelně snižuje na obě strany, přičemž nejméně početné zmlazení je ve dvou nejnižších třídách (shodně 360 ks.ha<sup>-1</sup>).



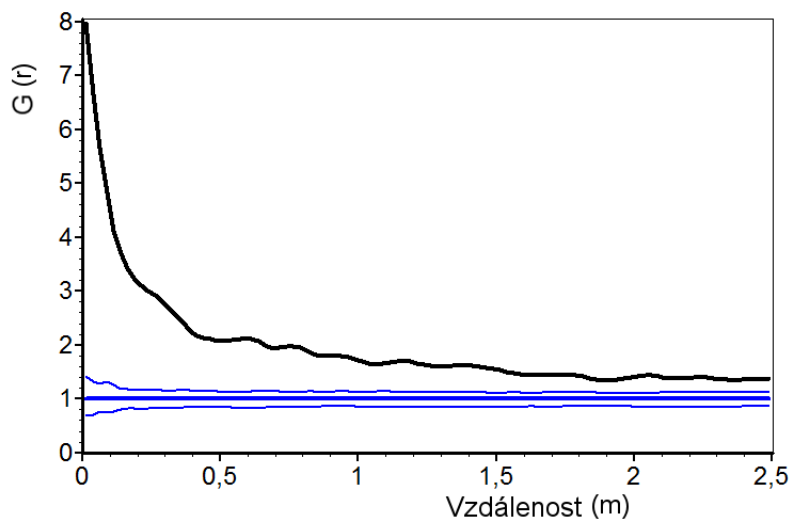
Obr. 8: Histogram výškové struktury přirozené obnovy na TVP 1 – U Tunelu.

Horizontální struktura přirozené obnovy na TVP 1 je zobrazena na Obr. 9-10. Z obrázků je patrná početná obnova, která dobře odrůstá. Také je poměrně dobře patrné shlukovité uspořádání jedinců přirozené obnovy, což potvrzuje Obr. 11, kde je shlukovitost jedinců v přirozené obnově potvrzena párovou korelační funkcí, přičemž shlukovitost jedinců v přirozené obnově má se vzrůstající vzdáleností jedinců tendenci směřovat k náhodnému uspořádání. Statisticky významné hodnoty pro shlukovité uspořádání jedinců jsou patrné také ze všech užitých indexů Tab. 5.





Obr. 9-10: Horizontální struktura přirozené obnovy na TVP 1 – U Tunelu.



Obr. 11: Horizontální struktura přirozené obnovy smrkobukového porostu na TVP 1 – U Tunelu vyjádřená párovou korelační funkcí.

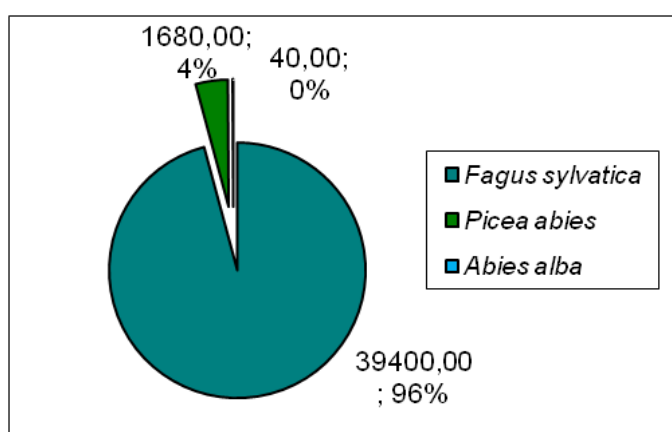
Tab. 5: Hodnoty indexů horizontální struktury jedinců přirozené obnovy smrkobukového porostu na TVP 1 – U Tunelu.

Index	Zjištěné hodnoty	Očekávané hodnoty	Dolní mez	Horní mez
<b>Hopkins-Skellam</b>	0,816*	0,497	0,471	0,529
<b>Pielou-Mountford</b>	3,713*	1,060	0,978	1,172
<b>Clark-Evans</b>	0,743*	1,021	0,992	1,058
<b>David-Moore</b>	3,335*	-0,002	-0,139	0,158

\* Statisticky významné hodnoty

### 5.1.2. Trvalá výzkumná plocha 2 – Vilémov

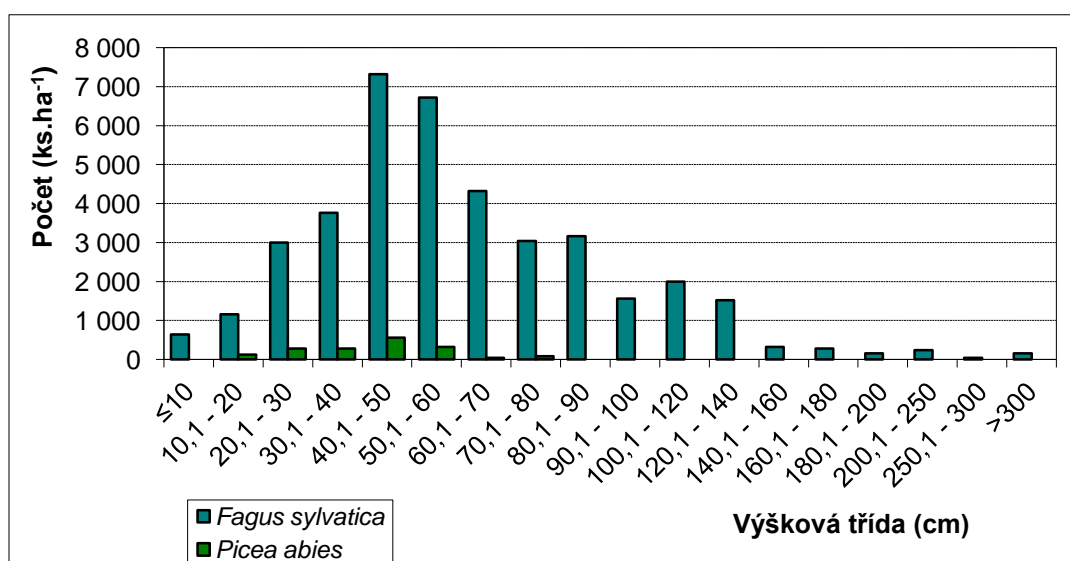
Zastoupení dřevin přirozené obnovy na transektu na TVP 2 v přepočtu na 1 ha je uvedeno na Obr. 12. Množství přirozeného zmlazení je zde diferencováno zejména podle porostního zápoje horních etáží stromového patra. Z obrázku je patrné výrazně dominantní postavení buku (96 %), které doplňuje smrk (4 %) a sporadickým zastoupením i jedle. Z důvodu pozvolného a nepravidelného narušení zápoje zde dochází k vytváření výškově a tloušťkově diferencované přirozené obnovy. Bukové zmlazení je soustředěno převážně do větších skupin, či plošek, smrk s jedlí jsou vtroušeni převážně jednotlivě. Celkový počet je 41 120 ks.ha<sup>-1</sup>, což je číslo poměrně vysoké a dává perspektivu pro zdárný vývoj porostu.



Obr. 12: Zastoupení dřevin v přirozené obnově na transektu TVP 2 – Vilémov v přepočtu na 1 ha.

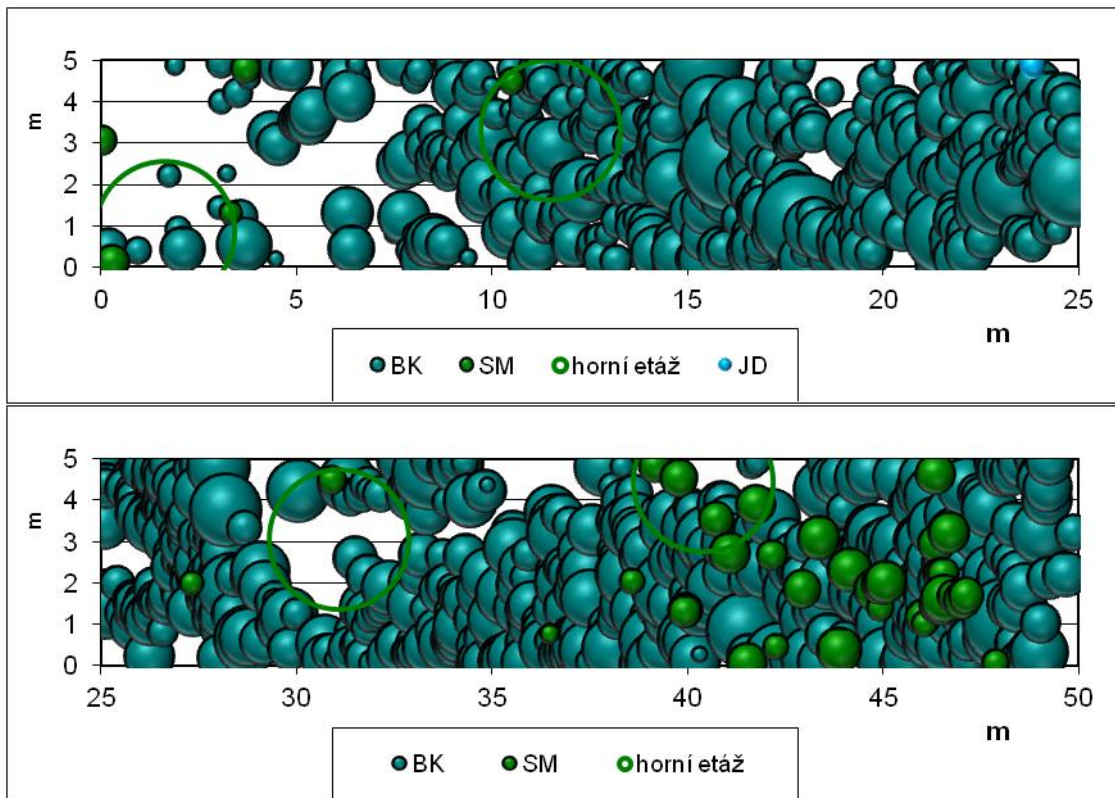
Výšková struktura přirozené obnovy na transektu na TVP 2 v přepočtu na 1 ha je znázorněna histogramem výškové struktury přirozené obnovy na Obr. 13., z něhož je patrné

poměrně dobré odrůstání přirozené obnovy, zejména díky začínajícímu stadiu rozpadu. Dále je z obrázku patrné, že výšková struktura je středně diferencovaná a v zastoupení obnovy ve výškových třídách je v podstatě jen jeden vrchol, přičemž nejvíce jedinců spadá svou výškou do třídy 40,1–50 cm (7 880 ks.ha<sup>-1</sup>), od tohoto intervalu se pak počet jedinců v podstatě pravidelně snižuje na obě strany, přičemž nejméně početné zmlazení je ve vyšších třídách cca od 140 cm. Tento stav je způsoben teprve začínajícím stádiem rozpadu, díky čemuž jedinci přirozené obnovy ještě nemohli dosáhnout výraznějších počtů ve vyšších výškových třídách, avšak jedinci nejnižších výškových stupňů již jsou limitováni odrostlejším zmlazením.

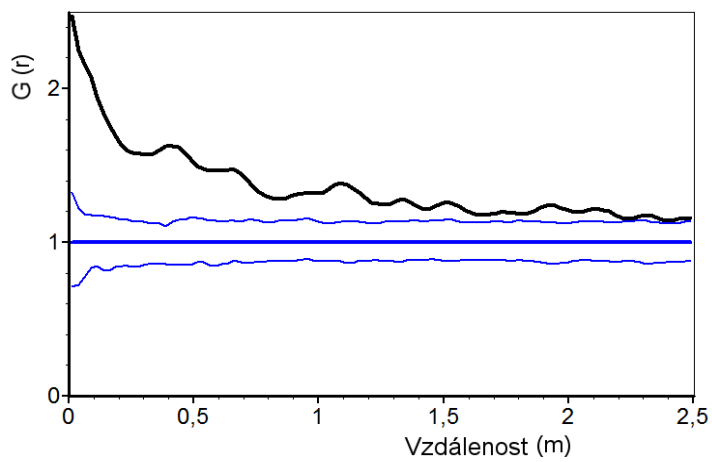


Obr. 13: Histogram výškové struktury přirozené obnovy na TVP 2 – Vilémov.

Horizontální struktura přirozené obnovy na TVP 2 je zobrazena na Obr. 14-15. Z obrázků je patrná početná obnova, která dobře odrůstá. Také je poměrně dobře patrné spíše shlukovité uspořádání jedinců přirozené obnovy, což potvrzuje Obr. 16, kde je shlukovitost jedinců v přirozené obnově potvrzena párovou korelační funkcí, přičemž shlukovitost jedinců v přirozené obnově má se vzrůstající vzdáleností jedinců silnou tendenci směřovat k náhodnému uspořádání. Statisticky významné hodnoty pro shlukovité uspořádání jedinců jsou patrné také ze všech užitých indexů Tab. 6.



Obr. 14-15: Horizontální struktura přirozené obnovy na TVP 2 – Vilémov.



Obr. 16: Horizontální struktura přirozené obnovy smrkobukového porostu na TVP 2 – Vilémov vyjádřená párovou korelační funkcí.

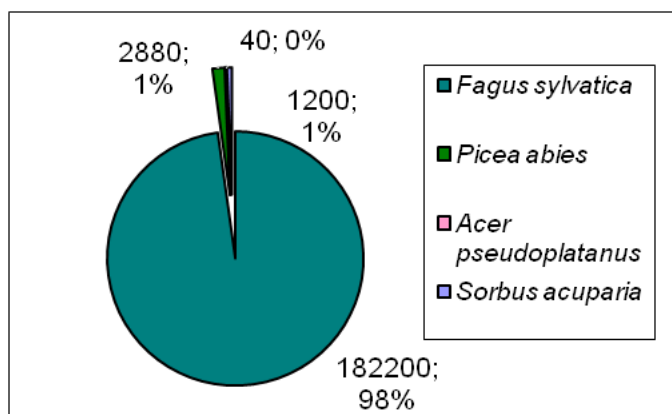
Tab. 6: Hodnoty indexů horizontální struktury jedinců přirozené obnovy smrkobukového porostu na TVP 2 – Vilémov.

Index	Zjištěné hodnoty	Očekávané hodnoty	Dolní mez	Horní mez
<b>Hopkins-Skellam</b>	0,819*	0,496	0,469	0,535
<b>Pielou-Mountford</b>	3,797*	1,055	0,977	1,184
<b>Clark-Evans</b>	0,743*	1,021	0,989	1,062
<b>David-Moore</b>	3,335*	-0,003	-0,162	0,153

\* Statisticky významné hodnoty

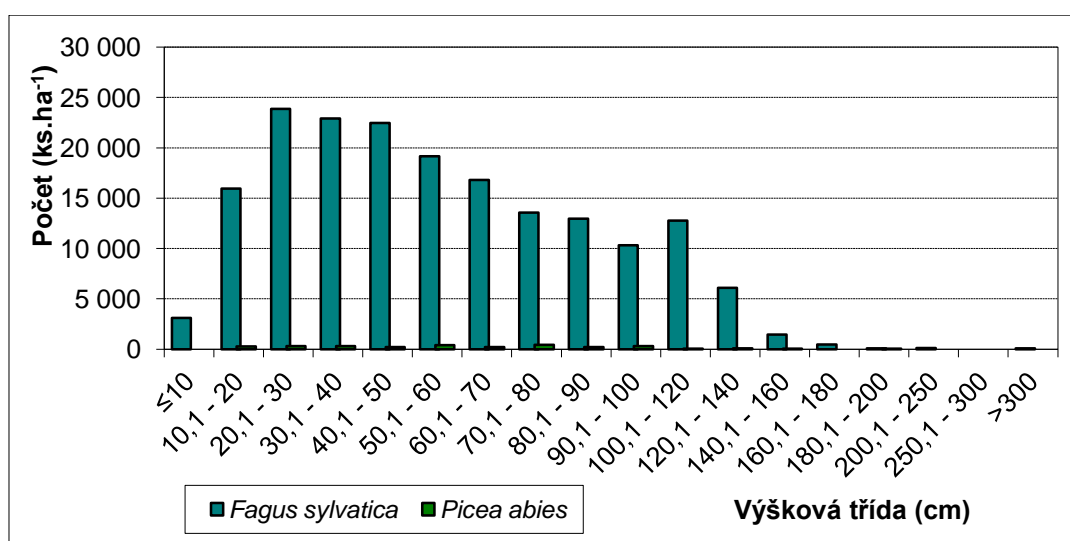
### 5.1.3. Trvalá výzkumná plocha 8 – Nad Benzínou 2

Zastoupení dřevin přirozené obnovy na transektu na TVP 8 v přepočtu na 1 ha je uvedeno na Obr. 17. Množství přirozeného zmlazení je zde diferencováno zejména podle porostního zápoje horní etáže stromového patra a mírně ovlivněno je i charakterem půdního pokryvu. Z obrázku je patrné výrazně dominantní postavení buku (98 %), které doplňují smrk, javor klen a jeřáb. Z důvodu dostatečně rozvolněného zápoje po celé ploše zde dochází již po delší dobu k vytváření výškově a tloušťkově relativně méně diferencovaného přirozeného zmlazení než na TVP 1 a 2. Bukové zmlazení je soustředěno převážně do větších plošek, smrk, javor klen a jeřáb jsou vtroušeni převážně jednotlivě, či v malých skupinkách. Celkový počet je 186 320 ks.ha<sup>-1</sup>, což je číslo velmi vysoké a dává dobrou perspektivu pro zdárný vývoj porostu.



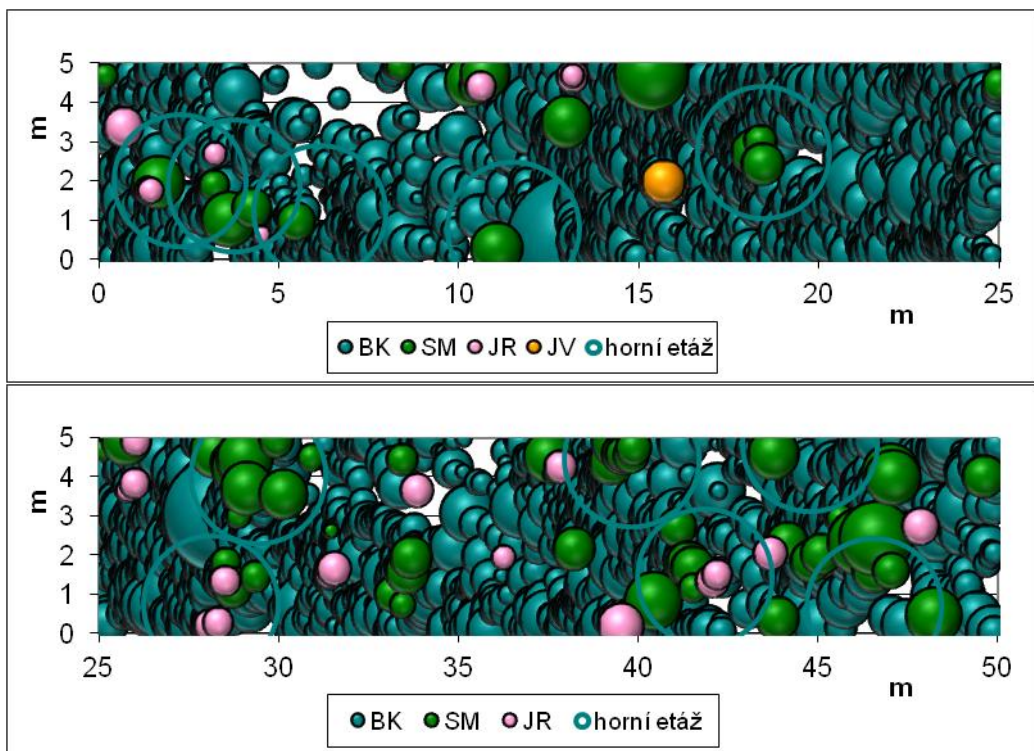
Obr. 17: Zastoupení dřevin v přirozené obnově na transektu TVP 8 – Nad Benzínou 2 v přepočtu na 1 ha.

Výšková struktura přirozené obnovy na transektu na TVP 8 v přepočtu na 1 ha je znázorněna histogramem výškové struktury přirozené obnovy na Obr. 18., z něhož je patrné poměrně dobré a velmi početné odrůstání přirozené obnovy, díky začínajícímu stadiu rozpadu. Dále je z obrázku patrné, že výšková struktura není příliš výrazně diferencovaná a v zastoupení obnovy ve výškových třídách jsou dva vrcholy, přičemž nejvíce jedinců spadá svou výškou do třídy 20,1–30 cm (24 200 ks.ha<sup>-1</sup>), od tohoto intervalu se pak počet jedinců v podstatě pravidelně snižuje na obě strany, přičemž nejméně početné zmlazení je ve vyšších třídách cca od 140 cm. Tento stav je způsoben teprve začínajícím stádiem rozpadu, díky čemuž jedinci přirozené obnovy ještě nemohli dosáhnout výraznějších počtů ve vyšších výškových třídách.

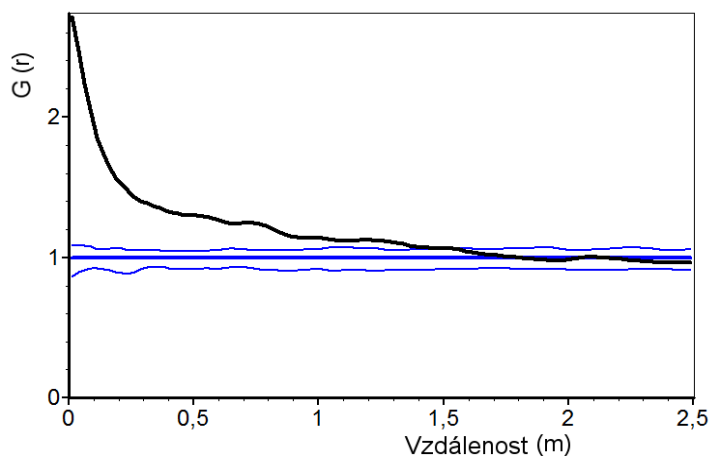


Obr. 18: Histogram výškové struktury přirozené obnovy na TVP 8 – Nad Benzínou 2.

Horizontální struktura přirozené obnovy na TVP 8 je zobrazena na Obr. 19-20. Z obrázků je patrná velmi početná obnova i s větším množstvím odrostlejších jedinců. Spíše shlukovité uspořádání jedinců přirozené obnovy je pak patrné z Obr. 21, kde je převážně shlukovité uspořádání jedinců v přirozené obnově vyjádřené párovou korelační funkcí, přičemž od vzdálenosti 1,5 m převažuje uspořádání náhodné. Statisticky významné shlukovité uspořádání vyšlo i na základě vyhodnocení všech čtyř užitých indexů jak je patrné z Tab. 7.



Obr. 19-20: Horizontální struktura přirozené obnovy na TVP 8 – Nad Benzínou 2.



Obr. 21: Horizontální struktura přirozené obnovy smrkobukového porostu na TVP 8 – Nad Benzínou 2 vyjádřená párovou korelační funkcí.

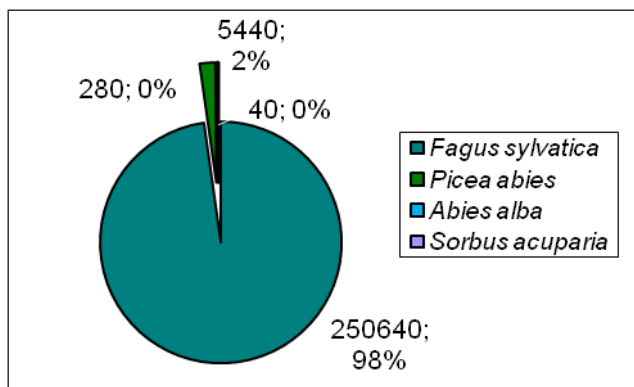
Tab. 7: Hodnoty indexů horizontální struktury jedinců přirozené obnovy smrkobukového porostu na TVP 8 – Nad Benzínou 2.

Index	Zjištěné hodnoty	Očekávané hodnoty	Dolní mez	Horní mez
<b>Hopkins-Skellam</b>	0,771*	0,493	0,478	0,520
<b>Pielou-Mountford</b>	2,679*	1,016	0,975	1,074
<b>Clark-Evans</b>	0,765*	0,999	0,982	1,036
<b>David-Moore</b>	2,898*	0,009	-0,136	0,138

\* Statisticky významné hodnoty

#### 5.1.4. Trvalá výzkumná plocha 9 – Nad Benzínou 1

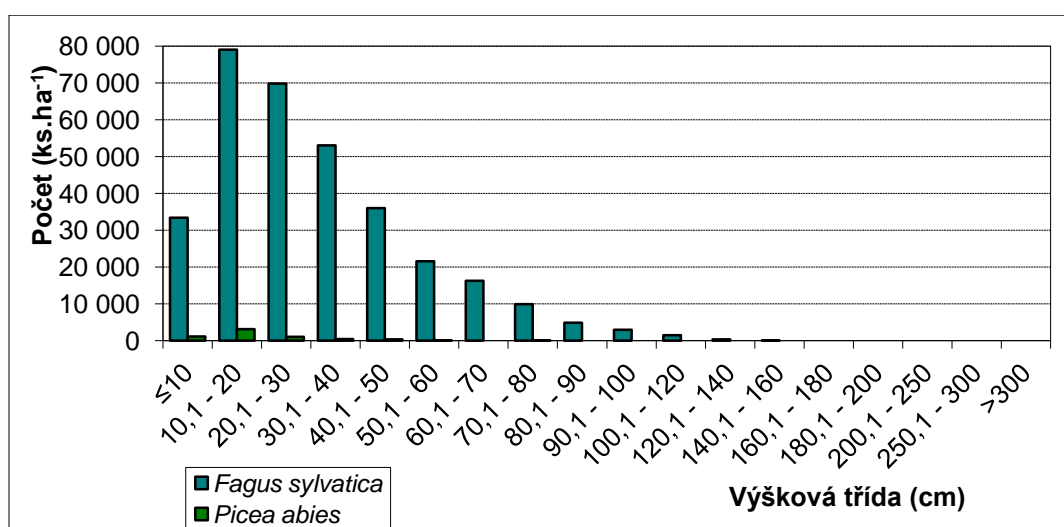
Zastoupení dřevin přirozené obnovy na transektu na TVP 9 v přepočtu na 1 ha je uvedeno na Obr. 22. Množství přirozeného zmlazení je zde diferencováno zejména podle porostního zápoje horní etáže stromového patra a mírně ovlivněno je i charakterem půdního pokryvu. Z obrázku je patrné výrazně dominantní postavení buku (98 %), které doplňuje smrk, jedle a jeřáb. Z důvodu dostatečně rozvolněného zápoje v podstatě po celé ploše zde dochází již po delší dobu k vytváření výškově a tloušťkově relativně méně diferencovaného přirozeného zmlazení než na TVP 1 a 2. Bukové zmlazení je soustředěno převážně do větších ploch, smrk, jedle a jeřáb jsou vtroušeni spíše jednotlivě, či v malých skupinkách. Celkový počet je 256 400 ks.ha<sup>-1</sup>, což je číslo velmi vysoké a dává dobrou perspektivu pro zdárný vývoj porostu.



Obr. 22: Zastoupení dřevin v přirozené obnově na transektu TVP 8 – Nad Benzínou 1 v přepočtu na 1 ha.

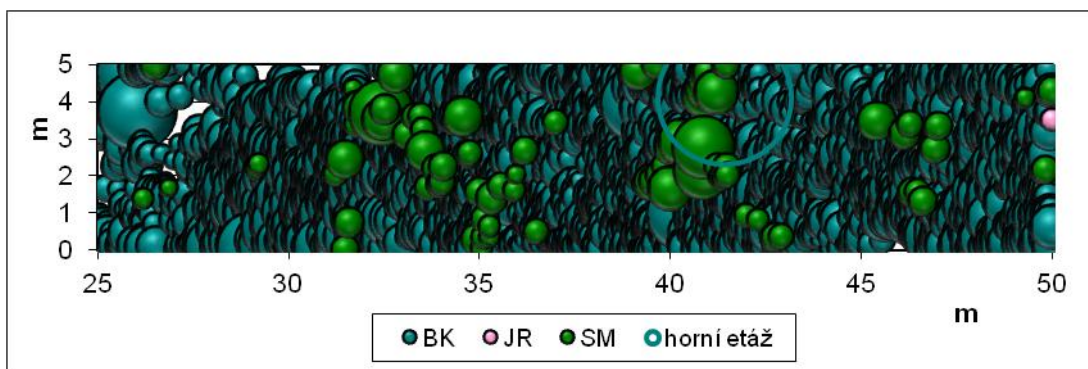
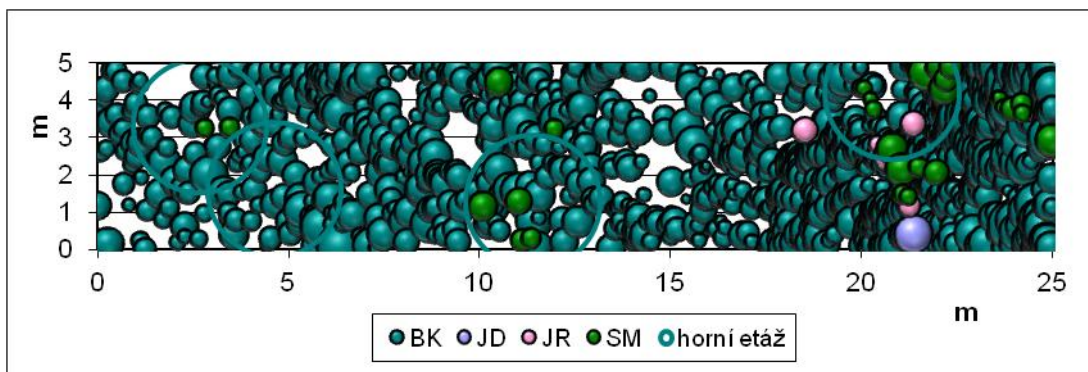


Výšková struktura přirozené obnovy na transektu na TVP 9 v přepočtu na 1 ha je znázorněna histogramem výškové struktury přirozené obnovy na Obr. 23., z něhož je patrné velmi početná přirozená obnova, díky počínajícímu stadiu rozpadu. Dále je z obrázku patrné, že výšková struktura není příliš výrazně diferencovaná a v zastoupení obnovy ve výškových třídách je jen jeden vrchol, přičemž nejvíce jedinců spadá svou výškou do třídy 10,1–20 cm (48 320 ks.ha<sup>-1</sup>), od tohoto intervalu se pak počet jedinců v podstatě pravidelně snižuje na obě strany, přičemž nejméně početné zmlazení je ve vyšších třídách cca od 100 cm a jedinci přesahující 160 cm se v podstatě nevyskytují. Tento stav je způsoben teprve začínajícím stádiem rozpadu, díky čemuž jedinci přirozené obnovy ještě nemohli dosáhnout vyšších výškových tříd.

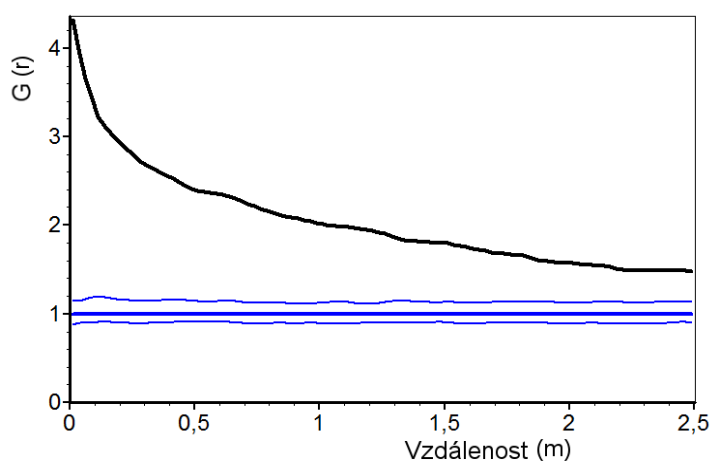


Obr. 23: Histogram výškové struktury přirozené obnovy na TVP 9 – Nad Benzinou 1.

Horizontální struktura přirozené obnovy na TVP 9 je zobrazena na Obr. 24-25. Z obrázků je patrná velmi početná obnova i s malým množstvím odrostlejších jedinců. Shlukovité uspořádání jedinců přirozené obnovy je pak patrné zejména z Obr. 26, kde je shlukovité uspořádání jedinců v přirozené obnově vyjádřené párovou korelační funkcí, přičemž shlukovité rozdělení je na této ploše jasně dominující. Výrazně shlukovité uspořádání vyšlo i na základě vyhodnocení všech čtyř užitých indexů jak je patrné z Tab. 8.



Obr. 24-25: Horizontální struktura přirozené obnovy na TVP 9 – Nad Benzinou 1.



Obr. 26: Horizontální struktura přirozené obnovy smrkobukového porostu na TVP 9 – Nad Benzinou 1 vyjádřená párovou korelační funkcí.

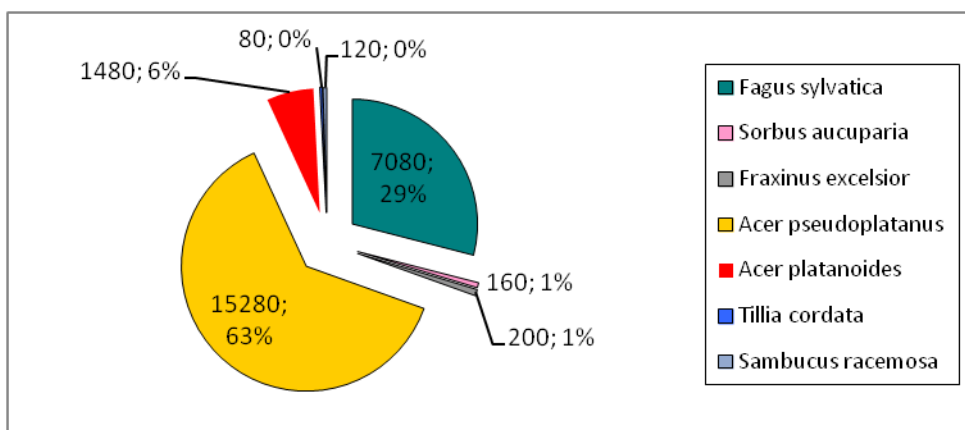
Tab. 8: Hodnoty indexů horizontální struktury jedinců přirozené obnovy smrkobukového porostu na TVP 9 – Nad Benzínou 1.

Index	Zjištěné hodnoty	Očekávané hodnoty	Dolní mez	Horní mez
<b>Hopkins-Skellam</b>	0,910*	0,492	0,482	0,517
<b>Pielou-Mountford</b>	8,029*	1,013	0,958	1,073
<b>Clark-Evans</b>	0,677*	1,000	0,988	1,036
<b>David-Moore</b>	10,744*	0,004	-0,093	0,147

\* Statisticky významné hodnoty

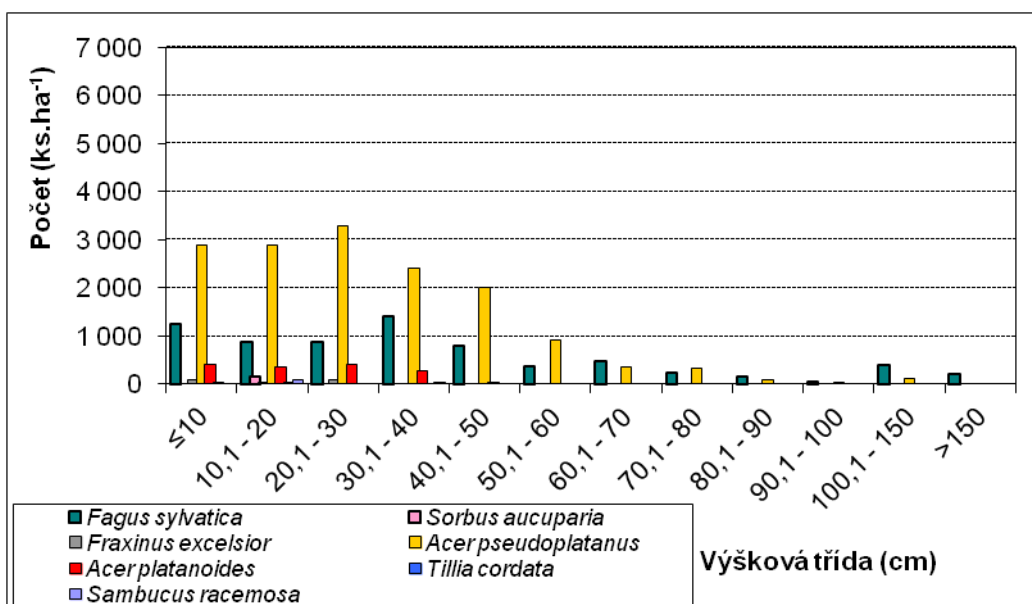
### 5.1.5. Trvalá výzkumná plocha 35 – Chojník – bučina

Zastoupení dřevin přirozené obnovy na transektu na TVP 35 v přepočtu na 1 ha je uvedeno na Obr. 27. Množství přirozeného zmlazení je zde diferencováno podle porostního zápoje horních etáží stromového patra a podle pokryvnosti bylinného patra. Z obrázku je patrné dominantní postavení javoru klenu (63 %), výrazné zastoupení buku (29 %) a minoritní podíl řady dalších dřevin, zajímavostí této TVP je absence smrku. Z důvodu pomalého a plošně nepravidelného rozvolňování zápoje zde dochází k vytváření výškově a tloušťkově diferencovaného přirozeného zmlazení. Zmlazení javoru klenu a buku je soustředěno převážně do skupin, nebo menších plošek, ostatní dřeviny jsou pak vtroušeni převážně jednotlivě, případně v malých skupinkách. Celkový počet je 24 400 ks.ha<sup>-1</sup>, což je poměrně vysoké číslo a dává perspektivu pro zdárný vývoj porostu v budoucnu.



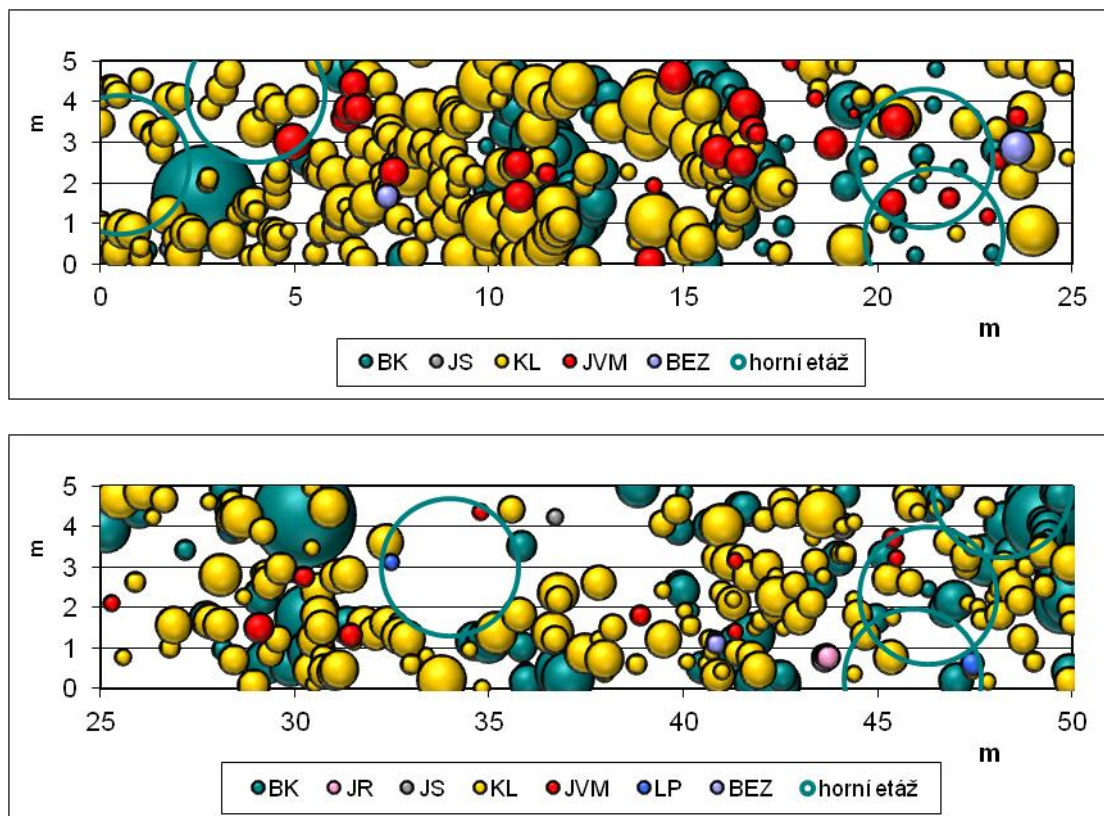
Obr. 27: Zastoupení dřevin v přirozené obnově na transektu TVP 35 – Chojník – bučina v přepočtu na 1 ha.

Výšková struktura přirozené obnovy na transektu na TVP 35 v přepočtu na 1 ha je znázorněna histogramem výškové struktury přirozené obnovy na Obr. 28, z něhož je patrné nejvyšší zastoupení jedinců v nejnižších třídách, což se způsobeno ještě stále probíhající konečnou fází stadia optima. Dále je z obrázku patrné, že výšková struktura není příliš výrazně diferencovaná a v zastoupení obnovy ve výškových třídách je jen jeden vrchol, přičemž nejvíce jedinců spadá svou výškou do třídy 20,1–30 cm (4640 ks.ha<sup>-1</sup>), od tohoto intervalu se pak počet jedinců směrem do nižších tříd sníží jen mírně, avšak směrem do vyšších tříd je úbytek jedinců výrazný. Jedinci přesahující 90 cm se vyskytují jen v malém zastoupení, tento stav odráží podmínky konečné fáze stadia optima.

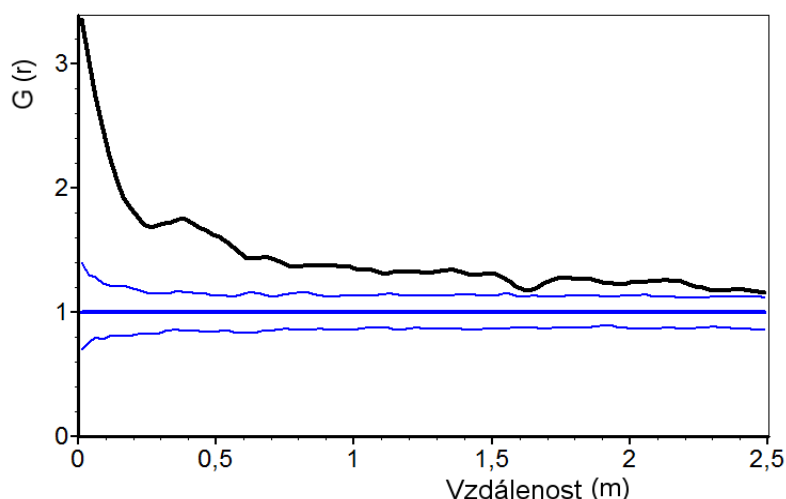


Obr. 28: Histogram výškové struktury přirozené obnovy na TVP 35 – Chojník – bučina.

Horizontální struktura přirozené obnovy na TVP 35 je zobrazena na Obr. 29-30. Z obrázků je patrná početná obnova s menším množstvím odrostlejších jedinců. Z obrázků je taktéž dobře patrná pestrá druhá skladba přirozené obnovy. Shlukovité uspořádání jedinců přirozené obnovy je pak patrné z Obr. 31, kde je shlukovité uspořádání jedinců v přirozené obnově vyjádřené párovou korelační funkcí, přičemž se zvětšující se vzdálenosti inklinuje uspořádání spíše k náhodnému uspořádání. Statisticky významné náhodné uspořádání vyšlo i na základě vyhodnocení všech čtyř užitých indexů jak je patrné z Tab. 9.



Obr. 29-30: Horizontální struktura přirozené obnovy na TVP 35 – Chojník – bučina.



Obr. 31: Horizontální struktura přirozené obnovy smíšeného bukového porostu na TVP 35 – Chojník – bučina vyjádřená párovou korelační funkcí.

Tab. 9: Hodnoty indexů horizontální struktury jedinců přirozené obnovy smíšeného bukového porostu na TVP 35 – Chojník – bučina.

Index	Zjištěné hodnoty	Očekávané hodnoty	Dolní mez	Horní mez
<b>Hopkins-Skellam</b>	0.682*	0,499	0,473	0,531
<b>Pielou-Mountford</b>	2.565*	1,062	0,980	1,174
<b>Clark-Evans</b>	0.822*	1,017	0,988	1,054
<b>David-Moore</b>	1.589*	0,002	-0,135	0,162

\* Statisticky významné hodnoty

## 5.2. Stromové patro

### 5.2.1. Trvalá výzkumná plocha 1 – U Tunelu

#### 5.2.1.1. Základní porostní charakteristiky

Základní porostní charakteristiky na TVP 1 jsou uvedeny v Tab. 10, z hodnot je patrné, že se během sledovaného období porostní charakteristiky výrazně měnily, aktuálně dosahuje porost poměrně nízké zásoby a i další růstových hodnot, což je zapříčiněno zejména pokročilým stadiem rozpadu, přičemž stadium dorůstání ještě není v tak pokročilé fázi, aby

dané růstové hodnoty výrazněji zvýšilo. Nicméně do budoucna se bude zásoba porostu a i většina ostatních porostních charakteristik zvětšovat jak je patrné z predikce vývoje.

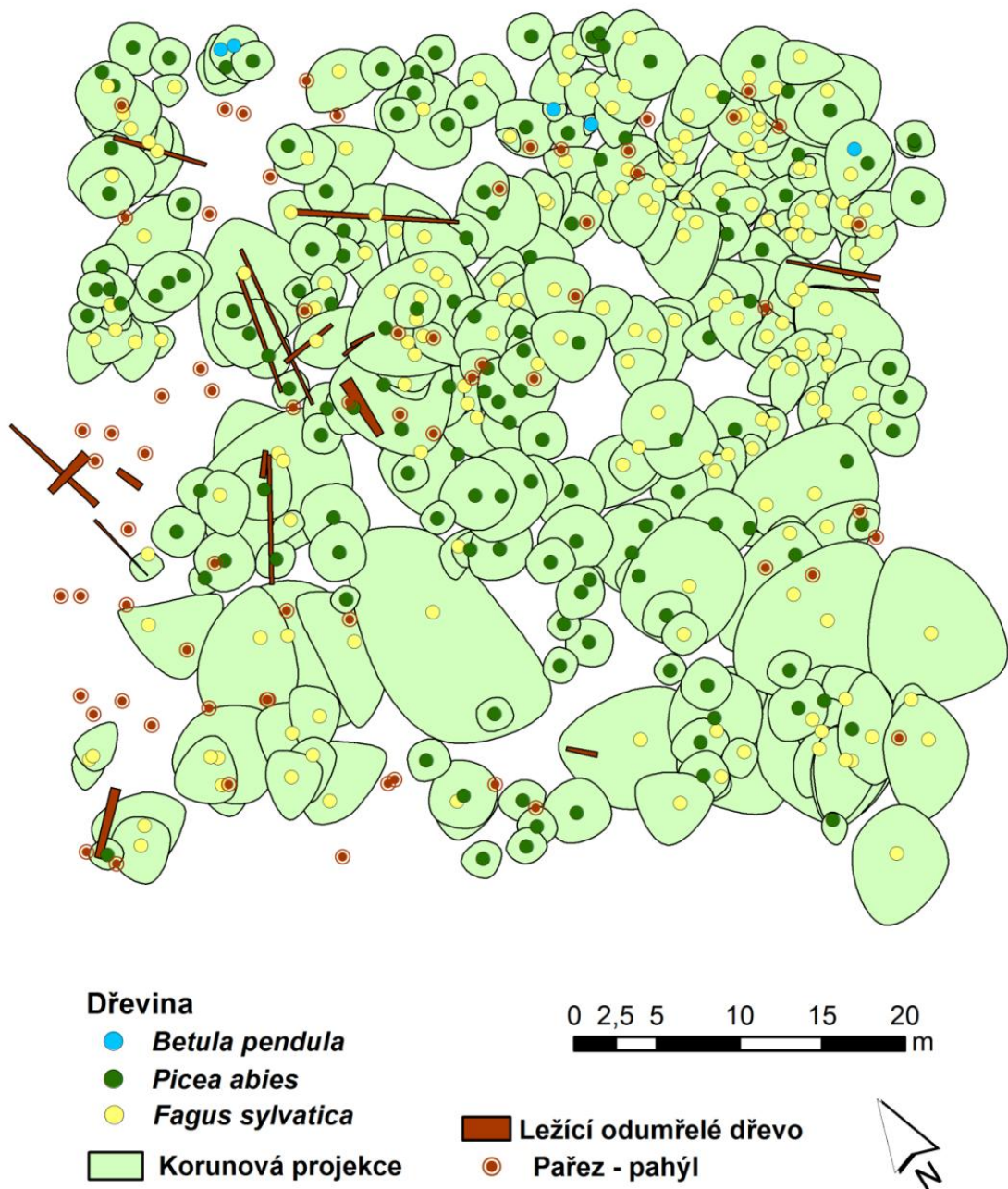
Tab. 10: Tabulka se základními porostními charakteristikami ve smrkobukovém porostu na TVP 1.

Rok	Porostní charakteristiky											
	t	d	h	f	v	N	G	V	h:d	CBP	CPP	COP
1980	103	35,4	24,07	0,496	1,175	312	30,6	367	68	0	3,5	367
1985	108	37	24,33	0,494	1,292	312	33,5	403	65,8	7,3	3,66	403
1990	113	39,2	24,99	0,483	1,458	292	35,2	426	63,8	5,6	3,83	440
1995	118	39,8	24,76	0,479	1,477	132	16,3	195	62,2	3,7	3,82	459
2000	123	29,8	15,67	0,744	0,814	240	16,7	195	52,6	5,0	1,56	477
2005	128	22,7	10,37	1,118	0,469	440	17,8	207	45,7	4,1	1,67	496
2010	133	14,7	9,52	0,842	0,136	1316	22,4	179	64,8	6,8	1,47	512
2015	138	16,1	10,44	0,770	0,164	1296	26,3	212	64,8	7,0	1,72	529
2020	143	17,7	11,13	0,727	0,199	1232	30,2	245	62,9	7,5	1,99	548
2025	148	19,3	11,77	0,695	0,239	1180	34,6	282	61,0	8,0	2,26	568
2040	163	23,2	13,01	0,594	0,327	1068	45,0	349	56,1	9,5	3,28	590

Vysvětlivky k tabulce se základními porostními charakteristikami: t - věk horní etáže porostu; d - průměrná výčetní tloušťka (cm); h - střední porostní výška (m); f - výtvarnice; v - průměrný objem stromu ( $m^3$ ); N - počet stromů na 1 ha; G - výčetní kruhová základna ( $m^2 \cdot ha^{-1}$ ); V - objem porostu ( $m^3 \cdot ha^{-1}$ ); h:d - štíhlostní kvocient; CBP - celkový běžný přírůst ( $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$ ); CPP - celkový průměrný přírůst ( $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$ ); COP - celková objemová produkce ( $m^3 \cdot ha^{-1}$ ).

#### 5.2.1.2. Horizontální struktura porostu

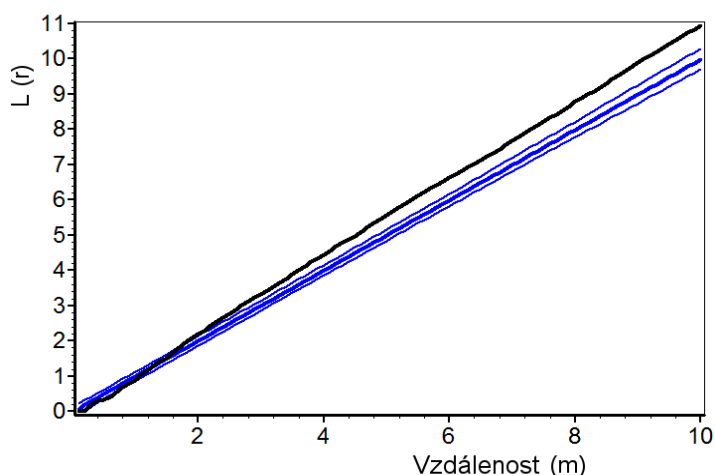
Situační mapka horizontální struktury horní etáže smrkobukového porostu na TVP 1 je znázorněna na Obr. 32 a je z ní patrné, že se porost z hlediska malého vývojového cyklu nachází ve stádiu dorůstání, přičemž vývoj odrůstání stromů a jejich věk byl ovlivněn postupným jednotlivým odumíráním jedinců z mateřského porostu, kteří se již na TVP téměř nevyskytují. V horní etáži je zastoupen zejména smrk a buk a minoritní podíl v zastoupení má i bříza.



Obr. 32: Horizontální struktura smrkobukového porostu na TVP 1 – U Tunelu v roce 2015.

Horizontální struktura stromového patra na TVP 1 je uvedena v Tab. 11 a situačně znázorněna na Obr. 33. Podle indexů na TVP 1 převažuje shlukovité uspořádání. Obdobné výsledky prostorového uspořádání rozmístění stromů po ploše vyplývají též z L-funkce, ačkoliv cca do 2 m je uspořádání podle této funkce spíše náhodné.





Obr. 33: Horizontální struktura horní etáže smrkobukového porostu na TVP 1 – U Tunelu vyjádřená  $L$ -funkcí.

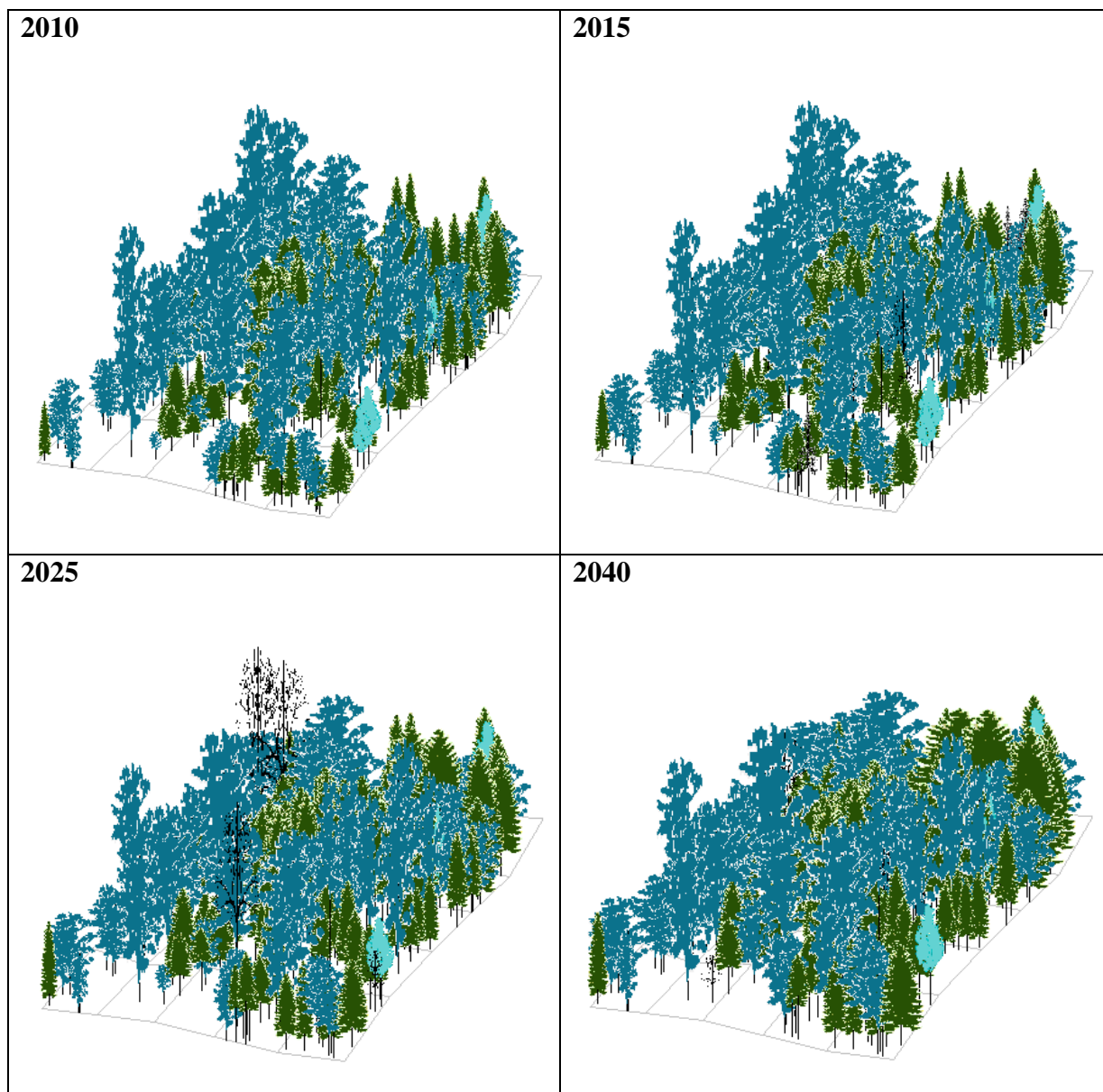
Tab. 11: Hodnoty indexů horizontální struktury jedinců horní etáže obnovy smrkobukového porostu na TVP 1 – U Tunelu.

Index	Zjištěné hodnoty	Očekávané hodnoty	Dolní mez	Horní mez
<b>Hopkins-Skellam</b>	0,588*	0,499	0,447	0,553
<b>Pielou-Mountford</b>	1,446*	1,061	0,916	1,239
<b>Clark-Evans</b>	1,021	1,024	0,963	1,086
<b>David-Moore</b>	0,070	-0,001	-0,141	0,150

\* Statisticky významné hodnoty

### 5.2.1.3. Vertikální struktura porostu

Vizualizace vertikální struktury a horizontální rozmístění stromového patra s predikcí vývoje na TVP 1 jsou situačně znázorněny na Obr. 34-37. Z těchto obrázků je patrné, že na TVP 1 je aktuálně porost ve stádiu dorůstání, přičemž na části porostu ještě můžeme sporadicky nalézt jedince dožívající ve stádiu rozpadu. Ve stromovém patře jsou dominující smrk a buk, avšak nalezneme zde i břízu.



Obr. 34-37: Vizualizace vertikální struktury stromového patra s predikcí vývoje na TVP 1 – U Tunelu v letech 2010 - 2040.

#### 5.2.1.4. Biodiverzita porostu

Hodnoty strukturálních indexů pro TVP 1 jsou uvedeny v Tab. 12. V rámci druhové diverzity se ve stromovém patře na TVP vyskytují 3 druhy dřevin. Vertikální struktura hodnocená Artem-profil indexem (A) je zde v rámci vývoje TVP poměrně stejnorodá a lze ji označit jako poměrně výrazně rozrůzněnou prostorovou diverzitu, jež je na TVP tvořena několika etážemi. Z hlediska porostní proměnlivosti (komplexní míra diverzity - B) se na TVP 1 na počátku studie nachází porost se středně bohatou výstavbou, která se během sledovaného období mění směrem k bohaté. Földnerův index výškové a tloušťkové diferenciace na TVP 1 prezentuje hodnoty pro porost, na kterém převažuje nižší strukturální

tloušťková a výšková diferenciacie, nicméně se však u obou během vývoje struktura poměrně výrazně měnila. Index korunové diferenciacie K značí velmi silnou korunovou diferenciaci, která se během sledovaného období nepravidelně zvyšuje. Podle Shannonova indexu druhové různorodosti  $H'$  a Pielova indexu druhové vyrovnanosti E se jedná u TVP 1 o porost s nižší diverzitou a vysokou druhovou vyrovnaností (z počátku sledování maximální), přičemž se druhová různorodost v průběhu vývoje v podstatě nezměnila, avšak druhová vyrovnanost se poměrně výrazně snížila.

Tab. 12: Vývoj indexů popisujících biodiverzitu stromového patra smíšeného porostu na TVP 1 při simulaci samovývoje.

Rok	A (Pri)	B (J&Di)	TM <sub>d</sub> (Fi)	TM <sub>h</sub> (Fi)	K (J&D)	H' (Si)	E (Pii)
1980	0,602	5,787	0,32	0,251	1,912	0,301	1
1985	0,602	5,762	0,317	0,249	1,899	0,301	1
1990	0,597	5,751	0,32	0,242	1,895	0,301	1
1995	0,669	4,864	0,278	0,214	1,401	0,284	0,943
2000	0,662	6,542	0,32	0,355	2,158	0,259	0,86
2005	0,717	6,551	0,578	0,5	2,218	0,245	0,814
2010	0,692	7,475	0,31	0,276	2,205	0,267	0,56
2015	0,702	7,414	0,324	0,24	2,202	0,266	0,558
2025	0,719	7,414	0,345	0,222	2,284	0,271	0,568
2040	0,732	7,389	0,395	0,215	2,276	0,288	0,604

Vysvětlivky k tabulce s indexy, které popisují biodiverzitu: A - standardizovaný Arten-profil index, B - index porostní proměnlivosti, TM<sub>d</sub> - index tloušťkové diferenciacie, TM<sub>h</sub> - index výškové diferenciacie, K - index korunové diferenciacie, H' - index druhové různorodosti, E - index druhové vyrovnanosti.

#### 5.2.1.5. Denzita porostu

Jednotlivé charakteristiky denzity porostu na TVP 1 jsou uvedeny v Tab. 13. Z tabulky je patrné, že z počátku sledovaného období byly hodnoty spíše nižší a dále docházelo k jejich snižování až do zvratu okolo roku 2000. Od tohoto období dochází k pozvolnému nárůstu sledovaných hodnot. Aktuálně jsou hodnoty poměrně vysoké, přičemž celková plocha korunových projekcí v přepočtu na 1 ha v současnosti dosahuje velmi slušných 2,77 ha a ani další sledované hodnoty nikterak nezaostávají. Vzhledem k tomu lze konstatovat, že využití produkčního prostoru porostu je dobré.

Tab. 13: Vývoj denzity stromového patra smíšeného porostu na TVP 1 – U Tunelu při simulaci samovývoje.

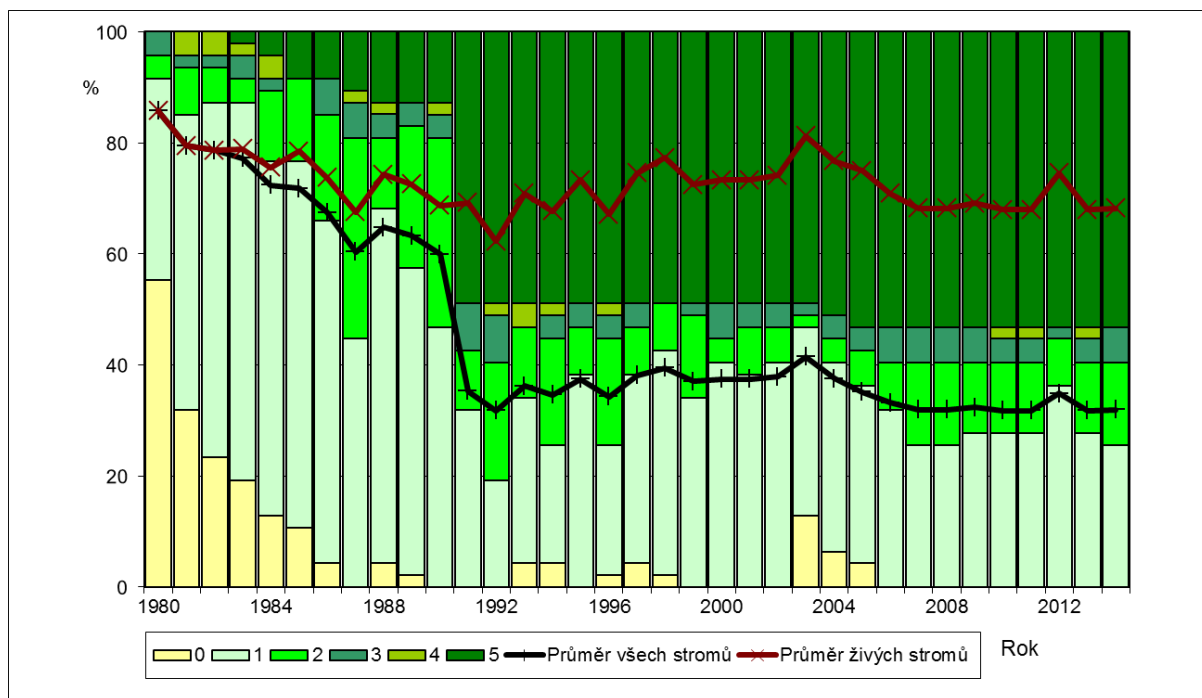
Rok	Denzita		
	CC	CP	SDI
1980	67,7	1,13	0,48
1985	70,5	1,22	0,52
1990	71,6	1,26	0,54
1995	51,3	0,72	0,25
2000	59,3	0,90	0,29
2005	65,5	1,07	0,34
2010	90,5	2,36	0,51
2015	93,7	2,77	0,58
2020	95,6	3,13	0,64
2025	97,0	3,51	0,71
2040	99,1	4,68	0,85

Vysvětlivky k tabulce se základními charakteristikami denzity: CC – stupeň zápoje (taxační zápoj), CP – korunové projekce (biologický zápoj), SDI – index hustoty porostu.

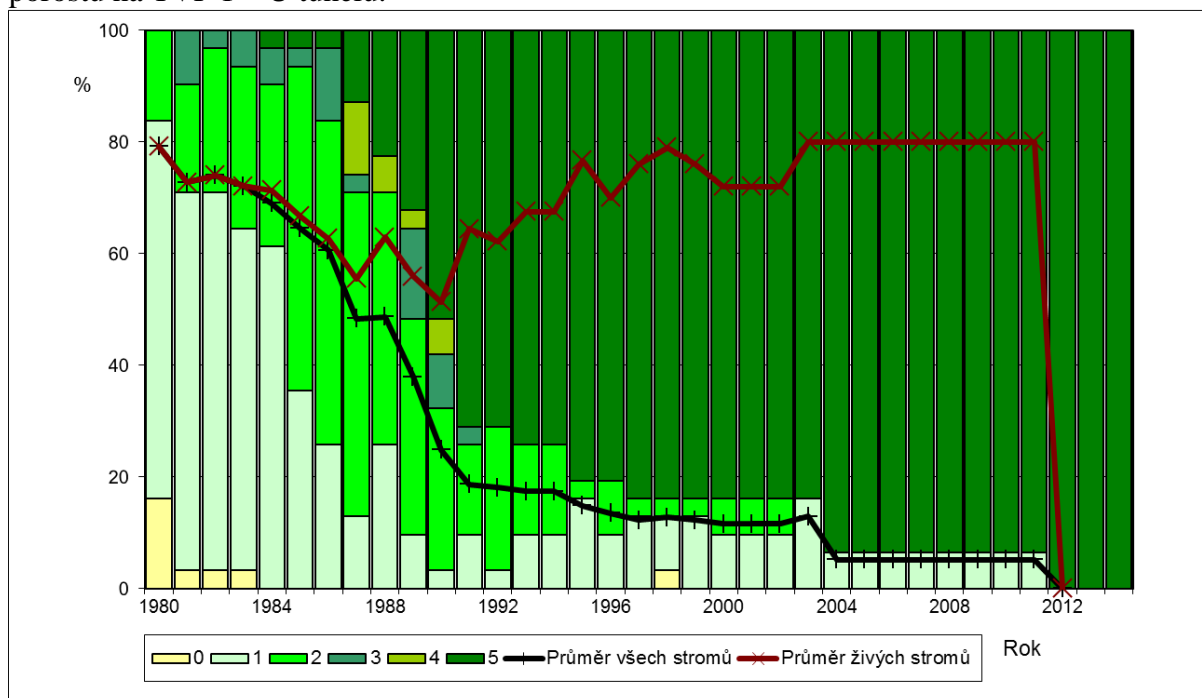
#### 5.2.1.6. Zdravotní stav porostu

Z Obr. 38 vývoje průměrného olistění a podílu stupňů defoliace v bukovém porostu na TVP 1 – U Tunelu je zřejmé, že u buku lesního v letech 1981 až 1991 docházelo ke značné defoliaci, přičemž nejvýraznější pokles olistění byl zaznamenán v r. 1991 v důsledku akutního poškození asimilačního aparátu imisemi v synergismu s poměrně silným sáním červce bukového. V letech 1992–2003 došlo v podstatě ke stabilizaci v trendu olistění a v letech 2004 až 2007 opět k mírnému zvýšení defoliace. Po r. 2007 se trend defoliace opět stabilizoval a v r. 2012 došlo k výrazným regeneračním projevům. Na Obr. 39 je pak patrný výrazný nárůst defoliace smrku ztepilého, který byl zaznamenán v letech 1981–1987 v důsledku značného imisního zatížení a ataku lýkožrouta smrkového. V letech 1888 až 2009 se trend defoliace stabilizoval, i když docházelo k určitým oscilacím. V r. 2010 i při celkové regeneraci smrku v porostu lokálně došlo k výraznějšímu ataku lýkožrouta smrkového a v r. 2012 zde v horní etáži odumřeli poslední jedinci smrku. Výrazně urychlená dynamika vývoje

zdravotního stavu zde byla v minulosti kromě výrazného imisně ekologického stresu především smrku silně ovlivňována žírem lýkožrouta smrkového a u buku sáním červce bukového. Průměrné olistění jedinců ve stadiu dorůstání v r. 2014 u buku bylo 92 % a u smrku 89 %.



Obr. 38: Dynamika průměrného olistění a podíl stupňů odlistění buku ve smrkobukovém porostu na TVP 1 – U tunelu.



Obr. 39: Dynamika průměrného olistění a podíl stupňů odlistění smrku v alochtonním smrkobukovém porostu na TVP 1 – U tunelu.

## 5.2.2. Trvalá výzkumná plocha 2 – Vilémov

### 5.2.2.1. Základní porostní charakteristiky

Základní porostní charakteristiky na TVP 2 jsou uvedeny v Tab. 14, z hodnot je patrné, že se během sledovaného období porostní charakteristiky měnily jen méně výrazně, aktuálně dosahuje porost vzhledem k vývoji spíše nižší zásoby avšak některé porostní parametry jsou poměrně vysoké. To odpovídá průběhu konečného stadia optima s počátečním stadiem rozpadu. Nutné je také zmínit, že skokové snížení zásoby a počtu stromů mezi roky 2005 a 2010 bylo způsobeno větrnou kalamitou. Do budoucna se bude zásoba porostu ještě snižovat, jak bude docházet k rozpadu horního stromového patra, tato predikce vývoje je potvrzená i tabulkovými hodnotami.

Tab. 14: Tabulka se základními porostními charakteristikami ve smrkobukovém porostu na TVP 2.

Rok	Porostní charakteristiky											
	t	d	h	f	v	N	G	V	h:d	CBP	CPP	COP
1980	145	41,2	31,14	0,45	1,877	336	44,7	628	75,6	0	4,33	628
1985	150	42,3	31,67	0,451	2,005	336	47,3	674	74,9	9,3	4,49	673
1990	155	43,9	32,29	0,452	2,208	312	47,3	689	73,6	8,9	4,65	719
1995	160	45,4	32,88	0,452	2,404	280	45,3	673	72,4	8,4	4,77	761
2000	165	47,5	33,57	0,45	2,676	252	44,6	674	70,7	8,8	4,88	803
2005	170	48,6	33,9	0,452	2,842	248	46	705	69,8	8,7	5,01	847
2010	174	50,3	34,41	0,460	3,142	160	31,7	503	68,4	6,5	4,09	887
2015	179	47,6	30,27	0,525	2,830	188	33,3	532	63,6	5,9	2,97	920
2020	184	48,5	30,71	0,515	2,920	172	31,6	502	63,3	6,0	3,05	953
2025	189	47,4	28,65	0,557	2,814	184	32,3	518	60,4	5,7	3,13	980
2040	204	47,4	27,84	0,583	2,863	192	33,7	550	58,7	5,7	3,29	1009

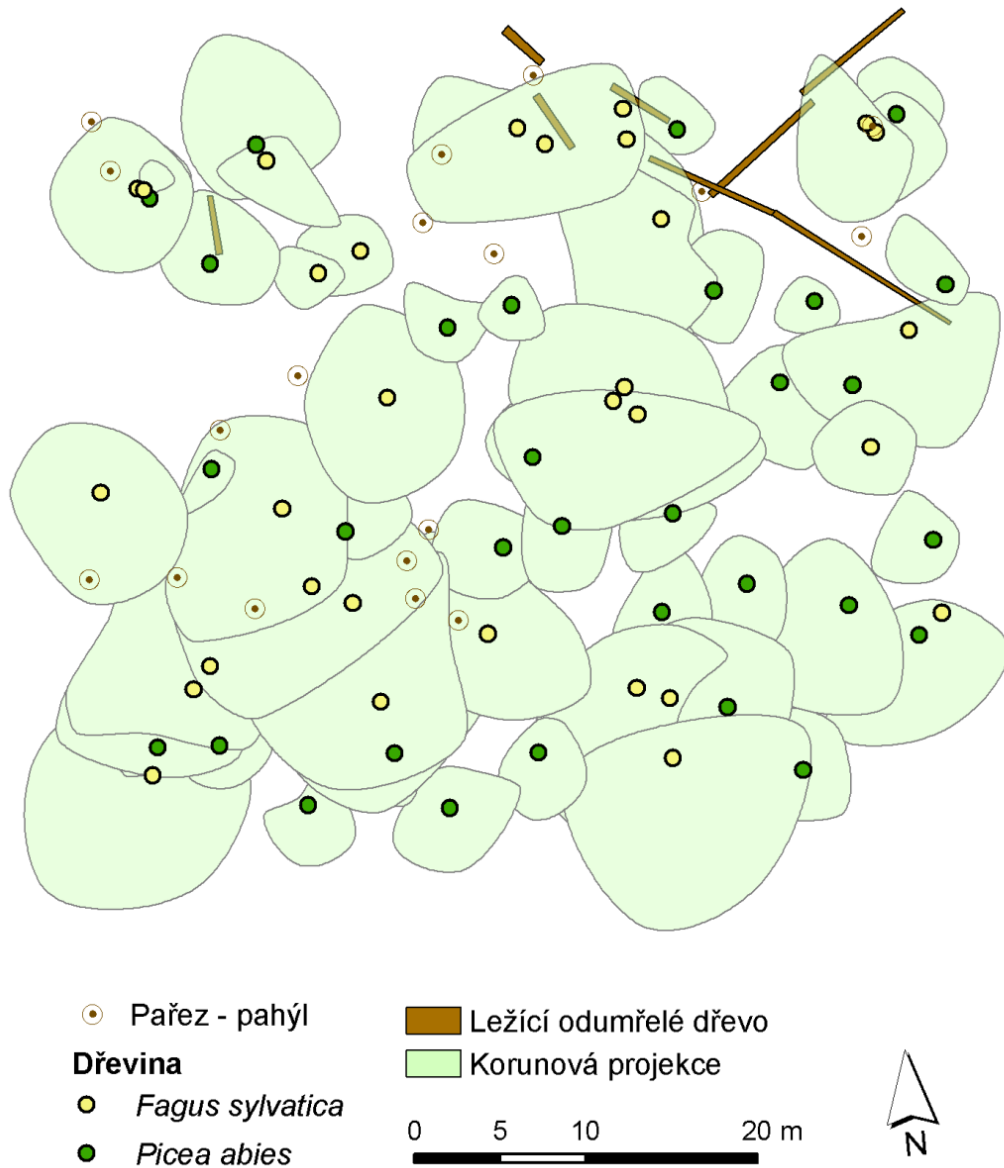
Vysvětlivky k tabulce se základními porostními charakteristikami: t - věk horní etáže porostu; d - průměrná výčetní tloušťka (cm); h - střední porostní výška (m); f - výtvarnice; v - průměrný objem stromu (m<sup>3</sup>); N - počet stromů na 1 ha; G - výčetní kruhová základna (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>); V - objem porostu (m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>); h:d - štíhlostní kvocient; CBP - celkový běžný přírůst (m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> rok<sup>-1</sup>); CPP - celkový průměrný přírůst (m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> rok<sup>-1</sup>); COP - celková objemová produkce (m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>).

### 5.2.2.2. Horizontální struktura porostu

Situační mapka horizontální struktury horní etáže smrkobukového porostu na TVP 2 je znázorněna na Obr. 40 a je z ní patrné, že se porost z hlediska malého vývojového cyklu nachází ve stádiu optima až v počátečním stádiu rozpadu, což je zřejmé vzhledem k poměrně

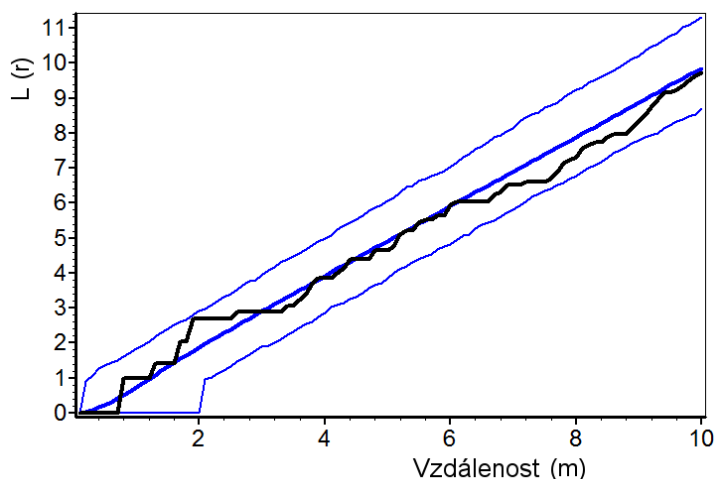
malému počtu stromů na ploše, neboť registrační hranici pro horní etáž většina jedinců z přirozené obnovy ještě nepřekročila. V horní etáži je zastoupen pouze smrk a buk.

## TVP 2



Obr. 40: Horizontální struktura smrkobukového porostu na TVP 2 – Vilémov v roce 2015.

Horizontální struktura stromového patra na TVP 2 v r. je uvedena v Tab. 15 a situačně znázorněna na Obr. 41. Podle všech indexů s jednou výjimkou na TVP 2 dominuje náhodné rozmístění, jedinou výjimku tvoří Clark-Evans index, podle kterého je rozmístění stromů pravidelné. Dominující náhodné uspořádání rozmístění stromů vyplývají též z L-funkce, přičemž náhodné uspořádání se v podstatě nemění s rozdílnými rozestupy stromů.



Obr. 41: Horizontální struktura horní etáže smrkobukového porostu na TVP 2 – Vilémov vyjádřená  $L$ -funkcí.

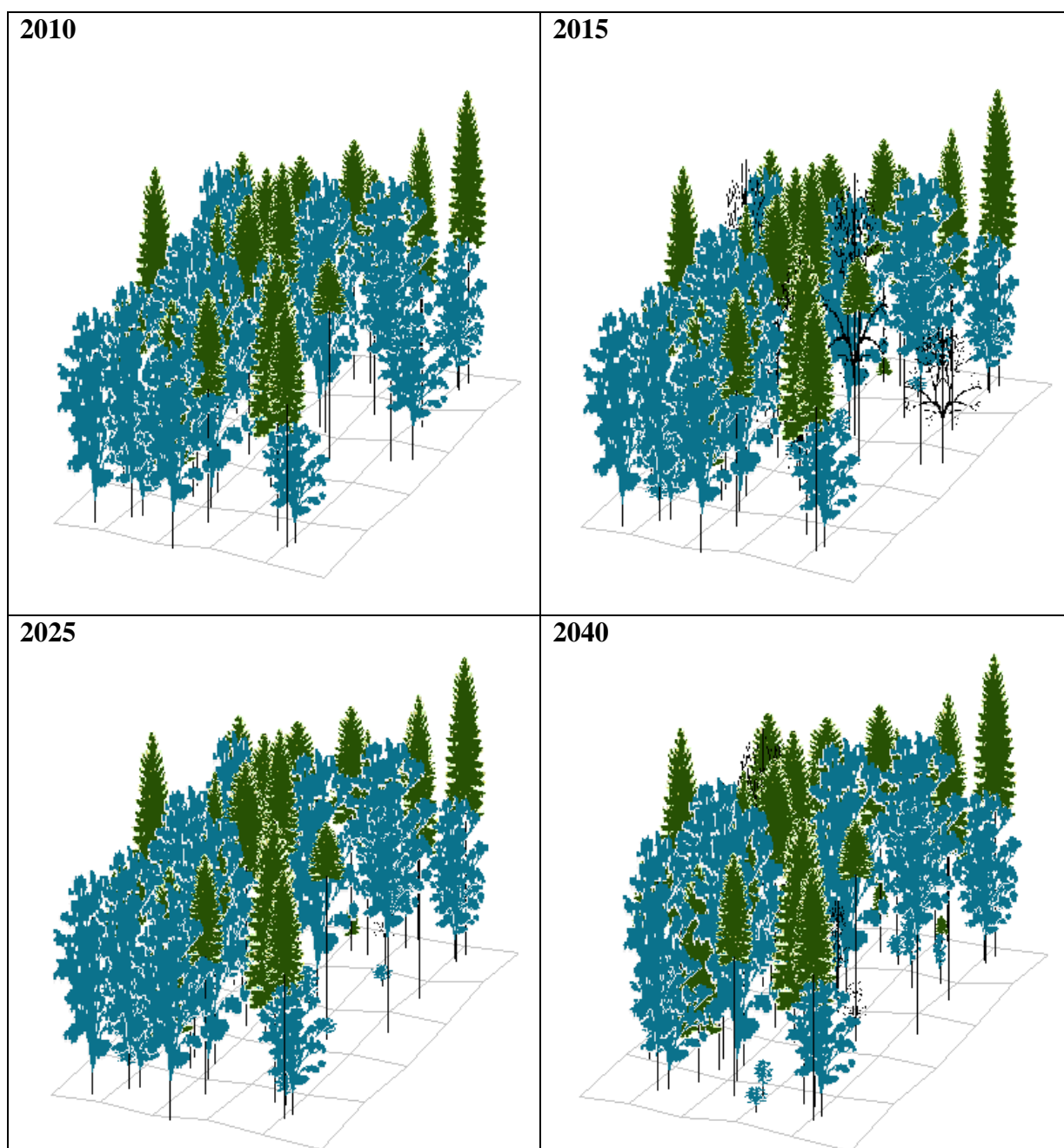
Tab. 15: Hodnoty indexů horizontální struktury jedinců horní etáže smrkobukového porostu na TVP 2 – Vilémov.

Index	Zjištěné hodnoty	Očekávané hodnoty	Dolní mez	Horní mez
<b>Hopkins-Skellam</b>	0,451	0,498	0,355	0,669
<b>Pielou-Mountford</b>	0,966	1,169	0,760	1,798
<b>Clark-Evans</b>	1,086	1,069	0,884	1,251
<b>David-Moore</b>	-0,071	0,004	-0,179	0,155

### 5.2.2.3. Vertikální struktura porostu

Vizualizace vertikální struktury stromového patra se simulací vývoje na TVP 2 je situačně znázorněna na Obr. 42-45. Z těchto obrázků je patrné, že na TVP 2 je aktuálně porost ve stádiu optima až v počátečním stádiu rozpadu, což je patrné vzhledem k výskytu mrtvých stojících stromů. Ve stromovém patře je zastoupen pouze smrk a buk.





Obr. 42-45: Vizualizace vertikální struktury stromového patře s predikcí vývoje na TVP 2 – Vilémov v letech 2010 - 2040.

#### 5.2.2.4. Biodiverzita porostu

Hodnoty strukturálních indexů pro TVP 2 jsou uvedeny v Tab. 16. V rámci druhové diverzity se ve stromovém patře na TVP vyskytují pouze 2 druhy dřevin. Vertikální struktura hodnocená Artem-profil indexem (A) je zde v rámci vývoje TVP v podstatě stejnorodá a lze ji zhodnotit jako výrazně rozrůzněnou prostorovou diverzitu, jež je na TVP tvořena víc etážemi. Z hlediska porostní proměnlivosti (B) se na TVP 2 nachází porost se středně bohatou výstavbou v podstatě během celého sledovaného období. Földnerův index výškové a

tloušťkové diferenciace na TVP 2 prezentuje z počátku hodnoty pro porost, na kterém převažuje nízká strukturální tloušťková a výšková diferenciace. V průběhu studovaného období se struktura pozvolna zvyšuje ke střední diferenciaci. Index korunové diferenciace K značí silnou korunovou diferenciaci, která se během sledovaného období nepravidelně zvyšuje až k velmi silné. Podle Shannonova indexu druhové různorodosti  $H'$  a Pielova indexu druhové vyrovnanosti E se jedná u TVP 2 o porost s nižší diverzitou a vysokou druhovou vyrovnaností, přičemž se v průběhu vývoje porostu tento stav v podstatě vůbec nezměnil.

Tab. 16: Vývoj indexů popisujících biodiverzitu stromového patra smíšeného porostu na TVP 2 při simulaci samovývoje.

Rok	A (Pri)	B (J&Di)	TM <sub>d</sub> (Fi)	TM <sub>h</sub> (Fi)	K (J&D)	H' (Si)	E (Pii)
1980	0,726	5,011	0,269	0,18	1,462	0,29	0,963
1985	0,729	4,954	0,272	0,175	1,45	0,29	0,963
1990	0,719	4,877	0,265	0,169	1,439	0,294	0,977
1995	0,685	4,852	0,278	0,169	1,438	0,295	0,98
2000	0,686	4,731	0,267	0,164	1,426	0,297	0,987
2005	0,692	4,706	0,271	0,16	1,422	0,298	0,99
2010	0,789	5,14	0,232	0,209	1,504	0,298	0,99
2015	0,791	6,325	0,44	0,435	1,996	0,298	0,99
2020	0,754	5,921	0,47	0,42	1,742	0,288	0,957
2025	0,766	6,332	0,489	0,449	2,003	0,291	0,967
2040	0,711	6,244	0,512	0,465	1,948	0,283	0,94

Vysvětlivky k tabulce s indexy, které popisují biodiverzitu: A - standardizovaný Arten-profil index, B - index porostní proměnlivosti, TM<sub>d</sub> - index tloušťkové diferenciace, TM<sub>h</sub> - index výškové diferenciace, K - index korunové diferenciace, H' - index druhové různorodosti, E - index druhové vyrovnanosti.

#### 5.2.2.5. Densita porostu

Jednotlivé charakteristiky denzity porostu na TVP 2 jsou uvedeny v Tab. 17. Z tabulky je patrné, že z počátku sledovaného období byly hodnoty spíše vyšší a dále docházelo k jejich mírnému snižování, které je predikováno i do budoucna. Aktuálně jsou hodnoty spíše nižší, přičemž celková plocha korunových projekcí v přepočtu na 1 ha v současnosti dosahuje 1,81

ha. Vzhledem k tomu lze konstatovat, že využití produkčního prostoru porostu je slabší, tento stav je způsoben zejména konečným stadiem optima, až počáteční stadiem rozpadu.

Tab. 17: Vývoj denzity stromového patra smíšeného porostu na TVP 2 – Vilémov při simulaci samovývoje.

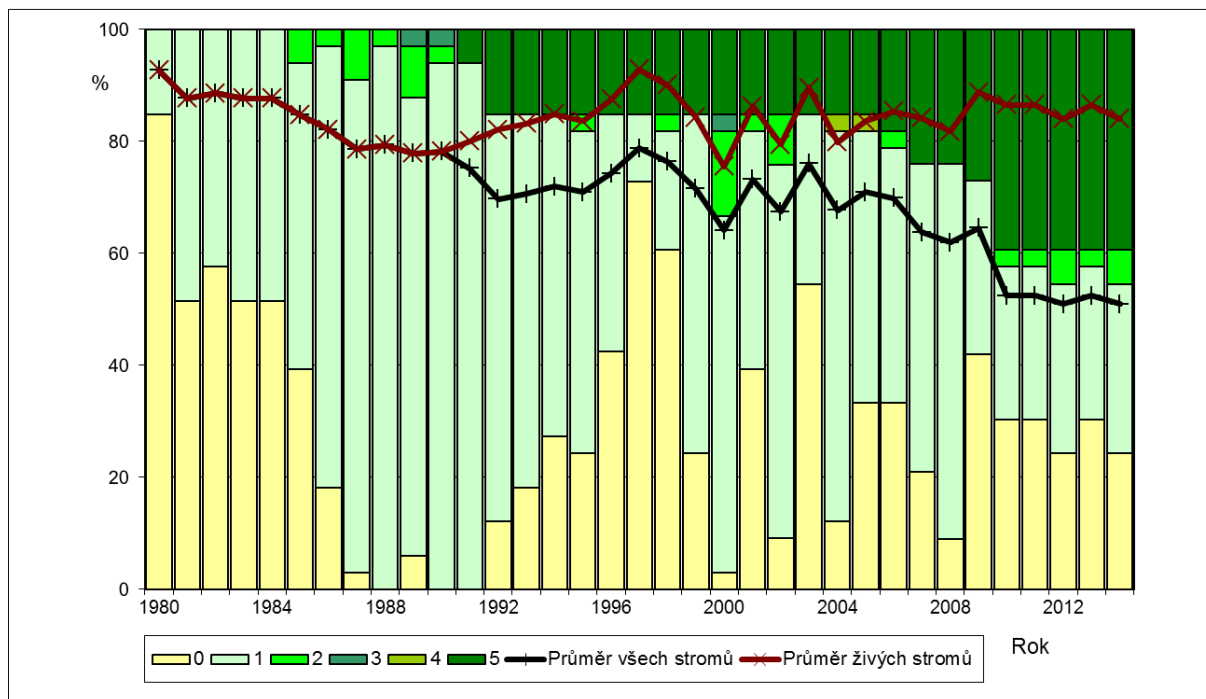
Rok	Denzita		
	CC	CP	SDI
1980	89,1	2,22	0,65
1985	90,0	2,30	0,68
1990	90,4	2,34	0,67
1995	89,2	2,23	0,64
2000	89,0	2,20	0,61
2005	89,7	2,27	0,63
2010	82,0	1,72	0,43
2015	83,7	1,81	0,46
2020	80,7	1,64	0,43
2025	81,8	1,71	0,45
2040	81,5	1,69	0,46

Vysvětlivky k tabulce se základními charakteristikami denzity: CC – stupeň zápoje (taxační zápoj), CP – korunové projekce (biologický zápoj), SDI – index hustoty porostu.

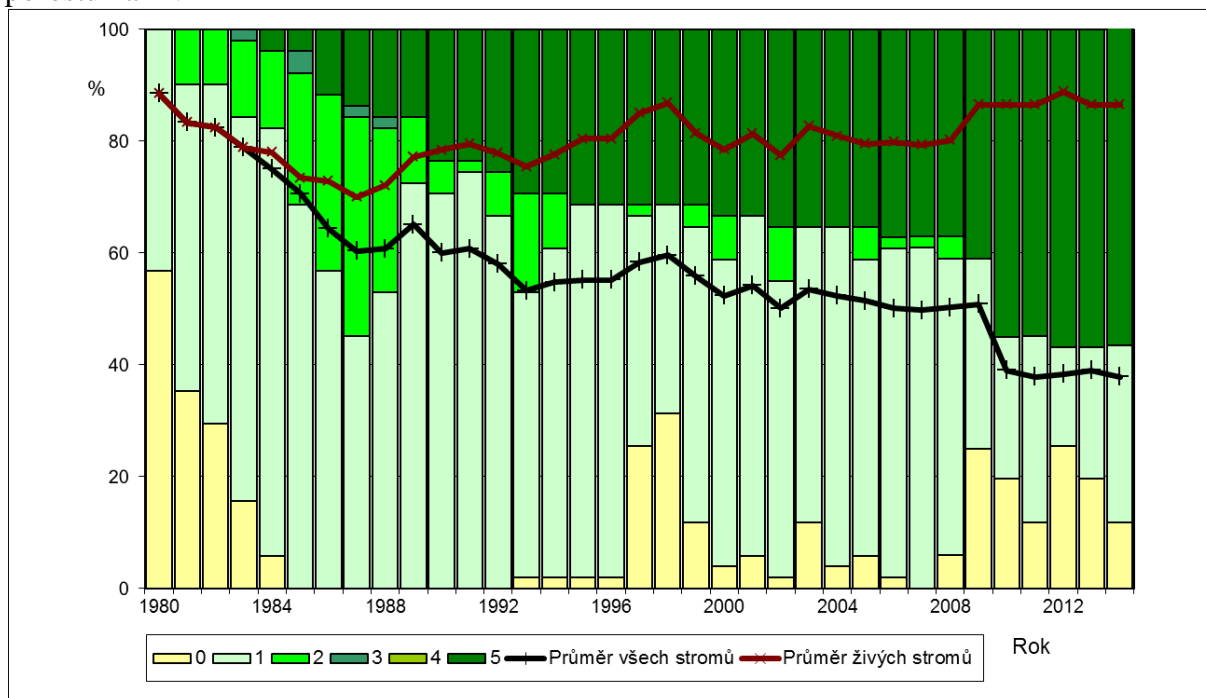
#### 5.2.2.6. Zdravotní stav porostu

Z Obr. 46 vývoje průměrného olistění a podílu stupňů defoliace ve smrkobukovém porostu na TVP 2 – Vilémov je zřejmé, že u buku lesního v letech 1981 až 1987 docházelo k relativně mírné defoliaci. Od roku 1987 se stav olistění zdánlivě stabilizoval, avšak zejména pak v letech 1997, 2000, 2002, 2004 a 2008 docházelo k větším oscilacím, které byly způsobeny především klimatickými extrémy. K nejvýraznější defoliaci došlo v r. 2000, a to pravděpodobně v důsledku výrazného poškození asimilačního aparátu ozonem (nekrózy, chlorózy, lžičkovité stáčení listů). V důsledku větrného polomu z konce r. 2009 pak došlo k výraznějšímu poklesu průměrného olistění všech stromů u buku i u smrku (Obr. 46 a 47). Z Obr. 47 je patrný výrazný nárůst defoliace smrku ztepilého, který byl zaznamenán v letech

1981 až 1987. V následujících letech víceméně došlo ke stabilizaci trendu olistění při existenci větších či menších oscilací v důsledku klimatických výkyvů, až to doby výše zmiňovaného větrného polomu v roce 2009.



Obr. 46: Dynamika průměrného olistění a podíl stupňů odlisťení buku ve smrkobukovém porostu na TVP 2 - Vilémov.



Obr. 47: Dynamika průměrného olistění a podíl stupňů odlisťení smrku ve smrkobukovém porostu na TVP 2 - Vilémov.

## 5.2.3. Trvalá výzkumná plocha 8 – Nad Benzínou 2

### 5.2.3.1. Základní porostní charakteristiky

Základní porostní charakteristiky na TVP 8 jsou uvedeny v Tab. 18, z hodnot je patrné, že se během sledovaného období porostní charakteristiky měnily jen méně výrazně, aktuálně dosahuje porost spíše nižší zásoby vzhledem k sledovanému období a i další růstové parametry nejsou nikterak vysoké, i když průměrná výčetní tloušťka dosahuje na dané podmínky poměrně vysokých hodnot. Snižování zásoby odpovídá průběhu počátku stadia rozpadu. Do budoucna se bude zásoba porostu díky tomu dále snižovat, jak bude docházet k postupnému pozvolnému rozpadu celého horního stromového patra, jak je patrné z predikce vývoje v tabulce.

Tab. 18: Tabulka se základními porostními charakteristikami ve smrkobukovém porostu na TVP 8.

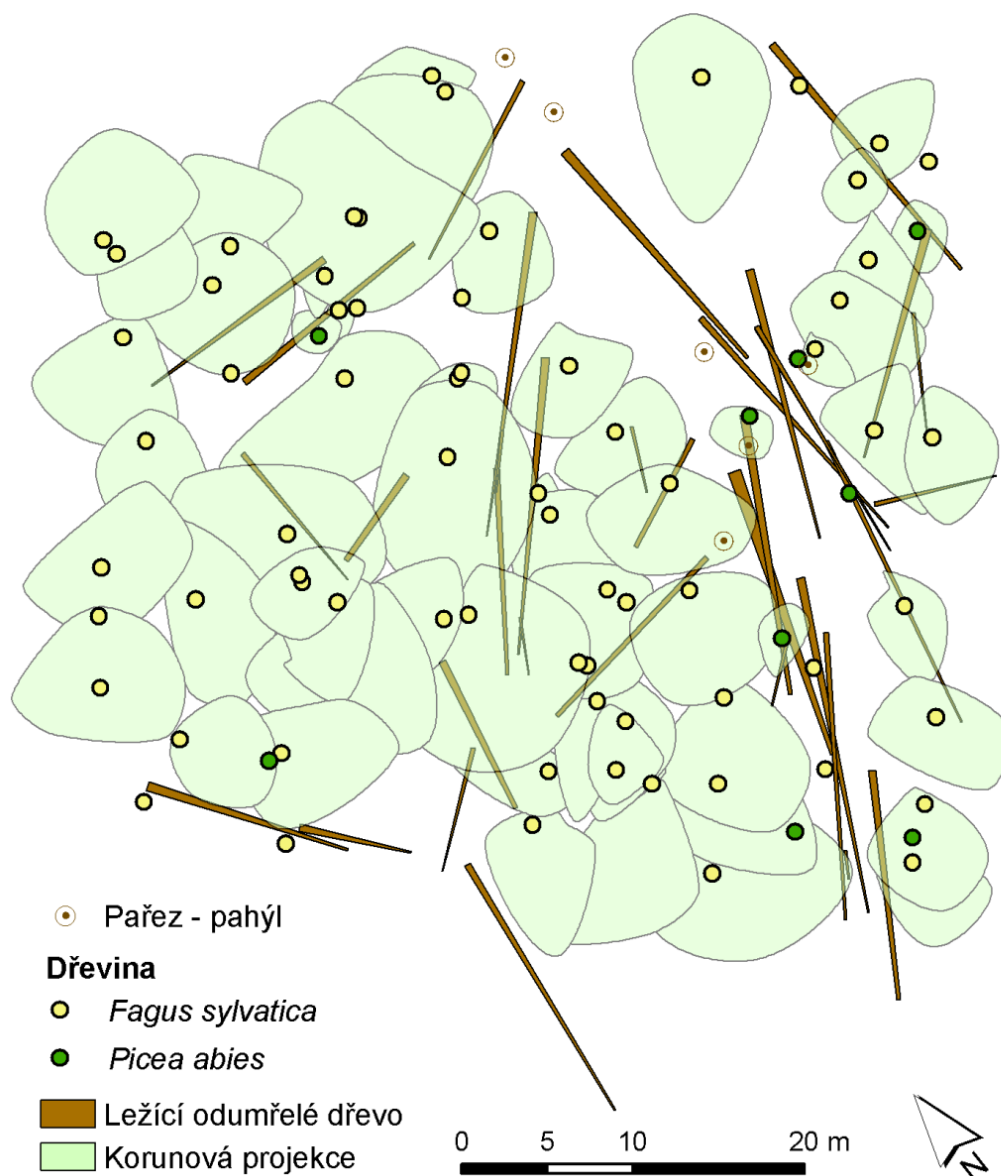
Rok	Porostní charakteristiky											
	t	d	h	f	v	N	G	V	h:d	CBP	CPP	COP
1980	129	36,4	21,22	0,49	1,083	424	44	459	58,3	0	3,5	459
1985	134	37,3	21,46	0,493	1,156	420	46	486	57,5	5,2	3,58	487
1990	139	38,3	21,79	0,489	1,228	388	44,6	476	56,9	4,9	3,62	511
1995	144	39,2	22,17	0,488	1,305	368	44,4	480	56,6	5,1	3,67	536
2000	149	40,4	22,47	0,486	1,399	356	45,6	498	55,6	4,5	3,72	562
2005	154	39,8	22,43	0,483	1,347	276	34,4	372	56,4	3,9	3,72	581
2010	159	41,2	22,63	0,492	1,485	244	32,5	362	54,9	3,6	2,26	601
2015	164	40,8	21,62	0,517	1,461	260	33,9	380	53,0	3,5	2,30	620
2020	169	41,2	21,76	0,518	1,502	252	33,6	378	52,8	3,3	2,34	638
2025	174	41,2	21,66	0,520	1,502	224	29,7	337	52,6	2,9	2,36	657
2040	189	43,4	21,78	0,529	1,706	188	27,8	321	50,2	2,5	2,39	674

Vysvětlivky k tabulce se základními porostními charakteristikami: t - věk horní etáže porostu; d - průměrná výčetní tloušťka (cm); h - střední porostní výška (m); f - výtvarnice; v - průměrný objem stromu (m<sup>3</sup>); N - počet stromů na 1 ha; G - výčetní kruhová základna (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>); V - objem porostu (m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>); h:d - štíhlostní kvocient; CBP - celkový běžný přírůst (m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> rok<sup>-1</sup>); CPP - celkový průměrný přírůst (m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> rok<sup>-1</sup>); COP - celková objemová produkce (m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>).

### 5.2.3.2. Horizontální struktura porostu

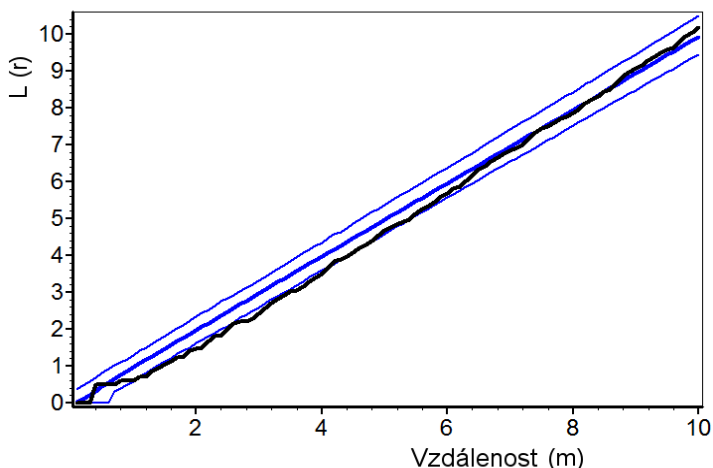
Situační mapka horizontální struktury horní etáže smrkobukového porostu na TVP 8 je znázorněna na Obr. 48 a je z ní patrné, že se porost z hlediska malého vývojového cyklu nachází v počátečním stádiu rozpadu s fází obnovy, což je patrné vzhledem k poměrně velkému množství mrtvého dřeva na ploše, i když prozatím většina jedinců z přirozené obnovy ještě nepřekročila registrační hranici pro horní etáž. V horní etáži je výhradně zastoupen pouze smrk a buk.

## TVP 8



Obr. 48: Horizontální struktura smrkobukového porostu na TVP 8 – Nad Benzínou 2 v roce 2015.

Horizontální struktura stromového patra na TVP 8 je uvedena v Tab. 19 a situačně znázorněna na Obr. 49. Na TVP 8 podle Clark-Evans indexu a David-Moore indexu statisticky významné hodnoty určují pravidelné rozmístění stromů, avšak podle zbylých dvou indexů je rozmístění stromů náhodné. Obě zmíněná rozmístění vyplývají též z L-funkce, přičemž je patrné překročení hranice pro pravidelné rozdělení ve vzdálenosti cca 1-6 m, mimo tento interval pak je rozmístění náhodné.



Obr. 49: Horizontální struktura horní etáže smrkobukového porostu na TVP 8 – Nad Benzínou 2 vyjádřená  $L$ -funkcí.

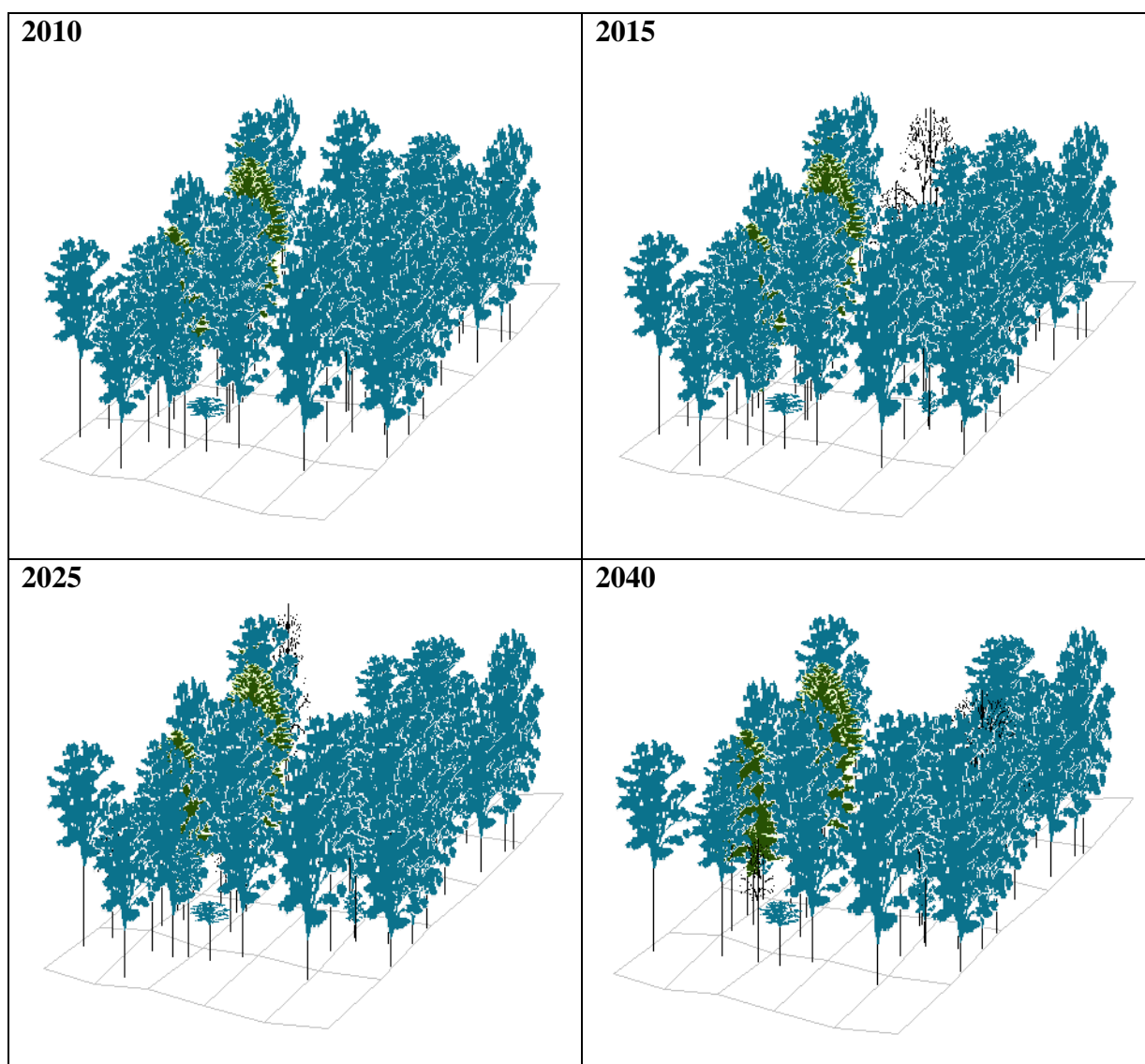
Tab. 19: Hodnoty indexů horizontální struktury jedinců horní etáže smrkobukového porostu na TVP 8 – Nad Benzínou 2.

Index	Zjištěné hodnoty	Očekávané hodnoty	Dolní mez	Horní mez
<b>Hopkins-Skellam</b>	0,428	0,498	0,418	0,592
<b>Pielou-Mountford</b>	0,968	1,100	0,853	1,403
<b>Clark-Evans</b>	1,176*	1,043	0,937	1,148
<b>David-Moore</b>	-0,242*	0,003	-0,155	0,164

\* Statisticky významné hodnoty

### 5.2.3.3. Vertikální struktura porostu

Vizualizace vertikální struktury stromového patra se simulací vývoje na TVP 8 je situačně znázorněna na Obr. 50-53. Z těchto obrázků je patrné, že porost na TVP 8 lze aktuálně definovat jako porost v počátečním stádiu rozpadu a nalezneme zde také odumřelé stojící stromy. Ve stromovém patře jsou zastoupeni pouze smrk a buk, přičemž je buk výrazně dominující.



Obr. 49-53: Vizualizace vertikální struktury stromového patře s predikcí vývoje na TVP 8 – Nad Benzínou 2 v letech 2010 - 2040.

#### 5.2.3.4. Biodiverzita porostu

Hodnoty strukturálních indexů pro TVP 8 jsou uvedeny v Tab. 20. V rámci druhové diverzity se ve stromovém patře na TVP vyskytují pouze 2 druhy dřevin. Vertikální strukturu hodnocenou Artem-profil indexem (A) lze v rámci vývoje TVP označit jako rozrůzněnou prostorovou diverzitu, které se během sledovaného období mírně zvyšovala. Z hlediska porostní proměnlivosti (B) se na TVP 8 nachází porost se středně bohatou výstavbou v průběhu celého sledovaného období. Földnerův index výškové a tloušťkové diferenciace na TVP 8 prezentuje z počátku hodnoty pro porost, na kterém převažuje výrazně nízká strukturální tloušťková a výšková diferenciace. V průběhu sledovaného období se strukturální hodnoty mírně zvyšují. Index korunové diferenciace K značí během sledovaného období



poměrně různorodou diferenciací, která se nepravidelně zvyšuje a snižuje od středně silné až po silnou. Podle Shannonova indexu druhové různorodosti  $H'$  a Pielova indexu druhové vyrovnanosti  $E$  se jedná u TVP 8 o porost s nízkou druhovou různorodostí a střední vyrovnaností, přičemž v průběhu vývoje porostu měl tento stav tendenci inklinovat k mírnému zvyšování u obou hodnocených indexů.

Tab. 20: Vývoj indexů popisujících biodiverzitu stromového patra smíšeného porostu na TVP 8 při simulaci samovývoje.

Rok	A (Pri)	B (J&Di)	TM <sub>d</sub> (Fi)	TM <sub>h</sub> (Fi)	K (J&D)	H' (Si)	E (Pii)
1980	0,549	5,504	0,195	0,128	1,705	0,114	0,379
1985	0,555	5,483	0,198	0,127	1,69	0,114	0,379
1990	0,55	5,451	0,2	0,117	1,679	0,112	0,372
1995	0,552	5,451	0,198	0,102	1,681	0,117	0,389
2000	0,553	5,078	0,195	0,095	1,344	0,119	0,395
2005	0,515	4,974	0,198	0,094	1,272	0,148	0,492
2010	0,616	5,223	0,209	0,172	1,368	0,145	0,482
2015	0,618	6,072	0,309	0,263	1,887	0,146	0,485
2020	0,624	5,899	0,304	0,261	1,804	0,15	0,498
2025	0,65	5,849	0,301	0,263	1,766	0,166	0,551
2040	0,66	5,494	0,327	0,265	1,594	0,168	0,558

Vysvětlivky k tabulce s indexy, které popisují biodiverzitu: A - standardizovaný Arten-profil index, B - index porostní proměnlivosti, TM<sub>d</sub> - index tloušťkové diferenciacie, TM<sub>h</sub> - index výškové diferenciacie, K - index korunové diferenciacie, H' - index druhové různorodosti, E - index druhové vyrovnanosti.

### 5.2.3.5. Densita porostu

Jednotlivé charakteristiky denzity porostu na TVP 8 jsou uvedeny v Tab. 21. Z tabulky je patrné, že během sledovaného období se hodnoty měnily jen méně výrazně, přičemž nejvyšších hodnot je dosahováno aktuálně, ačkoliv do budoucna se hodnoty budou pohybovat také na poměrně vysokých hodnotách a příliš se měnit nebudou. Aktuálně jsou hodnoty tedy spíše vyšší, přičemž celková plocha korunových projekcí v přepočtu na 1 ha v současnosti dosahuje 2,49 ha. Vzhledem k tomu lze konstatovat, že využití produkčního prostoru porostu je dobré.

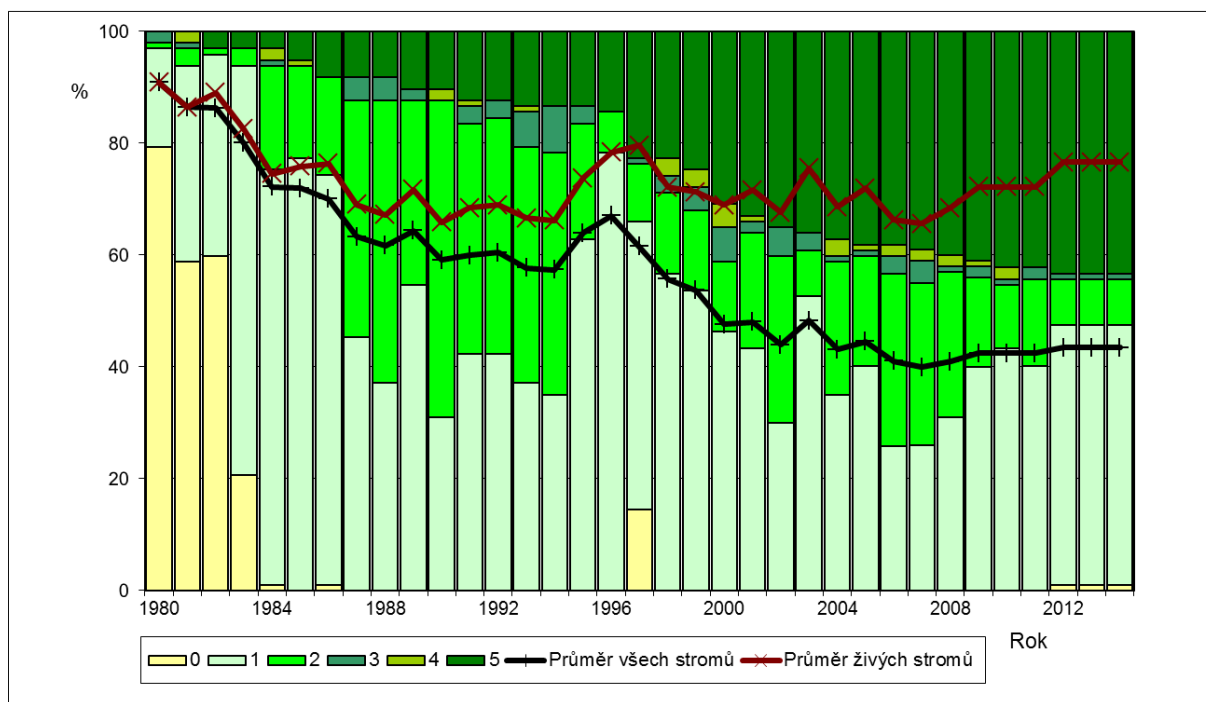
Tab. 21: Vývoj denzity stromového patra smíšeného porostu na TVP 8 – Nad Benzínou 2 při simulaci samovývoje.

Rok	Denzita		
	CC	CP	SDI
1980	86,8	2,02	0,73
1985	86,8	2,03	0,75
1990	86,0	1,97	0,72
1995	86,0	1,96	0,71
2000	86,5	2,00	0,72
2005	81,0	1,66	0,55
2010	91,0	2,41	0,51
2015	91,7	2,49	0,53
2020	91,5	2,47	0,53
2025	88,8	2,19	0,47
2040	86,7	2,02	0,43

Vysvětlivky k tabulce se základními charakteristikami denzity: CC – stupeň zápoje (taxační zápoj), CP – korunové projekce (biologický zápoj), SDI – index hustoty porostu.

#### 5.2.3.6. Zdravotní stav porostu

Z Obr. 54 vývoje průměrného olistění a podílu stupňů defoliace ve smrkobukovém porostu s minoritním zastoupením smrku na TVP 8 – Nad Benzínou 2 je zřejmé, že u buku lesního v letech 1981 až 1987 docházelo k trendu výrazné defoliace. V letech 1988–1994 se stav olistění stabilizoval a v následujících dvou letech (1995 a 1996) dokonce došlo k výraznějšímu nárůstu olistění. V letech 1997–2002 došlo opět k postupné mírné defoliaci, přičemž od r. 2003 do r. 2012 se trend defoliace opět stabilizoval, avšak docházelo k určitým oscilacím. Od r. 2007 pak dochází k mírnému nárůstu olistění živých stromů buku, přičemž nejsilnější regenerační procesy byly zaznamenány v r. 2012.



Obr. 54: Dynamika průměrného olistění a podíl stupňů odlistění buku ve smrkobukovém porostu na TVP 8 – Nad Benzínou 2.

## 5.2.4. Trvalá výzkumná plocha 9 – Nad Benzínou 1

### 5.2.4.1. Základní porostní charakteristiky

Základní porostní charakteristiky na TVP 9 jsou uvedeny v Tab. 22, z hodnot je patrné, že se během sledovaného období porostní charakteristiky měnily jen méně výrazně, aktuálně dosahuje porost spíše vyšší zásoby vzhledem k vývoji spíše nižší zásoby. Obecně lze říci, že růstové parametry nejsou nikterak vysoké, snad až na poměrně značnou průměrnou výčetní tloušťku. Stav prezentovaný v tabulce odpovídá průběhu počátku stadia rozpadu v daných ekologických podmínkách. Do budoucna se bude zásoba porostu ještě snižovat, jak bude docházet k postupnému rozpadu celého horního stromového patra, tato predikce vývoje je potvrzená i tabulkovými hodnotami.

Tab. 22: Tabulka se základními porostními charakteristikami ve smrkobukovém porostu na TVP 9.

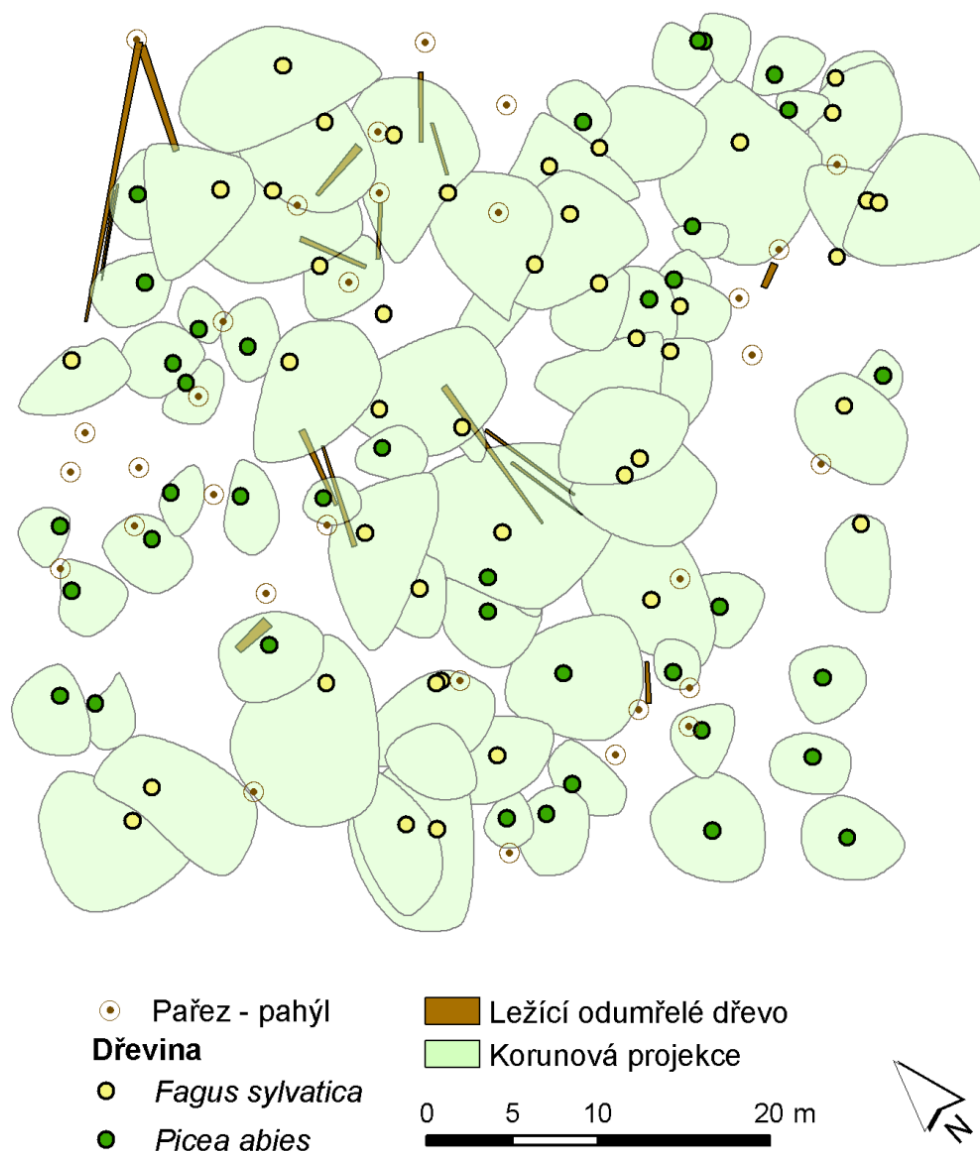
Rok	Porostní charakteristiky											
	t	d	h	f	v	N	G	V	h:d	CBP	CPP	COP
1980	157	37	22,24	0,444	1,061	456	48,9	484	60,1	0	3,43	484
1985	162	37,8	22,53	0,445	1,124	456	51,2	513	59,6	5,5	3,51	513
1990	167	38,9	22,88	0,444	1,208	432	51,4	522	58,8	5	3,57	539
1995	172	39,8	23,06	0,444	1,272	372	46,2	473	57,9	4,9	3,61	563
2000	177	41,1	23,25	0,445	1,372	332	44,1	456	56,6	4,7	3,65	588
2005	182	41,9	23,49	0,444	1,438	328	45,3	472	56,1	4,6	3,67	610
2010	187	42,4	24,04	0,447	1,517	308	43,5	467	56,7	3,2	2,75	634
2015	192	41,9	23,01	0,468	1,485	328	45,1	487	54,9	4,0	2,78	654
2020	197	42,1	22,84	0,473	1,504	312	43,3	469	54,3	3,9	2,82	676
2025	202	42,5	23,08	0,469	1,537	300	42,5	461	54,3	4,0	2,84	696
2040	217	41,3	21,43	0,521	1,496	116	15,5	174	51,9	1,6	1,77	705

Vysvětlivky k tabulce se základními porostními charakteristikami: t - věk horní etáže porostu; d - průměrná výčetní tloušťka (cm); h - střední porostní výška (m); f - výtvarnice; v - průměrný objem stromu ( $m^3$ ); N - počet stromů na 1 ha; G - výčetní kruhová základna ( $m^2 \cdot ha^{-1}$ ); V - objem porostu ( $m^3 \cdot ha^{-1}$ ); h:d - štíhlostní kvocient; CBP - celkový běžný přírůst ( $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$ ); CPP - celkový průměrný přírůst ( $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$ ); COP - celková objemová produkce ( $m^3 \cdot ha^{-1}$ ).

#### 5.2.4.2. Horizontální struktura porostu

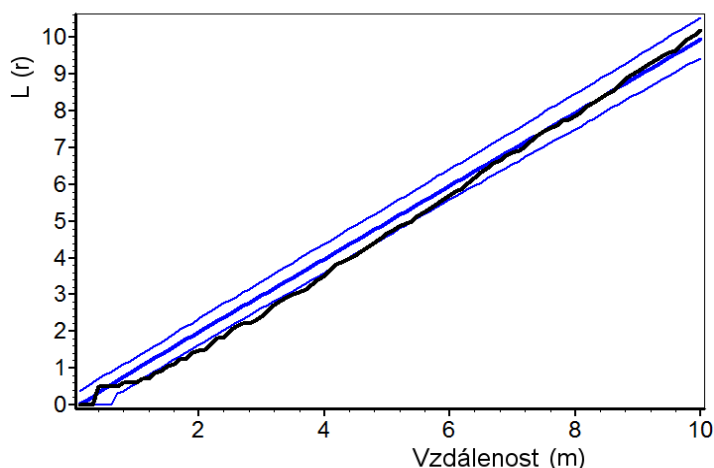
Situační mapka horizontální struktury horní etáže smrkobukového porostu na TVP 9 je znázorněna na Obr. 55 a je z ní patrné, že v porostu z hlediska malého vývojového cyklu probíhá konečné stádium optima s počátky stádia rozpadu, kdy se na ploše roztroušeně začíná objevovat mrtvé dřevo. V horní etáži je jako na předešlých dvou plochách výhradně zastoupen pouze smrk a buk.

## TVP 9



Obr. 55: Horizontální struktura smrkobukového porostu na TVP 9 – Nad Benzínou 1 v roce 2015.

Horizontální struktura stromového patra na TVP 9 je uvedena v Tab. 23 a situačně znázorněna na Obr. 56. Podle tří indexů převládá pravidelné rozmístění, avšak podle Pielou-Mountford indexu jsou stromy rozmístěny náhodně. V podstatě totožné výsledky prostorového uspořádání rozmístění stromů po ploše vyplývají též z L-funkce, kdy je rozmístění pravidelné ve vzdálenosti stromů zhruba 1-6,5 m mimo tyto vzdálenosti je náhodné.



Obr. 56: Horizontální struktura horní etáže smrkobukového porostu na TVP 9 – Nad Benzínou 1 vyjádřená  $L$ -funkcí.

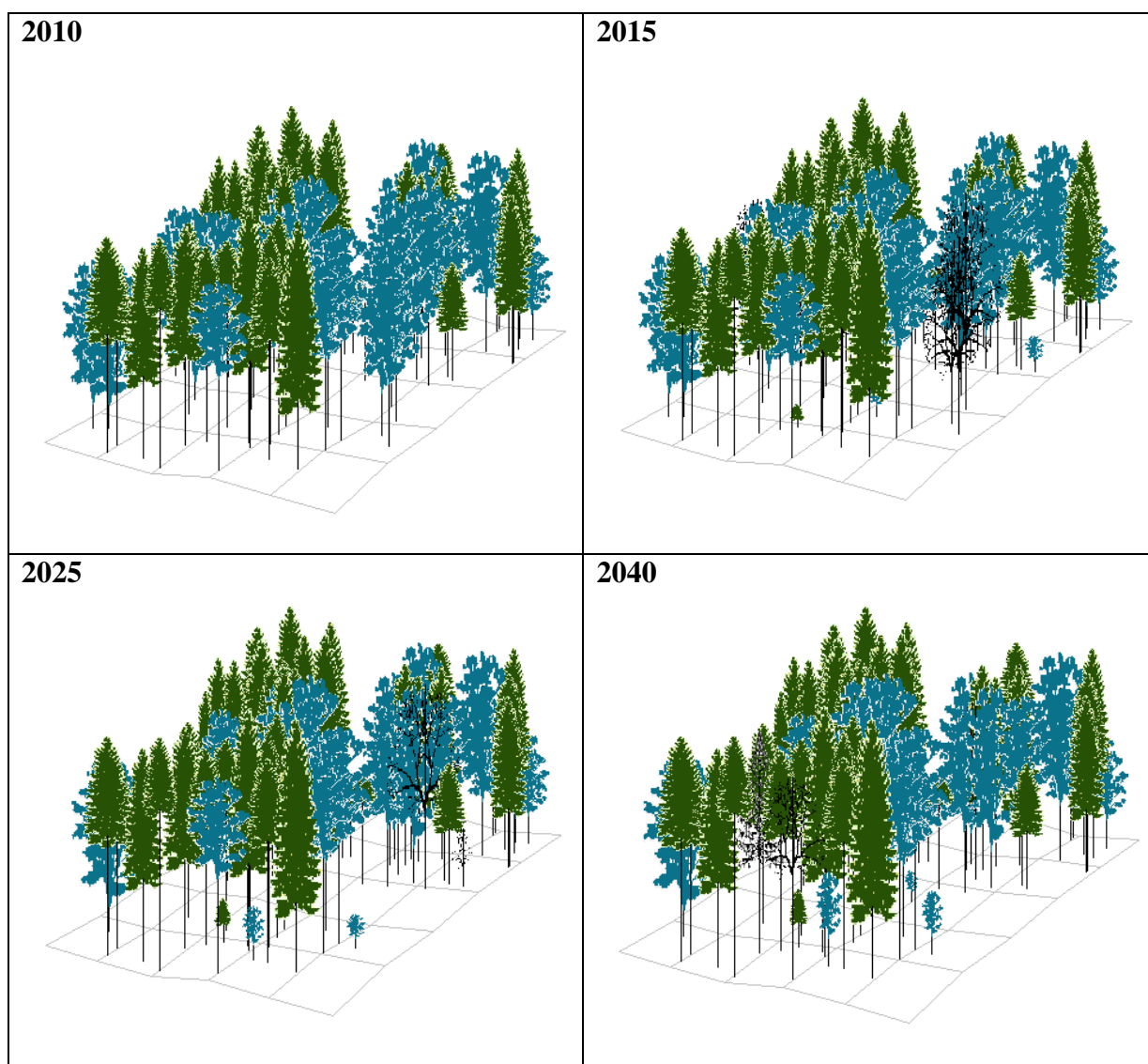
Tab. 23: Hodnoty indexů horizontální struktury jedinců horní etáže smrkobukového porostu na TVP 9 – Nad Benzínou 1.

Index	Zjištěné hodnoty	Očekávané hodnoty	Dolní mez	Horní mez
<b>Hopkins-Skellam</b>	0,400*	0,498	0,416	0,599
<b>Pielou-Mountford</b>	0,864	1,098	0,841	1,447
<b>Clark-Evans</b>	1,176*	1,04	0,941	1,140
<b>David-Moore</b>	-0,212*	0,009	-0,158	0,156

\* Statisticky významné hodnoty

### 5.2.4.3. Vertikální struktura porostu

Vizualizace vertikální struktury stromového patra se simulací vývoje na TVP 9 je situačně znázorněna na Obr. 57-60. Z těchto obrázků je patrné, že porost na TVP 9 lze aktuálně definovat jako porost v počátečním stádiu rozpadu a nalezneme zde také odumřelé stojící stromy. Ve stromovém patře jsou zastoupeni pouze smrk a buk, přičemž oproti TVP 8 je zde výraznější zastoupení smrku na úkor buku.



Obr. 57-60: Vizualizace vertikální struktury stromového patře s predikcí vývoje na TVP 9 – Nad Benzínou 1 v letech 2010 - 2040.

#### 5.2.4.4. Biodiverzita porostu

Hodnoty strukturálních indexů pro TVP 9 jsou uvedeny v Tab. 24. V rámci druhové diverzity se ve stromovém patře na TVP vyskytují pouze 2 druhy dřevin. Vertikální strukturu hodnocenou Artem-profil indexem (A) lze v rámci vývoje TVP označit jako výrazně rozrůzněnou prostorovou diverzitu, které se během sledovaného období změnila nepravidelně směrem nahoru i dolů, avšak nikterak významně. Z hlediska porostní proměnlivosti (B) se na TVP 9 nachází porost se středně bohatou výstavbou, přičemž v průběhu celého sledovaného období nedochází k výrazným změnám. Földnerův index výškové a tloušťkové diferenciaci na TVP 9 prezentuje z počátku hodnoty pro porost, na kterém dominuje nízká strukturální tloušťková a výšková diferenciaci, přičemž v průběhu sledovaného období se strukturální

hodnoty z počátku mírně zvyšují a poté mírně snižují. Index korunové diferenciace K značí během sledovaného období poměrně různorodou diferenciaci, která se nepravidelně zvyšuje a snižuje od středně silné až po velmi silnou. Podle Shannonova indexu druhové různorodosti  $H'$  a Pielova indexu druhové vyrovnanosti E se jedná u TVP 8 o porost s nižší druhovou různorodostí a vysokou vyrovnaností, přičemž v průběhu vývoje porostu se tento stav měnil jen minimálně.

Tab. 24: Vývoj indexů popisujících biodiverzitu stromového patra smíšeného porostu na TVP 9 při simulaci samovývoje.

Rok	A (Pri)	B (J&Di)	TM <sub>d</sub> (Fi)	TM <sub>h</sub> (Fi)	K (J&D)	H' (Si)	E (Pi)
1980	0,726	5,247	0,205	0,131	1,522	0,299	0,993
1985	0,718	5,21	0,206	0,128	1,518	0,299	0,993
1990	0,702	5,17	0,2	0,126	1,487	0,3	0,997
1995	0,682	5,147	0,206	0,129	1,475	0,3	0,997
2000	0,649	5,038	0,202	0,126	1,432	0,3	0,997
2005	0,647	5,016	0,193	0,128	1,425	0,299	0,993
2010	0,79	5,496	0,223	0,141	1,558	0,297	0,987
2015	0,792	6,304	0,308	0,226	2,015	0,297	0,987
2020	0,786	6,114	0,345	0,25	1,901	0,29	0,963
2025	0,779	5,989	0,35	0,238	1,806	0,282	0,937
2040	0,761	6,026	0,378	0,228	1,824	0,269	0,894

Vysvětlivky k tabulce s indexy, které popisují biodiverzitu: A - standardizovaný Arten-profil index, B - index porostní proměnlivosti, TM<sub>d</sub> - index tloušťkové diferenciace, TM<sub>h</sub> - index výškové diferenciace, K - index korunové diferenciace, H' - index druhové různorodosti, E - index druhové vyrovnanosti.

#### 5.2.4.5. Densita porostu

Jednotlivé charakteristiky denzity porostu na TVP 9 jsou uvedeny v Tab. 25. Z tabulky je patrné, že během sledovaného období se hodnoty měnily jen méně výrazně, přičemž nejvyšších hodnot je dosahováno aktuálně a do budoucna by mělo dojít k mírnému poklesu sledovaných hodnot. Aktuálně jsou hodnoty tedy spíše vyšší, přičemž celková plocha korunových projekcí v přepočtu na 1 ha v současnosti dosahuje 2,09 ha. Vzhledem k tomu lze konstatovat, že využití produkčního prostoru porostu je poměrně dobré.



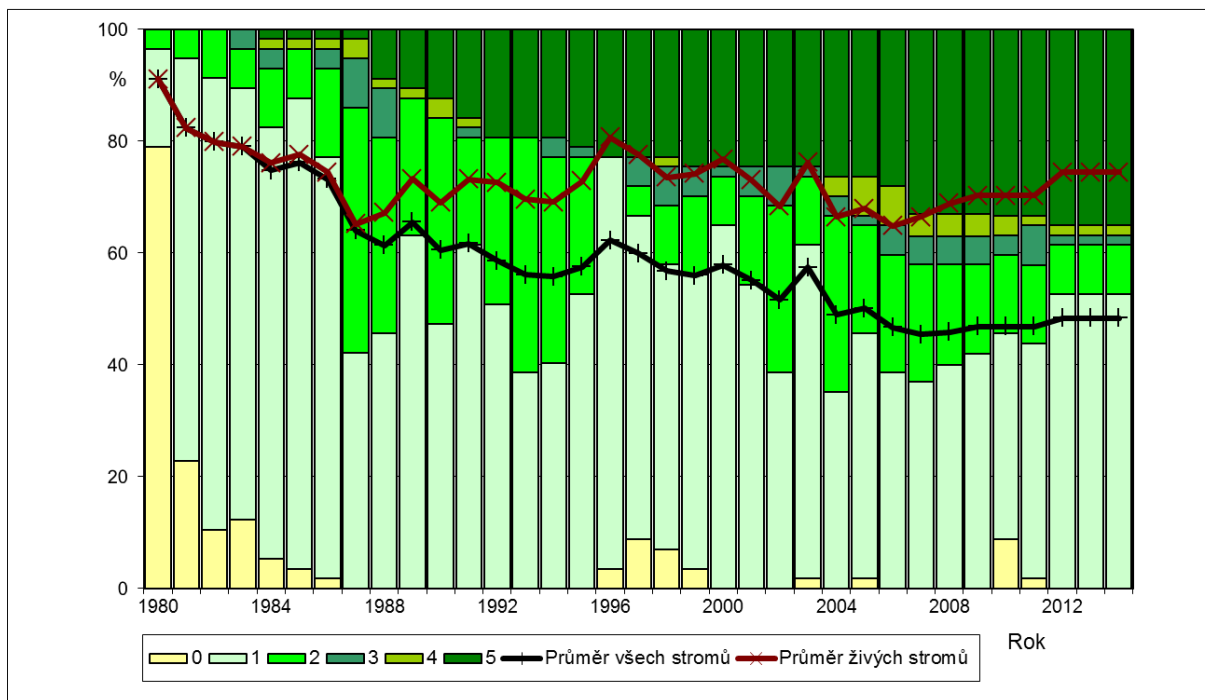
Tab. 25: Vývoj denzity stromového patra smíšeného porostu na TVP 9 – Nad Benzínou 1 při simulaci samovývoje.

Rok	Denzita		
	CC	CP	SDI
1980	80,6	1,64	0,75
1985	81,6	1,69	0,78
1990	81,8	1,70	0,77
1995	79,6	1,59	0,69
2000	79,1	1,56	0,65
2005	79,9	1,60	0,66
2010	86,8	2,02	0,63
2015	87,7	2,09	0,66
2020	85,1	1,90	0,63
2025	83,3	1,79	0,61
2040	81,9	1,71	0,60

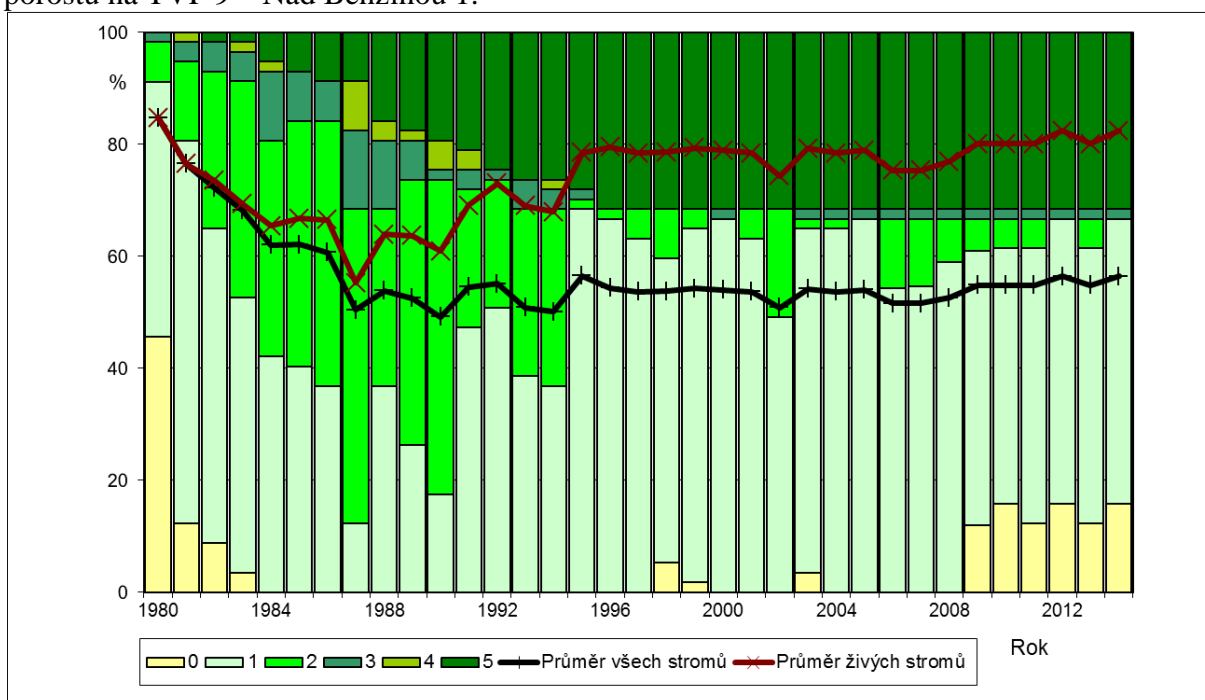
Vysvětlivky k tabulce se základními charakteristikami denzity: CC – stupeň zápoje (taxační zápoj), CP – korunové projekce (biologický zápoj), SDI – index hustoty porostu.

#### 5.2.4.6. Zdravotní stav porostu

Z Obr. 61 vývoje průměrného olistění a podílu stupňů defoliace v bukovém porostu na TVP 9 – Nad Benzínou 1 je zřejmé, že u buku lesního v letech 1981 až 1987 docházelo ke značné defoliaci. Od r. 1988 se trend olistění relativně stabilizoval, avšak docházelo k četným výkyvům. Výraznější regenerační projevy jsou patrné zejména v letech 1996 až 1999, 2003, 2005, 2010 a 2011, kdy u buku byly zaznamenány stromy zdravé. Z Obr. 62 je také patrný výrazný nárůst defoliace smrku ztepilého v letech 1981–1987, což bylo v důsledku extrémního imisního zatížení v synergismu s atakem lýkožrouta smrkového. Od r. 1988 pak došlo ke stabilizaci v trendu olistění při existenci menších oscilací a od r. 2009 byly u smrku opět zaznamenány stromy zdravé.



Obr. 61: Dynamika průměrného olistění a podíl stupňů odlistění buku ve smrkobukovém porostu na TVP 9 – Nad Benzínou 1.



Obr. 62: Dynamika průměrného olistění a podíl stupňů odlistění smrku ve smrkobukovém porostu na TVP 9 – Nad Benzínou 1.

## 5.2.5. Trvalá výzkumná plocha 35 – Chojník – bučina.

### 5.2.5.1. Základní porostní charakteristiky

Základní porostní charakteristiky na TVP 35 jsou uvedeny v Tab. 26, z hodnot je patrné, že se během sledovaného období porostní charakteristiky měnily nepravidelně, aktuálně

dosahuje porost spíše nižší zásoby vzhledem k předchozím hodnotám, avšak celkově jsou růstové parametry poměrně značně vysoké. Do budoucna je predikováno snižování zásoby, které odpovídá postupnému konci stádia optima a nástupu stadia rozpadu.

Tab. 26: Tabulka se základními porostními charakteristikami smíšeného bukového porostu na TVP 35.

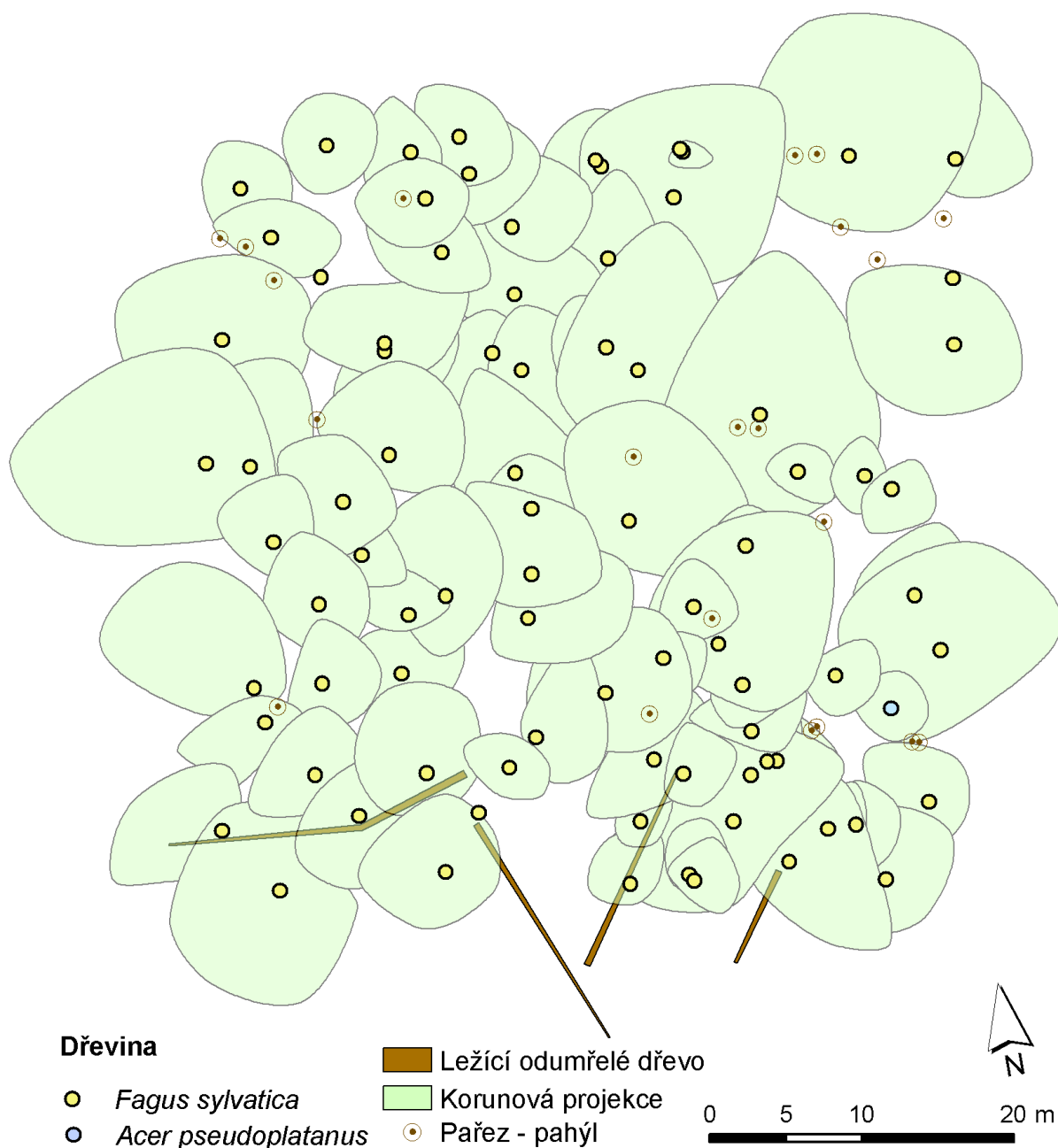
Rok	Porostní charakteristiky											
	t	d	h	f	v	N	G	V	h:d	CBP	CPP	COP
2005	166	47,2	25,36	0,657	2,917	324	56,5	945	0,537	0	5,53	945
2010	171	48,2	25,73	0,652	3,063	324	58,9	992	0,534	8,9	5,64	992
2015	176	47,6	24,94	0,681	3,021	272	48,2	822	0,524	7,5	5,71	1 034
2020	181	47,6	24,68	0,692	3,037	248	43,8	753	0,518	6,8	5,77	1 067
2025	186	47,5	24,36	0,699	3,016	236	41,7	712	0,513	7,4	5,80	1 102
2040	201	51,1	25,27	0,689	3,569	216	44,1	771	0,495	6,1	5,89	1 178

Vysvětlivky k tabulce se základními porostními charakteristikami: t - věk horní etáže porostu; d - průměrná výčetní tloušťka (cm); h - střední porostní výška (m); f - výtvarnice; v - průměrný objem stromu ( $m^3$ ); N - počet stromů na 1 ha; G - výčetní kruhová základna ( $m^2 \cdot ha^{-1}$ ); V - objem porostu ( $m^3 \cdot ha^{-1}$ ); h:d - štíhlostní kvocient; CBP - celkový běžný přírůst ( $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$ ); CPP - celkový průměrný přírůst ( $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$ ); COP - celková objemová produkce ( $m^3 \cdot ha^{-1}$ ).

#### 5.2.5.2. Horizontální struktura porostu

Situační mapka horizontální struktury horní etáže smrkobukového porostu na TVP 35 je znázorněna na Obr. 63 a je z ní patrné, že se porost z hlediska malého vývojového cyklu nachází v konečném stádiu optima, což je patrné vzhledem k malému množství mrtvého dřeva na ploše. V horní etáži jsou zastoupeni buk, javor klen.

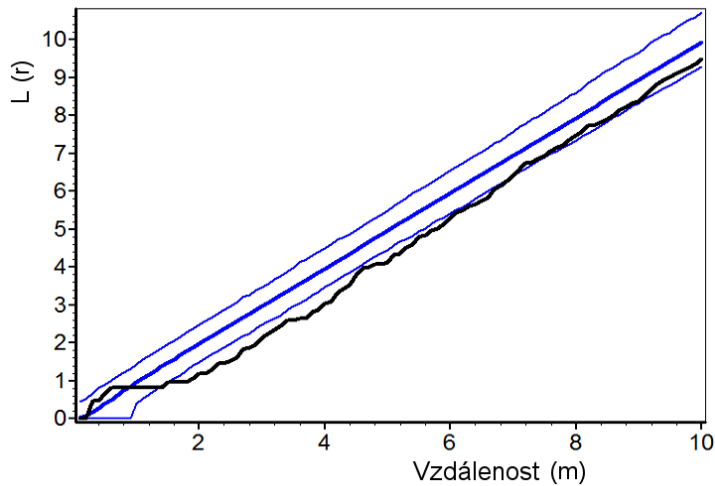
## TVP 35



Obr. 63: Horizontální struktura smíšeného bukového porostu na TVP 35 – Chojník – bučina v roce 2015.

Horizontální struktura stromového patra na TVP 35 je uvedena v Tab. 27 a situačně znázorněna na Obr. 64. Na TVP 8 podle Hopkins-Skellam, Clark-Evans indexu a David-Moore indexu statisticky významné hodnoty určují pravidelné rozmístění stromů, podle Pielou-Mountford indexu je rozmístění stromů náhodné, avšak není statisticky významné. Obě zmíněná rozmístění vyplývají též z L-funkce, přičemž je patrné překročení hranice pro

pravidelné rozdělení ve vzdálenosti cca 1,5-7 m, mimo tento interval pak je rozmístění náhodné.



Obr. 64: Horizontální struktura horní etáže smíšeného bukového porostu na TVP 35 – Chojník – bučina vyjádřená  $L$ -funkcí.

Tab. 27: Hodnoty indexů horizontální struktury jedinců horní etáže smíšeného bukového porostu na TVP 35 – Chojník – bučina.

Index	Zjištěné hodnoty	Očekávané hodnoty	Dolní mez	Horní mez
<b>Hopkins-Skellam</b>	0.355*	0,501	0,421	0,595
<b>Pielou-Mountford</b>	0.878	1,103	0,856	1,406
<b>Clark-Evans</b>	1.318*	1,040	0,934	1,145
<b>David-Moore</b>	-0.123*	0,005	-0,153	0,166

\* Statisticky významné hodnoty

### 5.2.5.3. Vertikální struktura porostu

Vizualizace vertikální struktury stromového patra se simulací vývoje na TVP 35 je situačně znázorněna na Obr. 65-68. Z těchto obrázků je patrné, že porost na TVP 35 lze aktuálně definovat jako porost v konečné fázi stádia optima s počínajícím nástupem stádia

rozpadu. Ve stromovém patře jsou zastoupeni pouze klen a buk, přičemž je buk výrazně dominující.



Obr. 65-68: Vizualizace vertikální struktury stromového patře s predikcí vývoje na TVP 35 – Chojník – bučina v letech 2010 - 2040.

#### 5.2.5.4. Biodiverzita porostu

Hodnoty strukturálních indexů pro TVP 35 jsou uvedeny v Tab. 28. V rámci druhové diverzity se ve stromovém patře na TVP vyskytují pouze 2 druhy dřevin. Vertikální strukturu hodnocenou Artem-profil indexem (A) lze v rámci vývoje TVP označit jako méně rozrůzněnou prostorovou diverzitu, které se během sledovaného období zvyšovala. Z hlediska

porostní proměnlivosti (B) se na TVP 35 nachází porost se středně bohatou výstavbou, přičemž v průběhu celého sledovaného období dochází k jejímu poklesu. Földnerův index výškové a tloušťkové diference na TVP 35 prezentuje z počátku hodnoty pro porost, na kterém převažuje středně silná strukturální tloušťková a výšková diference. V průběhu sledovaného období se hodnoty mírně snižují. Index korunové diference K značí silnou diferenciaci, která se během sledovaného období snižuje. Podle Shannonova indexu druhové různorodosti  $H'$  a Pielova indexu druhové vyrovnanosti E se jedná na TVP 35 o porost s nízkou druhovou různorodostí a vyšší vyrovnaností, přičemž v průběhu vývoje porostu měl tento stav tendenci inklinovat k mírnému snižování u obou hodnocených indexů.

Tab. 28: Vývoj indexů popisujících biodiverzitu stromového patra smíšeného porostu na TVP 35 při simulaci samovývoje.

Rok	A (Pri)	B (J&Di)	TM <sub>d</sub> (Fi)	TM <sub>h</sub> (Fi)	K (J&D)	H' (Si)	E (Pii)
2005	0,41	6,347	0,423	0,338	1,993	0,228	0,782
2010	0,356	6,004	0,421	0,326	1,779	0,209	0,772
2015	0,357	5,914	0,443	0,343	1,734	0,205	0,765
2025	0,59	5,24	0,431	0,315	1,694	0,192	0,758
2040	0,608	5,096	0,376	0,283	1,628	0,191	0,750

Vysvětlivky k tabulce s indexy, které popisují biodiverzitu: A - standardizovaný Arten-profil index, B - index porostní proměnlivosti, TM<sub>d</sub> - index tloušťkové diference, TM<sub>h</sub> - index výškové diference, K - index korunové diference, H' - index druhové různorodosti, E - index druhové vyrovnanosti.

#### 5.2.5.5. Densita porostu

Jednotlivé charakteristiky denzity porostu na TVP 35 jsou uvedeny v Tab. 29. Z tabulky je patrné, že během sledovaného období se hodnoty mírně snižují, přičemž nejvyšších hodnot bylo dosaženo v roce 2010. Aktuálně jsou hodnoty tedy poměrně vysoké, přičemž celková plocha korunových projekcí v přepočtu na 1 ha v současnosti dosahuje 2,44 ha. Vzhledem k tomu lze konstatovat, že využití produkčního prostoru porostu je dobré.

Tab. 29: Vývoj denzity stromového patra smíšeného porostu na TVP 35 – Chojník – bučina při simulaci samovývoje.

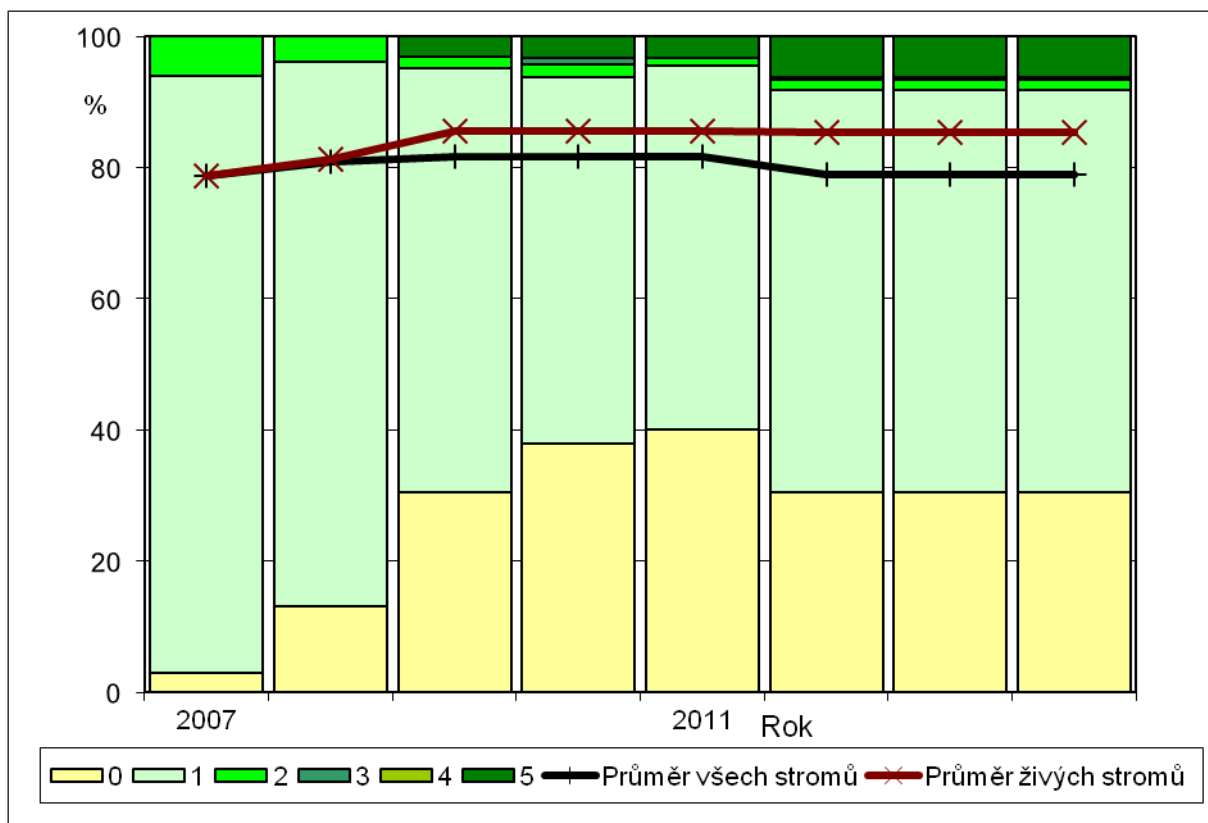
Rok	Denzita		
	CC	CP	SDI
2005	93,2	2,69	0,88
2010	93,8	2,78	0,88
2015	91,3	2,44	0,76
2020	90,1	2,31	0,72
2025	88,3	2,15	0,65
2040	83,5	1,8	0,54

Vysvětlivky k tabulce se základními charakteristikami denzity: CC – stupeň zápoje (taxační zápoj), CP – korunové projekce (biologický zápoj), SDI – index hustoty porostu.

#### 5.2.5.6. Zdravotní stav porostu

Z Obr. 69 vývoje průměrného olistění a podílu stupňů defoliace ve smíšeném bukovém porostu s minoritním zastoupením javoru klenu na TVP 35 – Chojník – bučina je zřejmé, že u buku lesního v letech 2007 až 2009 docházelo k regeneraci, tento trend se v následujících letech stabilizoval a zdravotní stav studovaných porostů zůstává konstantní, přičemž v roce 2012 je patrné odumření několika jedinců stromového patra.





Obr. 69: Dynamika průměrného olistění a podíl stupňů odlistění buku ve smíšeném porostu na TVP 35 – Chojník – bučina.

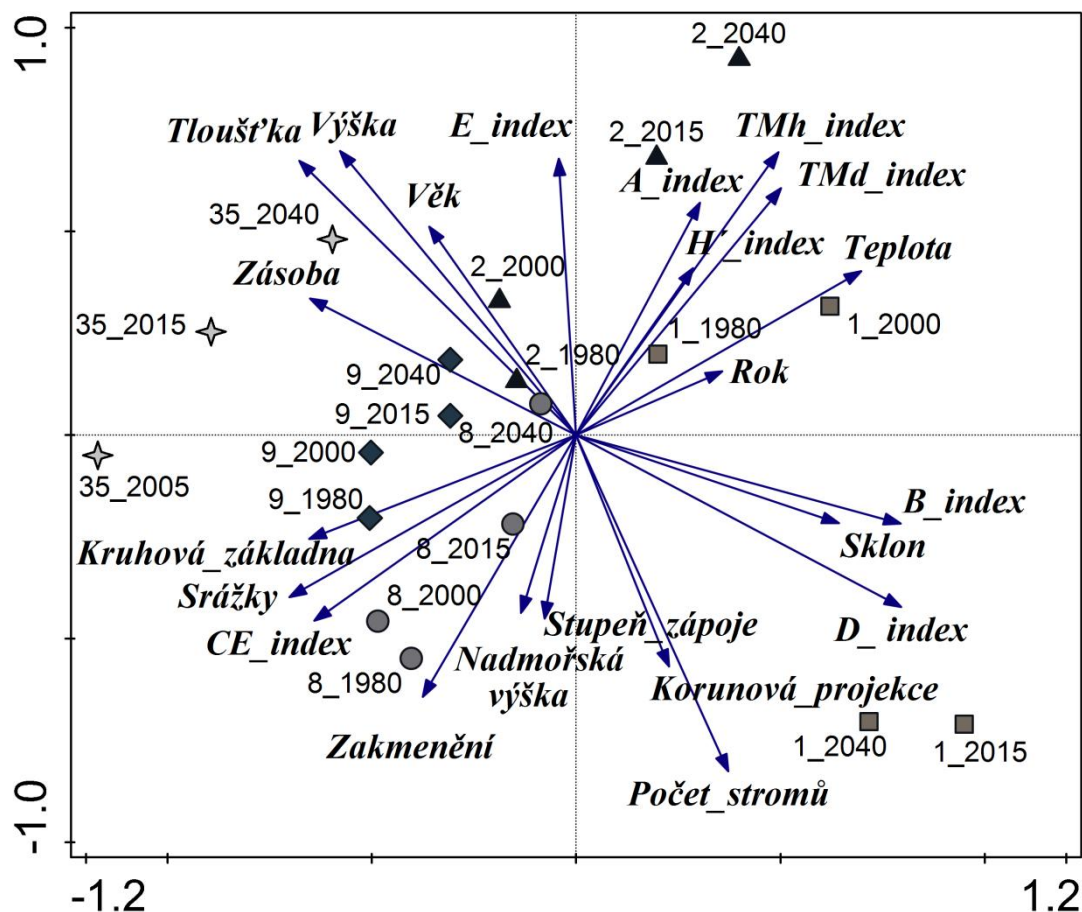
### 5.3. PCA analýza

Výsledky PCA analýzy jsou prezentovány ve formě ordinačního diagramu na Obr. 70. První ordinační osa vysvětluje 64 %, první dvě 85 % a všechny čtyři osy celkem 94 % variability dat. První osa x představuje čas a celkovou diverzitu. Druhá osa y reprezentuje zápoj a druhovou vyrovnanost. Z výsledků analýzy lze zmínit celou řadu závěrů např. věk porostu je pozitivně korelován s průměrnou výškou, výčetní tloušťkou a zásobou, naproti tomu jsou tyto charakteristiky negativně korelovány s počtem stromů, biologickým zápojem a z hlediska stanovištních parametrů se sklonem terénu. Záporné korelace také vykazují celková diverzita či druhová bohatost s věkem a dalšími růstovými veličinami, které s ním pozitivně korelují.

V průběhu času dochází ke zvyšování tloušťkové a výškové diferenciaci, avšak k poklesu kruhové základny a zakmenění (SDI) na TVP.

Dalším zajímavým údajem je vzrůstající teplota v průběhu času, která je naopak podle obecných předpokladů negativně ovlivňována nadmořskou výškou a má taktéž negativně korelující vztah se srážkami. Co se týče vztahů jednotlivých TVP mezi sebou, jsou výrazně

složité kvantifikovatelné zejména u TVP 1 a 2, jejichž vztahy se výrazně mění jak k dalším plochám tak i během studovaného období, u TVP 35 je změna vztahů k jednotlivým aspektům během sledovaného vývoje méně výrazná a TVP 8 a 9 mají vztahy jak k jednotlivým aspektům analýzy, tak i k dalším plochám během studovaného období více méně konstantní.



Obr. 70: Ordinační diagram znázorňující výsledky PCA analýzy vztahů mezi porostními charakteristikami (výška, výčetní tloušťka, zásoba, kruhová základna, zakmenění, zápoj), strukturálními indexy (vertikální A, horizontální CE, celková diverzita B; výšková a tloušťková diferenciace TM; druhová bohatost D, vyrovnanost H', různorodost E), klimatickými údaji (teplota, srážky) a stanovištními parametry (sklon, nadmořská výška) v období 1980 – 2040 na jednotlivých TVP (1, 2, 8, 9, 35).

#### 5.4. Rámcové směrnice obnovy a výchovy porostů

Z výsledků práce je patrný zejména značný potenciál přirozené obnovy prakticky na všech zkoumaných TVP. Vzhledem k tomu je důležité přirozenou obnovu optimálně využít a to zejména vhodnou diferencovanou péčí o přirozenou obnovu, která vychází z důsledné stanovištní a porostní diferenciace s ohledem na zonaci ochrany přírody NP. Lze tedy navrhnout možnost obnovy krkonošských lesů využitím přirozené obnovy, avšak ne jen

spontánní, ale i řízené. Nicméně v určitých případech musí být tato přirozená obnova doplněna o kvalitně provedenou obnovu umělou. Umělá obnova je v Krkonoších v určitých případech nutná, vzhledem k tomu, že je potřebné do porostů vnášet především chybějící dřeviny přirozené druhové skladby. Na lokalitách studovaných v této práci jsou to zejména jedle bělokorá a javor klen, avšak obecně pro Krkonoše lze k těmto dřevinám přiřadit např. i buk lesní, který má aktuálně výrazně nižší zastoupení než v přirozené dřevinné skladbě.

Přirozená obnova by měla být využívána na prvním místě, nicméně je nutné vhodnými zásahy porosty předem připravit. Zejména se jedná o uvolňování genotypově a fenotypově kvalitních stromů, aby byla podpořena jejich fruktifikace a podpořeno prosvětlení porostu, které dále umožní vznik vhodných stanovištních podmínek pro přirozenou obnovu (zrychlený rozklad vrstvy surového humusu a zlepšené světlostní poměry na půdním povrchu). Umělá obnova by pak měla být spíše doplňková zejména v geneticky nevhodných porostech a na místech, kde se přirozená obnova dlouhodobě nedaří, a tam, kde je nutné vnášet do porostu zcela absentující druhy dřevin. Umělá obnova v nepříznivých stanovištních podmínkách vyžaduje vysoké nároky na geneticky kvalitní autochtonní sadební materiál o dostatečné vyspělosti a o dobré fyziologické kvalitě, také neméně důležité je provedení samotných výsadbových prací, které musí být velmi pečlivé a důsledné. Následně je v podstatě nezbytně nutná ochrana proti zvěři, bez které není možné zajistit úspěšné odrůstání obnovy potravně atraktivních dřevin jako je např. jedle bělokorá. Co se týče samotné výsadby umělé obnovy, je vhodné doporučit její provádění formou podsadeb pod clonou porostu se sníženým zakmeněním, díky čemuž je poskytnut cílovým klimaxovým dřevinám tolik potřebný ekologický kryt. Na volné ploše pak tuto funkci mohou do jisté míry nahradit tzv. pionýrské či přípravné dřeviny např. jeřáby či břízy.

Obnova porostů by pak obecně měla být výchozím bodem pro tvorbu ekologicky stabilních lesních ekosystémů se značnou biodiverzitou a vysokou stabilitou, které dlouhodobě plní požadované funkce lesa v souladu s plány péče či LHP.

Nicméně má-li být využit potenciál přirozené obnovy v maximální možné míře, je nutné přizpůsobit tomu i výchovu porostů, které tak mají být obnoveny. Porosty musejí být pro přirozenou obnovu řádně připraveny. Příprava pak spočívá především ve vhodné výchově a rozčlenění porostů a musí být řešena s ohledem na způsob přirozené obnovy, strukturu porostů a způsob přibližování dřeva. Obecně lze říci, že příprava porostů k obnově je tím efektivnější, čím dříve a cílevědoměji začne. Vzhledem k tomu je velice důležité začít již v porostech mladého a středního věku, které se na obnovu teprve připravují, a v tomto se pak

musí kontinuálně pokračovat i v porostech dospívajících a dospělých, kde se obnova stává aktuální. Výchovnými sečemi již v mladém a středním věku provádíme cílevědomý výběr, který má vliv na druhovou skladbu dřevin, strukturu porostu, přírůst a kvalitu produkce. Výchova porostů je proto velmi důležitým pěstebním opatřením pro pozdější přirozenou obnovu. Zejména pak úprava druhové skladby je základním předpokladem k zajištění optimálního nebo alespoň dostatečného podílu dřevin, které mají být v budoucnu obnovovány. Při probírkách je třeba především kladným výběrem v úrovni porostu postupně zajišťovat dostatečný rozvoj všem nadějným či již cílovým stromům. S postupujícím věkem porostu je pak nutno probírkami zabezpečovat dostatek dospělých stromů s bohatou fruktifikací, které zajistí přirozenou obnovu stanovištně a geneticky vhodných dřevin.

Pro úspěch přirozené obnovy je důležitá i účelná vnitřní prostorová úprava lesních porostů, na které závisí obnovní postup, zabezpečení porostů proti škodlivým klimatickým činitelům a možnost šetrného vyklizování dřeva. Zejména pak v rozsáhlejších porostech by obnova bez vnitřní prostorové úpravy byla obtížná a nepřehledná.

Z praktického hlediska obecně, lze říci, že je potřebné při řízení přirozené obnově plně akceptovat následující zásady a doporučení:

Příprava porostu k přirozené obnově začíná již od prvních výchovných zásahů, kdy se rozhoduje, které dřeviny, ale i jedinci budou tvořit složení porostů v období fruktifikace.

S postupujícím věkem se při výchově lesních porostů výběr stále více zaměřuje na vhodné jedince v rámci jednoho dřevinného druhu i mezi jednotlivými druhy. Redukcí počtu jedinců se upravuje vzdálenost mezi jednotlivými stromy, zároveň se uvolňují koruny kvalitních jedinců a preferují vhodné dřeviny, zejména pokud jsou přimíšené a vtroušené. V mladším a středním věku se uvolňováním sleduje hlavně podpora výškového růstu.

Ve fázi kmenovin nastupuje nejdůležitější období možnosti ovlivnění fruktifikace. Stromy mají většinou upraveny rozestupy, druhová skladba je převážně již určena, sociální vztahy mezi jedinci předběžně stanoveny a hlavní pozornost je třeba zaměřit na včasné, postupné a přiměřené uvolňování korun s cílem podpory plodnosti. Z těchto důvodů je nezbytné realizovat poslední probírky před počátkem obnovy, aby porost měl již dostatečně uvolněné koruny všech vybraných dřevin. Tato fáze ve vývoji lesa je rozhodující pro úspěšnou přirozenou obnovu následného porostu, jak z hlediska genetického, tak i druhového. V souladu s tímto postupem systematického uvolňování jedinců je také uplatňována metoda „cílových stromů“.

U dřevin s včasnějším nástupem fruktifikace (bříza, jeřáb) je nutno přistoupit k uvolňování korun dříve. Pokud jsou lesní porosty řádně vychovány a nebyly během vývoje, nebo jen omezeně, postiženy škodlivými činiteli, vstupují do počátku přirozené obnovy stabilní a odolné, dobře vybavené jak z hlediska kvality jedinců zastoupených dřevin, tak i částečné přípravy půdních poměrů pro tuto obnovu. V případě, že lesní porosty nebyly do doby začátku obnovy řádně vychovávány nebo byly více poškozeny škodlivými činiteli (vítr, sníh, kůrovci), lze provést úpravu stability, kvality a druhové skladby matečného porostu jen omezeně, což se projeví po všech stránkách na zhoršené i nevhodné ekologické hodnotě další generace lesa. V tomto případě se pak může uplatnit i umělá obnova, kterou lze zvýšit zastoupení žádoucích dřevin a tím i ekologickou stabilitu a porostní stabilitu.

U porostů různě proředěných často přirozená obnova v místech více prosvětlených samovolně započne, ještě před vznikem hodných podmínek na většině porostní plochy. Dřeviny se pak zmlazují podle nároků na světlo, často bez ohledu na kvalitu matečného porostu. Náletové dřeviny postupně odrůstají a často díky důsledku nedostatku světla i konkurence starého porostu mizí, zakrňují nebo vytvářejí nekvalitní předrostky, nenadějně a omezující svým tvarem růst následné obnovy. V tomto případě je důležité odstranění starších košatých buků v podrostu či jiných druhů dřevin, které negativně ovlivňují obnovu.

Dalším důležitým faktorem vzhledem k přirozené obnově je v počáteční fázi přístupu volba způsobu rozpracování porostů a intenzita obnovního zásahu, bez kterých je cíl i další postup vzniku nové generace lesa náhodný a nevede k dosažení žádoucí druhové, věkové a výškové diferenciaci. V podmínkách KRNAP lze dosáhnout požadovaných výsledků uplatňováním všech forem clonných způsobů hospodaření a jejich kombinací.

Způsob a intenzitu obnovního postupu je třeba volit podle stavu porostu, ohrožení větrem, obnovované dřeviny, terénních poměrů a záměru obnovy. Základní podmínkou přirozené obnovy je jak na začátku, tak i při jejím dalším postupu regulace přístupu světla na povrch půdy. Dostatečný přístup světla umožňuje přípravu a další pozitivní vývoj půdních podmínek, úpravu teplotních a vlhkostních poměrů, což je žádoucí z toho důvodu, že při odrůstání náletů a nárostů se předpokládá stále větší potřeba světla. Splnění těchto požadavků vyžaduje postupné odstraňování jedinců z matečného porostu jejich těžbou až do stadia záměru ponechání určeného počtu stojících stromů na ploše. Nejvhodnější je uspořádání těchto stromů ve skupinách. Z hlediska stability a existence ponechaných stromů je třeba vycházet z druhu dřeviny, jejich stavu a tvaru koruny. Postupné uvolňování náletů a nárostů musí být prováděno včas a intenzivně, aby nedocházelo ke snižování výškového přírůstu, u

buku musí být zachován svislý vzrůst a umožněno další rozšiřování zmlazení. Uvolňování náletů by však nemělo být příliš rychlé, aby nedošlo ke skokové změně stanovištních (světelných) podmínek a aby se mohla lépe uplatnit autoredukce hustoty náletů.

Při rozpracování porostů pro přirozenou obnovu je třeba volit směr proti převládajícím větrům, vhodný způsob obnovy a intenzitu těžebního zásahu. V rámci místních podmínek se vždy uvažuje o postupné přirozené obnově.

V bukových porostech nebo ve smíšených porostech buku se nálety mohou objevit i při stupni zakmenění 10. Každé další prosvětlení umožňuje nárůst zmlazení a ve vhodných podmínkách následně buk zcela převládne, až úplně obsadí celou plochu. Při záměru obnovit také smrk je nutné po nástupu obnovy buku snížit stupeň zakmenění porostu pod 6. Při výběru bukových porostů pro přirozenou obnovu je třeba výrazně preferovat autochtonní populace a výrazně omezovat až vylučovat populace cizí.

Z hlediska přirozené obnovy je důležitá i její další výchova a provedení včasné výchovy převážně přehoustlých a odrostlých nárostů až mlazin a s ní související úpravy druhové skladby, zejména u buku je třeba nutné odstranit předrostlíky a obrostlíky. Odsouvání realizace výchovy může způsobit jednak větší pracovní náročnost a vyšší náklady při další výchově porostů a zejména snížit samotnou účinnost výchovného zásahu. Opožděný výchovný zásah o vyšší intenzitě může způsobit dočasné snížení statické stability porostu se zvýšeným rizikem ohrožení větrem a zejména sněhem. Dále je účelné odstranění starších podrostů buku, které pro nedostatek světla vytvořily zakrňující, rozsochaté a košaté jedince omezující růst mladších nadějných jedinců buku. V případě buku není nutné odstraňovat jedince podúrovňový zásahem. V některých případech lze zvolit i možnost ponechání fragmentů jednodruhových přehoustlých nárostů přírodním procesům.

## 6. Diskuze

V minulých stoletích byl buk lesní v lesním hospodářství spíše opomíjenou dřevinou. V současné době však jeho ekologický a komerční význam roste (Spiecker, 2003). Zvýšení podílu buku v lesních porostech bude mít hluboký dopad jak na lesnické hospodaření, tak i na ekologii lesa. Výzkumu ekologie a managementu smíšených bukových porostů by se proto měla věnovat nemalá pozornost (Poljanec et al., 2010) a přispět svým dílem by k tomu měla i tato práce. Vzhledem k velmi malému množství přírodě blízkých bučin ve střední Evropě a jen k několika dlouhodobým studiím v těchto lesích mohou být některé závěry týkající se dlouhodobé perspektivy dynamiky přírodních smíšených bukových lesů v těchto oblastech do značné míry spekulativní (Pontailler et al., 1997), neboť jak uvádějí Kucbel et al. (2012) ani čtyřicetiletý výzkum neumožní spolehlivé zevšeobecnování, z důvodu obsažení jen malé části životního cyklu smíšeného bukového lesa. Vzhledem k výše uvedenému je proto více než žádoucí, k důkladnému poznání přírodě blízkých smíšených bukových porostů, pokračovat a navazovat na výzkumy z minulosti, jak je tomu právě v této práci a provádět i další nové, tím tak zvyšovat naše vzdělání o příčinách a mechanismech podílejících se na dlouhodobém vývoji, struktuře a pěstování smíšených bukových porostů.

### 6.1. Přirozená obnova

Přirozená obnova je nedílnou součástí horských lesních ekosystémů a je zároveň ukazatelem lesní vitality a stability (Štícha et al., 2010) a jak v této souvislosti uvádějí Franklin et al. (2002), měl by lesnický přístup být v co největším souladu s přirozenými přírodními procesy, přičemž přirozená obnova je jedním z nich.

Na studovaných TVP ve smíšených bukových porostech v přirozené obnově nebyla zaznamenána výrazně rozdílná druhová variabilita. Na čtyřech TVP výrazně dominoval buk lesní (až 98 %), na zbývajících TVP 35 byl dominantní javor klen (63 %), přičemž buk zde měl zastoupení 27 %. Z dalších dřevin, které jsou zastoupeny v obnově nelze opomenout smrk, který je vesměs mimo TVP 1, kde má zastoupení 33 %, jen přimíšen či vtroušen. Na studovaných plochách se v obnově dále vyskytují převážně vtroušení jedinci jeřábu ptačího a jedle bělokoré. Ostatní druhy se již prakticky nevyskytují, mimo TVP 35, která se pestrostí druhového složení od ostatních liší, jelikož se zde vyskytuje 7 druhů dřevin např. i lípa velkolistá či javor mléč. Co se týče celkové výrazné dominance buku v přirozené obnově a jeho vysokého zastoupení jsou tyto výsledky v souladu s podobnými studii, které provedli

Vacek et al. (2013a) v Orlických horách, Oheimb et al. (2005) v Německu či Jaworski et al. (2002) v Polsku či Wagner et al. (2010) na různých lokalitách v Evropě.

Stejně jako v jiných studiích přirozené obnovy ve smíšených bukových porostech (Bulušek et al., 2016; Nagel et al. 2006; Vacek et al., 2014) bylo zjištěno, že horizontální struktura přirozené obnovy je výrazně agregovaná, přičemž agregované uspořádání jedinců v přirozené obnově bylo zaznamenáno na všech pěti TVP plochách. Na druhou stranu náhodné prostorové uspořádání ve velkém měřítku po disturbanci uvádí práce Allen et al. (2012) a i z práce Szmyt a Dobrowolska (2016) vyplývá náhodné uspořádání přirozené obnovy jako nejčastější, byť v menší míře se uplatňuje i uspořádání shlukovité. V této práci výrazná shlukovitost uspořádání přirozené obnovy na všech TVP vyplývá nejen z prostorových indexů, ale i z párové korelační funkce, ačkoliv z grafů párových korelačních funkcí je patrná tendence inklinovat při větším rozestupu k náhodnému rozmístění, což je dobře patrné zejména u TVP 8. Shlukovité uspořádání přirozené obnovy není situováno pouze v mezerách korun stromového patra, ale obnova obzvláště buku může proniknout relativně daleko od okraje mezery a díky často značně narušenému zápoji se na studovaných TVP vyskytuje v podstatě po celé ploše, tento trend v rámci České republiky je obdobný mj. i na některých lokalitách v Orlických horách (Vacek et al., 2013a) či na Šumavě (Vacek et al., 2009b).

Na strukturu přirozené obnovy má vliv i řada jiných faktorů než zápoj a s ním korelující světlostní podmínky. Dalšími faktory je celá řada a patří mezi ně zejména: vliv spárkaté zvěře (Sage et al., 2003), mikrostanoviště (Hunziker a Brang, 2005), znečištění ovzduší, depozice či změna hladiny podzemní vody (Wagner et al., 2010). Z výše uvedených faktorů lze vyzdvihnout negativní až destruktivní vliv spárkaté zvěře na potravně atraktivní dřeviny, které mají zpravidla velmi nízké zastoupení, na studovaných TVP je to zejména jedle bělokorá, která bývá tlakem zvěře z porostů odstraněna, ačkoliv se v podobě mladých jedinců sporadicky vyskytuje. Trend postupného velmi výrazného úbytku jedle vzhledem k zastoupení jedinců v jednotlivých růstových a vývojových stádiích, zejména negativním vlivem zvěře potvrzuje z lesní rezervace Lom v Bosně a Hercegovině práce Bottero et al. (2011) nebo ze Slovinska práce Diaci et al. (2010), ačkoliv v této práci byl prokázán negativní vliv, jak spárkaté zvěře tak i znečištění ovzduší.



## 6.2. Stromové patro

Správné porozumění prostorovému uspořádání horní etáže, je jedním ze základních předpokladů pro management s cílem napodobit dynamiku přírodních lesů (cf. Pretzsch, 2006). Pro objektivní posouzení horizontální struktury nestačí pouze studie zápoje, zakmenění a hustoty porostu, ale je nutná analýza prostorového rozmístění pomocí strukturálních indexů a funkcí. Ze zjištěných výsledků vyplývá, že mělo být používáno více druhů indexů a funkcí současně, protože jsou citlivé na mírně jiné parametry. Práce Corral-Rivas et al. (2010) poukazuje, že jednotlivě vypočítané hodnoty indexů rozmístění porostu by měly být interpretovány s opatrností, protože nemusí být vždy úplně spolehlivé. Důležité je také vzít v úvahu toleranci jednotlivých dřevin k zastínění, neboť jak bylo prokázáno ve studiích Ward et al. (1996) či Aldrich et al. (2003) u druhů náročných na světlo je snížení počtu jedinců obvykle doprovázeno snižujícím se trendem ke shlukování, zatímco druhy tolerantní k zastínění vykazují opačný trend. V našem případě se jedná zejména o buk lesní, který je řazen podle práce Ellenberg et al. (1992) právě mezi stín tolerantní druhy.

V této práci byly pro popis a hodnocení horizontální struktury stromového patra užity Hopkins-Skellamův index, Pielou-Mountfordův index, Clark-Evansův index, David-Moorův index a Ripleyova  $L$ - funkce, na jejichž základě můžeme konstatovat, že na studovaných plochách se tyto ukazatele pohybovaly od hodnot vyjadřující shlukovitě, přes náhodné, až po pravidelné rozmístění stromů. Na TVP 1 převažovalo shlukovité rozdělení, což je způsobeno již odrostlejšími jedinci přirozené obnovy, kteří jsou soustředěni v místech, kde došlo k narušení zápoje (Szwagrzyk a Szewczyk, 2008; Zeibig et al., 2005) a svůj podíl má také silná skeletovitost lokality. Tento trend inklinace k shlukovitému uspořádání je v souladu s výsledky práce Doležal a Šrůtek (2002). Obecně je shlukovité uspořádání jedinců stromového patra v přírodě blízkých lesích způsobeno zejména extrémními klimatickými a edafickými podmínkami (Bulušek et al., 2016). Na TVP 2 pak převažovalo náhodné uspořádání, což je typické pro většinu porostů v závěrečném stadiu optima a v počátečním stadiu rozpadu. Velmi často vyskytující se náhodné uspořádání porostů bylo prokázáno např. u horní etáže v přírodě blízkých fragmentech bukových lesů v severním Německu v práci von Oheimb et al. (2005). Z Boubínského pralesa Šebková et al. (2011) prezentují na počátku měření dominující náhodnou strukturu, která se postupně změnila ve strukturu spíše agregovanou, což odůvodňují odumřením jedinců jedle a z toho plynoucím vznikem mezer v zápoji a dočasným zmírněním konkurenčních vztahů. K podobným výsledkům docházejí také Janik et al. (2013), kteří prezentují ze smíšených porostů v západních Karpatech tendenci

k převážně agregované struktuře. Na zbylých třech plochách pak bylo převažující pravidelné uspořádání. Pravidelné uspořádání je způsobeno konkurencí mezi sousedními stromy. Toto uspořádání bylo též pozorováno i v bukových porostech ve Slovinsku (Rugani et al., 2013) a také v dalších evropských přirozených lesích s dominantním bukem (Commarmot et al., 2005). Zajímavý přechod od výrazně shlukovitého rozmístění nových jedinců přes náhodné až k pravidelnému uspořádání stromů (od výčetní tloušťky > 32,5 cm) prezentuje z přírodě blízkých lesů ve Francii práce Pommerening et al. (2002).

### **6.3. Biodiverzita**

Na studovaných plochách se nacházely poměrně variabilní hodnoty pro dané funkce, nicméně většinou se jednalo o porosty se středně bohatou prostorovou výstavbou a zpravidla o porosty s nižší druhovou různorodostí a vysokou vyrovnaností, přičemž v průběhu vývoje se tento stav příliš výrazně neměnil. Odlišné výsledky v podobě poklesu druhové různorodosti v posledních desetiletích naopak prezentuje práce Keith et al. (2009), tento pokles je spojen se změnami v druhovém složení (Naaf a Wolf, 2010), jež často můžou vést k vymizení určitých druhů a jejich nahrazení druhy nepůvodními či původními, ale více přizpůsobenými daným podmínkám (Durak a Durak, 2015), zvyšování poměru konkrétně buku na úkor jiné dřeviny během několika posledních desetiletí potvrzují práce Rohner et al. (2012) či Emborg et al. (2000). Náchylnost ke změně druhové různorodosti naznačuje i práce Petritan et al. (2015) z Rumunského jedlobukového pralesu Sinca, na druhou stranu je však tento prales prezentován jako vysoce stabilní a odolný. Obecně lze říci, že lesy pralesovité charakteru mají zvýšenou odolnost (Alessandrini et al., 2011), pravděpodobně z toho důvodu studované lesy s vysokým stupněm přirozenosti vykazovaly jen menší změny v jednotlivých parametrech biodiverzity během sledovaného období. Tento stav potvrzuje také fakt, že smíšené lesy zpravidla trpí jen na disturbance malého a středního rozsahu (Splechna et al., 2005; Šamonil et al., 2009).

### **6.4. Zdravotní stav**

Zdravotní stav lesních porostů v Krkonoších je poměrně značně diferencovaný (Vacek et al., 2013b), ačkoliv v rámci této práce rozdíly mezi jednotlivými plochami nebyly příliš výrazné. Z výsledků dynamiky defoliace vyplývá, že jsou na tom obě dřeviny buk lesní a smrk ztepilým obdobně. K nejvýraznějším defoliacím u obou dřevin docházelo zejména od roku 1981 a tento trend se značně zmírnil až od r. 1986–1987. Obdobné výsledky z evropských horských oblastí, které jsou pod vlivem zvýšeného imisního ohrožení, prezentují

práce Augustin et al (2005) či Lorenz et al (2006). Z výsledku dále vyplývá, že na dynamiku defoliace smrku měl na studovaných TVP významný vliv lýkožrout smrkový, a to zejména na TVP 2 po větrném polomu v roce 2009. Na TVP 1 mělo na olistění buku negativní vliv zejména sání červce bukového a na TVP 8 a 9 zase dominovaly v negativním vlivu emise. Na TVP 35, která je sledována jen krátce za sledované období došlo k mírnému zlepšení zdravotního stavu, a zároveň zde nebyli prokázáni žádní významní původci defoliace. Mírně odlišnou dynamiku vývoje defoliace na jednotlivých TVP pak práce Vacek et al. (2013b) zdůvodňuje zejména několika faktory: expozicí, charakteristikou lesního typu, dřevinným složením, autochtonním či alochtonním původem a lesním hospodařením v minulosti. Tuto problematiku dále rozvádí práce Paoletti et al. (2010), která jako klíčové faktory, které mohou ovlivnit zdravotní stav lesních ekosystémů, uvádí kombinaci sezónní variability znečištění ovzduší, dostupnosti vody, pozměněných živiny a zvýšeného obsahu CO<sub>2</sub>.

## **6.5. PCA analýza**

Výsledky PCA analýzy prezentované v této práci (Obr. 70) potvrdily řadu obecně platných faktů a přinesly i mnoho dalších zjištění. Z výsledků analýzy lze potvrdit snižování celkové diverzity či druhové bohatosti s věkem. V průběhu studovaného období na TVP docházelo ke zvyšování tloušťkové a výškové diferenciace, avšak k poklesu kruhové základny a zakmenění (SDI), což je pravděpodobně způsobeno průběhem vývojových cyklů lesa, neboť jak uvádí práce Vacek et al. (2010) jsou tyto změny v přírodě blízkých lesích součástí jejich dynamiky. Pomocí PCA analýzy byl potvrzen trend vzrůstající teploty během sledovaného období a naopak klesající úhrny srážek. Tyto výsledky jsou v souladu s prací Hughes (2000), která jako nejdůležitější trend v klimatických změnách uvádí právě zvyšující se teploty, které následně ovlivňují druhovou fyziologii, distribuci a fenologii (Durak a Durak, 2015). Tyto změny se však v rámci této práce v podstatě neprojevovaly, neboť vliv globálního oteplování je velmi specifický a jeho účinky jsou spíše regionální a projevují se jak negativně tak i pozitivně (Trenberth 1990).

## 7. Závěr a využití výsledků

### 7.1. Závěr

Předkládané výsledky naznačily významný potenciál přirozené obnovy porostů na studovaných TVP. Na zkoumaných TVP byl prokázán někdy až masivní výskyt přirozené obnovy buku, výjimečně i dalších dřevin, která ve vhodných podmínkách (snížené zakmenění mateřského porostu) dokonce úspěšně odrůstá. V místech na TVP, kde se zatím přirozená obnova vyskytuje jen sporadicky, většinou pro ni nebyly dosud vytvořeny vhodné podmínky (zejména prosvětlení porostu). Významným zjištěním je také skutečnost, že přirozenou obnovou je možné dosáhnout radikální změny v druhovém složení porostu, kdy zejména v případě buku ve vhodných podmínkách postačí relativně velmi malý podíl plodících stromů v porostu k téměř úplnému vytlačení v Krkonoších doposud zcela dominujícího smrku a lze tak tímto přirozeným způsobem v Krkonoších, ale i na obdobných lokalitách ve střední Evropě zvyšovat druhovou různorodost, bohatost a porostní stabilitu obecně. Tento trend založený na využití přírodních procesů a jejich dynamiky k dosažení cílů lesnického managementu je v současnosti velmi aktuální a je součástí širšího trendu „návratu k přírodě“.

Ze studovaných porostů bylo získáno mnoho aktuálních poznatků, které pomohly navázat na více než 35 let výzkumu struktury těchto porostů a jejich změn, které dále poslouží nejen pro potřeby diferencované tvorby přírodě blízkého managementu lesních ekosystémů v těchto zájmových oblastech. Na základě výše uvedeného lze konstatovat, že horizontální struktura juvenilních růstových a vývojových fází přirozené obnovy na TVP je převážně shlukovitá. Horizontální struktura stromového patra je poměrně značně variabilní a na studovaných TVP najdeme prostorová upořádání od shlukovitého přes náhodné až po pravidelné. Změny horizontální struktury ve studovaných smíšených porostech s dominantním bukem lesním v průběhu jejich malého vývojového cyklu lesa jsou zde výrazně ovlivňovány zejména mikrostanovištěm a kompeticí. V důsledku značného kompetičního tlaku ve stadiu dorůstání zde bude pravděpodobně docházet k postupné změně od shlukovitého, přes náhodné až k pravidelnému uspořádání jedinců po ploše.

Výsledky této práce tak mohou hrát důležitou roli ve zlepšení našeho chápání přírodě blízkých smíšených lesů ve střední Evropě a mohou pomoci v rozvoji těchto specifických lesních ekosystémů a nemalou měrou mohou přispět k rozvoji přírodě blízkého managementu těchto lesů, neboť přírodě blízký lesnický management a pěstování smíšených lesů je u nás, ale i jinde ve střední Evropě do jisté míry opomíjeno na úkor zejména smrkového

hospodářství, které je co se týče produkčního a ekonomického potenciálu významnější. Nicméně i vzhledem k předpokládaným klimatickým změnám se dá očekávat zvyšující se význam smíšených porostů a přírodě blízkých způsobů hospodaření a to nejen v rámci střední Evropy, ale i v kontinentálním měřítku.

## **7.2. Využití výsledků**

Data získaná a vyhodnocená v rámci této práce byly využity při koncipování nového přístupu Správy KRNAP k obnově lesních porostů s maximálním využitím přirozené obnovy a přírodě blízkého hospodaření. Tyto poznatky byly také využívány při diferenciaci lesních porostů podle typů a podtypů vývoje lesa i typů porostů při návrhu rámcových směrnic obhospodařování lesních porostů v souvislosti s přípravou LHP pro LHC Harrachov s platností od 1. 1. 2013, pro LHC Vrchlabí od 1. 1. 2014 a LHP pro LHC Maršov s platností od 1. 1. 2015. Změřená data a z nich vyvozené poznatky o struktuře a vývoji smrkobukových porostů též využívá ÚHÚL, pobočka v Hradci Králové při doplňování OPRL. Nemalou měrou byla také data využita k řešení projektů: TA02020873 - Ekologicky opodstatněný management lesních ekosystémů v Krkonošském národním parku podle typů vývoje lesa a IGA č. 20134334. - Vliv mikrostanoviště na přirozenou obnovu v porostech s dominantním bukem lesním v národních parcích Krkonoš.

## 8. Literatura

- Agestam, E., Ekö, P.M., Nilsson, U., Welander, N.T., 2003. The effect of shelterwood density and site preparation on natural regeneration of *Fagus sylvatica* in southern Sweden. *For. Ecol. Manage.* 176, 61–73.
- Aldrich, P.R., Parker, G.R., Ward, J.S., Michler, C.H., 2003. Spatial dispersion of trees in an old-growth temperate hardwood forest over 60 years of succession. *Forest Ecol. Manag.* 180, 475–491.
- Alessandrini, A., Biondi, F., Di Filippo, A., Ziaco, E., Piovesan, G., 2011. Tree size distribution at increasing spatial scales converges to the rotated sigmoid curve in two old-growth beech stands of the Italian Apennines. *For. Ecol. Manage.* 262, 1950–1962.
- Allen, M.S., Thapa, V., Arevalo, J.R., Palmer, M.W., 2012. Windstorm damage and forest recovery: accelerated succession, stand structure, and spatial pattern over 25 years in two Minnesota forests. *Plant Ecol.* 213, 1833–1842.
- Ammer, Ch., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *For. Ecol. Manage.* 88, 43–53.
- Arrieta, S., Suarez, F., 2005. Spatial patterns of seedling emergence and survival. *For. Ecol. Manage.* 205, 267–282.
- Augustin, S., Bolte, A., Holzhausen, M., Wolff, B., 2005. Exceedance of critical loads of nitrogen and sulphur and its relation to forest conditions. *Eur. J. Forest Res.* 124, 289–300.
- Baker, P.J., Bunyavejchewin, S., Oliver, C.D., Ashton, P.S., 2005. Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in western Thailand. *Ecol. Monogr.* 75, 317–343.
- Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R., Spurr, S. H., 1998. *Forest ecology*. 4th edition. John Wiley & Sons, New York.
- Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. *For. Ecol. Manage.* 258, 525–537.
- Beckage, B., Lavine, M., Clark, J.S., 2005. Survival of tree seedlings across space and time: estimates from long-term count data. *J. Ecol.* 93, 1177–1184.
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R., 1995. *Ecology: individuals, populations and communities*, 3rd edn. Blackwell Science, Oxford.

- Bellemare, J., Motzkin, G., Foster, D.R., 2002. Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *J. Biogeogr.* 29, 1401–1420.
- Bílek, L., Remeš, J., Podrázský, V., Rozenbergar, D., Diaci, J., Zahradník, D., 2014. Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia – the role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology* 71, 59–71.
- Bobiec, A., 1998. The mosaic diversity of field layer vegetation in the natural and exploited forests of Białowieża. *For. Ecol. Manage.* 136, 175–187.
- Bose, K.A., Schelhaas, M.J., Mazerolle, M.J., Bongers, F., 2014. Temperate forest development during secondary succession: effects of soil, dominant species and management. *Eur. J. Forest Res.* 133, 511–523.
- Bottero, A., Garbarino, M., Dukic, V., Govedar, Z., Lingua, E., Nagel, T.A., Motta, R., 2011. Gap dynamics in the old-growth forest of Lom, Bosnia and Herzegovina. *Silva Fenn.* 45, 875–887.
- Boyden, S., Binkley, D., Shepperd, W., 2005. Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an oldgrowth ponderosa pine forest in the Colorado Front Range. *For. Ecol. Manage.* 219, 43–55.
- Buiteveld, J., Vendramin, G.G., Leonardi, S., Kamer, K., Geburek, T., 2007. Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. *For. Ecol. Manage.* 247, 98–106.
- Bulušek, D., Vacek, Z., Vacek, S., Král, J., Bílek, L., 2016. Spatial pattern of relict beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *J. For. Sci.* v tisku.
- Carvalho, J.P.F., 2011. Composition and structure of natural mixed-oak stands in northern and central Portugal. *For. Ecol. Manage.* 262, 1928–1937.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W., 2009. The meaning of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.* 12, 693–715.
- Clark, P., Evans, F.C., 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology* 35, 445–453.

- Closset-Kopp, D., Schnitzler, A., Aran, D., 2006. Dynamics in natural mixed-beech forest of the Upper Vosges. *Biodivers. Conserv.* 15, 1063–1093.
- Collet, C., Chenost, C., 2006. Using competition and light estimates to predict diameter and height growth of naturally regenerated beech seedlings growing under changing canopy conditions. *Forestry* 79, 489–502.
- Collet, C., Le Mouguedec, G., 2007. Individual seedling mortality as a function of size, growth and competition in naturally regenerated beech seedlings. *Forestry* 80, 359–370.
- Commarmot, B., Bachofen, H., Bundziak, Y., Bürgi, A., Ramp, B., Shparyk, Y., Sukhariuk, D., Viter, R., Zingg, A., 2005. Structures of virgin and managed beech forests in Uholka (Ukraine) and Sihlwald (Switzerland): a comparative study. *For. Snow Landsc. Res.* 79, 45–56.
- Coomes, D.A., Allen, R.B., 2007. Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. *J. Ecol.* 95, 27–40.
- Corral-Rivas., J.J., Wehenkel, Ch., Castellanos-Bocaz, H.A., Vargas-Larreta, B., Diéguez-Aranda, U., 2010. A permutation test of spatial randomness: application to nearest neighbour indices in forest stands. *J. For. Res.* 15, 218–225.
- Crow, T.R., Buckley, D.S., Nauertz, E.A., Zasada, J.C., 2002. Effects of management on the composition and structure of northern hardwood forests in Upper Michigan. *Forest Sci.* 48, 129–145.
- Čavlovič, J., Božič, M., Boncina, A., 2006. Stand structure of an uneven-aged fir–beech forest with an irregular diameter structure: modeling the development of the Belevine forest, Croatia. *Eur. J. For. Res.* 125, 325–333.
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., 2000. The interplay between climate change, forests, and disturbances. *Sci. Total. Environ.* 262, 201–204.
- David, F.N., Moore, P.G., 1954. Notes on contagious distributions in plant populations. *Ann. Bot.-London* 18, 47–53.
- Diaci, J., 1997. Experimentelle Felduntersuchungen zur Naturverjüngung künstlicher Fichtenwälder auf Tannen-Buchenwaldstandorten (*Homogyno sylvestris-Fagetum*) in den Savinja-Alpen (Slowenien) mit besonderer Berücksichtigung der Ansamlungsphase und unter Einfluss der Faktoren Licht, Vegetation, Humus und Kleinsäuger. Diss. ETH. Beiheft Schweiz, Z. Forstwes., Zürich.



- Diaci, J., Rozenbergar, D., Boncina, A., 2010. Stand dynamics of Dinaric old-growth forest in Slovenia: Are indirect human influences relevant? *Plant Biosyst.* 144, 194–201.
- Dobrowolska, D., 1998. Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the 'Jata' reserve in Poland. *For. Ecol. Manage.* 110, 237–247.
- Doležal, J., Šrútek, M., 2002. Altitudinal changes in composition and structure of mountain-temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. *Plant Ecol.* 158, 201–221.
- Drössler, B., von Lüpke, B., 2005. Canopy gaps in two virgin beech forest reserves in Slovakia. *J. For. Sci.* 51, 446–457.
- Drössler, L., von Lüpke, B., 2007. Bestandesstruktur, Verjüngung und Standortfaktoren in zwei Buchenurwald-Reservaten der Slowakei. *Allg. Forst. Jagdztg.* 178, 121–135.
- Durak, T., Durak, R., 2015. Vegetation changes in meso- and eutrophic submontane oak–hornbeam forests under long-term high forest management. *For. Ecol. Manage.* 354, 206–214.
- Ellenberg, H., Leuschner, C., 1996. *Vegetation mitteleuropas mit den alpen.* Ulmer, Stuttgart.
- Ellenberg, H., Weber, H., Dull, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scr. Geobot.* 18, 1–258.
- Emborg, J., 1998. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manage.* 106, 83–95.
- Emborg, J., Christensen, M., Heilmann-Clausen, J. 2000. The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manage.* 126, 173–189.
- Erickson, D.L., Kress, W.J., Jones, F.A., Swenson, N.G., Pei, N., Bourg, N., Chen, W., Ge, X., Ye, W., Davies, S.J., Hao, Z., Howe, R.W., Huang, C.-L., Larson, A., Lum, S., Lutz, J.A., Ma, K., Mi, X., Xing, D., Meegaskumbura, M., Parker, J.D., Fang-Sun, I., Wright, J., Wolf, A.T., Zimmerman, J.K., 2014. Comparative evolutionary diversity and phylogenetic structure across multiple forest dynamics plots: a mega-phylogeny approach. *Front. Genet.* 5, 1–14.
- Fabrika, M., Ďurský, J., 2005. *Stromové rastové simulátory.* EFRA, Zvolen.

- Fajardo, A., Gonzalez, M.E., 2009. Replacement patterns and species coexistence in an Andean Araucaria-Nothofagus forest. *J. Veg. Sci.* 20, 1176–1190.
- Falińska, K., 1991. Plant demography in vegetation succession. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Firm, D., Nagel, T.A., Diaci, J., 2009: Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *For. Ecol. Manage.* 257, 1893–1901.
- Fischer, A., Marshall, P., Camp, A., 2013. Disturbances in deciduous temperate forest ecosystems of the northern hemisphere: their effects on both recent and future forest development, *Biodivers. Conserv.* 22, 1863–1893.
- Forrester, D.I., 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *For. Ecol. Manage.* 312, 282–292.
- Foster, D.R., Knight, D.H., Franklin, J.F., 1998. Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems* 1, 497–510.
- Franklin, J.F., Spies, T.A., van Pelt, R., Carey, A.B., Thorburgh, D.A., Berg, D.R., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible, K., Chen, J., 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forest as an example. *For. Ecol. Manag.* 155, 399–423.
- Füldner, K., 1995: Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv* 66, 235–606.
- Gilbert, G. S., Webb, C. O., 2007. Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 4979–4983.
- Götmark, F., 2009. Experiments for alternative management of forest reserves: effects of partial cutting on stem growth and mortality of large oaks. *Can. J. For. Res.* 39, 1322–1330.
- Gove, J.H., Ducey, M.J., Leak, W.B., Zhang, L., 2008. Rotated sigmoid structures in managed uneven-aged northern hardwood stands: a look at the Burr Type III distribution. *Forestry* 81, 161–176.
- Graham, C.H., Fine, P.V.A., 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecol. Lett.* 11, 1265–1277.

- Gratzer, G., Canham, C., Dieckmann, U., Fischer, A., Iwasa, Y., Law, R., Lexer, M.J., Sandmann, H., Spies, T.A., Splechna, B.E., Szwagrzyk, J., 2004. Spatio-temporal development of forests – current trends in field methods and models. *Oikos* 107, 3–15.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C., 2010. Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos* 119, 475–484.
- Hamberg, L., Lehvavirta, S., Kotze, J., Heikkinen, J., 2015. Tree species composition affects the abundance of rowan (*Sorbus aucuparia* L.) in urban forests in Finland. *J. Environ. Manage.* 151, 369–377.
- Hao, Z., Zhang, J., Song, B., Ye, J., Li, B., 2007. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *For. Ecol. Manage.* 252, 1–11.
- Harja, D., Vincent, G., Mulia, R., van Noordwijk, M., 2012. Tree shape plasticity in relation to crown exposure. *Trees* 26, 1275–1285.
- Harmon, M., Franklin, J., Swanson, F., Sollins, P., Gregory, S., Lattin, J., Anderson, N., Cline, S., Aumen, N., Sedell, J., Lienkaemper, G., Cromack, K., Cummins, J., Cummins, K., 1986. Ecology of coarse dead wood in Temperate Ecosystems, *Adv. Ecol. Res.* 15, 133–302.
- Harmon, M.E., Fasth, B., Woodall, C.W., Sexton, J., 2013. Carbon concentration of standing and downed woody detritus: Effects of tree taxa, decay class, position, and tissue type. *For. Ecol. Manag.* 291, 259–267.
- Hein, S., Collet, C., Ammer, C., Le Goff, N., Skovsgaard, J.P., Savill, P., 2009. A review of growth and stand dynamics of *Acer pseudoplatanus* L. in Europe: implications for silviculture. *Forestry* 82, 361–385.
- Hermý, M., Verheyen, K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecol. Res.* 22, 361–371.
- Holeksa, J. 2001. Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwiss. Centralbl.* 120, 256–270.
- Holeksa, J., Saniga, M., Szwagrzyk, J., Czerniak, M., Staszyńska, K., Kapusta, P., 2009. A giant tree stand in the West Carpathians - an exception or a relic of formerly widespread mountain European forests? *For. Ecol. Manage.* 257, 1577–1585.

- Holeksa, J., Saniga, M., Szwagrzyk, J., Dziedzic, T., Ferenc, S., Wodka, M., 2007. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *Eur. J. Forest. Res.* 126, 303-313.
- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. System* 4, 1-24.
- Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* 15, 56-61.
- Hunziker, U., Brang, P., 2005. Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *For. Ecol. Manage.* 210, 67-79.
- Chapman, R.A., Heitzman, E., Shelton, M.G., 2006. Long-term changes in forest structure and species composition of an upland oak forest in Arkansas. *For. Ecol. Manag.* 236, 85-92.
- Chen, J.Q., Song, B., Rudnicki, M., Moeur, M., Bible, K., North, M., Shaw, D.C., Franklin, J.F., Braun, D.M., 2004. Spatial relationship of biomass and species distribution in an old-growth *Pseudotsuga-Tsuga* forest. *For. Sci.* 50, 364-375.
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Odor, P., Standovar, T., Rozenbergar, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrška, T., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *For. Ecol. Manage.* 210, 267-282.
- Christensen, M., Vesterdal, L., 2003. Physical and chemical properties of decaying beech wood in two Danish forest reserves. *The NatMan Projekt. Working Report* 25.
- Jacob, M., Leuschner, C., Thomas, F.M., 2010. Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. *Ann. For. Sci.* 67, 503-511.
- Jaehne, S.C., Dohrenbusch, A., 1997. Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstwiss. Centralbl.* 116, 333-345.
- Janda, P., Svoboda, M., Bače, R., Čada, V., Peck, E.P., 2014. Three hundred years of spatio-temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. *For. Ecol. Manage.* 330, 304-311.
- Janik, D., Adam, D., Hort, L., Král, K., Šamonil, P., Unar, P., Vrška, T., Horal, D., 2013. Spatiotemporal differences in tree spatial patterns between alluvial hardwood and mountain fir-beech forests: do characteristic patterns exist? *J. Veg. Sci.* 24, 1141-1153.

- Jarcuška, B., 2009. Growth, survival, density, biomass partitioning and morphological adaptations of natural regeneration in *Fagus sylvatica*. A review. *Dendrobiology* 61, 3–11.
- Jaworski, A., 1997. Karpackie lasy o charakterze pierwotnym i ich znaczenie w kształtowaniu proekologicznego modelu gospodarki leśnej w górach. *Sylvan* 141, 33–49.
- Jaworski, A., 2000. Zasady hodowli lasów górskich na podstawach ekologicznych. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa.
- Jaworski, A., Kołodziej, Zb., Porada, K., 2002. Structure and dynamics of stands of primeval character in selected areas of the Bieszczady National Park. *J. For. Sci.* 48, 185–201.
- Jaworski, A., Podlaski, R., 2007. Processes of loss, recruitment, and increment in stands of a primeval character in selected areas of the Pieniny National Park (southern Poland). *J. For. Sci.* 6, 278–289.
- Jonsson, B.G., Kruys, N., Ranius, T., 2005. Ecology of species living on dead wood — lesson for dead wood management. *Silva Fenn.* 39, 289–309.
- Keith, S.A., Newton, A.C., Morecroft, M.D., Bealey, C.E., Bullock, J.M., 2009. Taxonomic homogenization of woodland plant communities over 70 years. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 276, 3539–3544.
- Kenderes, K., Mihok, B., Standovar, T., 2008. Thirty years of gap dynamics in a Central European beech forest reserve. *Forestry* 81, 111–123.
- Klopčič, M., Bončina, A., 2011. Stand dynamics of silver fir (*Abies alba* Mill.)-European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests during the past century: a decline of silver fir? *Forestry* 84, 259–271.
- Kobe, R.K., 1997. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos* 80, 226–233.
- Kölling, C., 2007. Klimahüllen für 27 Waldbaumarten. *AFZ-DerWald.* 23, 1242–1245.
- Kolomyts, E., Sharaya, L., 2015. Quantitative assessment of functional stability of forest ecosystems. *Russ. J. Ecol.* 46, 117–127.
- Korpeľ, Š., 1978. Začiatkové fázy prirodzenej obnovy bukových porastov. *Vedecké práce Výskumného ústavu lesného hospodárstva vo Zvolene* 23, 109–141.
- Korpeľ, Š., 1982. Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. *Acta. Fac. For.* 24, 9–30.

- Korpeľ, Š., 1989. Pralesy Slovenska. Veda, Bratislava.
- Korpeľ, Š., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Korpeľ, Š., Saniga, M., 1993. Výberný hospodársky spôsob. VŠZ – lesnická fakulta Praha a Matice lesnická Písek, Praha.
- Košulič, M., 2010. Cesta k prírodě blízkeému hospodárskému lesu. FSC ČR, Brno.
- Kraigher, H., Jurc, D., Kalan, P., Kutnar, L., Levanic, T., Rupel, M., Smolej, I., 2002. Beech coarse woody debris characteristics in two virgin forest reserves in southern Slovenia. Zbornik gozdarstva lesarstva 69, 91–134.
- Král, K., Valtera, M., Janík, D., Šamonil, P., Vrška, T., 2014. Spatial variability of general stand characteristics in central European beech-dominated natural stands – Effects of scale. For. Ecol. Manage. 328, 353–364.
- Král, K., Vrška, T., Hort, L., Adam, D., Šamonil, P., 2010. Developmental phases in a temperate natural spruce-fir-beech forest: determination by a supervised classification method. Eur. J. Forest Res. 129, 339–351.
- Kucbel, S., Saniga, M., Jaloviar, P., Vencurik, J., 2012. Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the northwestern Carpathians: A 40-years perspective. For. Ecol. Manage. 264, 125–133.
- Kucbel, S., Vencurik, J., Jaloviar, P., Kuriš, P., 2008. Analýza štruktúry vo vysokohorskom ochrannom lese nízkých Tatier. Acta facultatis forestalis Zvolen – Slovakia 2, 57–65.
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepart, J., 2005. Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. Can. J. For. Res. 35, 1657–1668.
- Kunstler, G., Lavergne, S., Courbaud, B., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.M., Kattge, J., Coome, D.A., 2012. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. Ecol. Lett. 15, 831–840.
- Kupka, I., 2005. Základy pěstování lesa. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Lang, A.C., Haerdtle, W., Bruelheide, H., Geissler, C., Nadrowski, K., Schuldt, A., Yu, M., von Oheimb, G., 2010. Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical China. For. Ecol. Manage. 260, 1708–1715.

- Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A., 2012. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Eur. J. Forest Res.* 131, 773–786.
- Leak, W.B., 2002. Origin of sigmoid diameter distributions. Research Paper NE-718. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station. s. 10.
- Leibundgut, H., 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. *Schweiz. Z. Forstwesen* 110, 111–124.
- Leibundgut, H., 1993. Europäische Urwälder. Paul Haupt, Bern.
- Lepš, J., 1996. Biostatistika. Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R., Botkin, D.B., 2000. Indicators of biodiversity for ecological sustainable forest management. *Conserv. Biol.* 14, 941–950.
- Lindh, B.C., Muir, P.S., 2004. Understory vegetation in young Douglas-fir forests: does thinning help restore old-growth composition? *For. Ecol. Manage.* 192, 285–296.
- Lines, E.R., Coomes, D.A., Purves, D.W., 2010. Influences of forest structures, climate and species composition on tree mortality across the Eastern US. *PloS ONE* 5, 1–12.
- Lokvenc, T., 1992. Zalesňování Krkonoš. Správa KRNAP, Vrchlabí.
- Longuetaud, F., Piboule, A., Wernsdorfer, H., Collet, C., 2013. Crown plasticity reduces inter-tree competition in a mixed broadleaved forest. *Eur. J. For. Res.* 132, 621–634.
- Lorenz, M., 1995. International co-operative programme on assessment and monitoring of air pollution effects on forests – ICP forests. *Water Air Soil Poll.* 85, 1221–1226.
- Lorenz, M., Nagel, H.D., Granke, O., Kraft, P., 2006. Critical loads and their exceedances at intensive forest monitoring sites in Europe. *Environ. Pollut.* 155, 426–435.
- Lucas-Borja, M.E., Fonseca, T.F., Lousada, J.L., Silva-Santos, P., Garcia, E.M., Abellán, M.A., 2012. Natural regeneration of Spanish black pine [*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco] at contrasting altitudes in a Mediterranean mountain area. *Ecol. Res.* 27, 913–921.
- Madsen, P., Larsen, J.B., 1997. Natural regeneration of beech *Fagus sylvatica* L. with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. *For. Ecol. Manage.* 97, 95–105.

- Manabe, T., Nishimura, N., Miura, M., Yamamoto, S., 2000. Population structure and spatial patterns for trees in a temperate oldgrowth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecol.* 151, 181–197.
- Matuszkiewicz, J.M., Kowalska, A., Kozłowska, A., Roo-Zielińska, E., Solon, J., 2013. Differences in plant-species composition, richness and community structure in ancient and post-agricultural pine forests in central Poland. *For. Ecol. Manag.* 310, 567–576.
- Mazancourt, C., Isbell, F., Larocque, A., Berendse, F., Luca, E., Grace, J.B., Haegeman, B., Wayne, P.H., Roscher, C., Schmid, B., Tilman, D., Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B., Loreau, M., Hooper, D., 2013. Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecol. Lett.* 16, 617–625.
- Merino, A., Real, C., Alvarez-González, J.G., Rodríguez-Gutián, M.A., 2007. Forest structure and C stocks in natural *Fagus sylvatica* forest in southern Europe: The effects of past management. *For. Ecol. Manage.* 250, 206–214.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.C., Claveau, Y., Kelly, C., Lechowicz, M.J., 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29, 812–823.
- Meyer, P., Schmidt, M., 2011. Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *For. Ecol. Manage.* 261, 342–352.
- Meyer, P., Tabaku, V., Lüpke, B.v., 2003. Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder – Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. *Forstw. Cbl.* 122, 47–58.
- Míchal, I., 1992. *Obnova ekologické stability lesů*. Academia, Praha.
- Ministerstvo zemědělství České republiky, 2014. *Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2013*. Ministerstvo zemědělství České republiky, Praha.
- Mlinsek, D., 1967. Wachstum und Reaktionsfähigkeit der Urwaldbuchen auf der Balkanhalbinsel (Bosnien). *IUFRO-Kongress München IV*, s. 425–435.
- Motta, R., Nola, P., Piussi, P., 1999. Structure and stand development in three subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Panaveggio (Trento, Italy). *Global Ecol. Biogeogr.* 8, 455–471.



- Motta, R., Nola, P., Piussi, P., 2002. Long-term investigations in a strict forest reserve in the eastern Italian Alps: spatio-temporal origin and development in two multi-layered subalpine stands. *J. Ecol.* 90, 495–507.
- Muller, S.D., Nakagawa, T., de Beaulieu, J., Court-Picon, M., Carcaillet, C., Miramont, C., Roiron, P., Boutterin, C., Ali, A.A., Bruneton, H., 2007. Post-glacial migration of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the south-western Alps. *J. Biogeogr.* 34, 876–899.
- Musil, I., Hamerník, J., 2003. Jehličnaté dřeviny. *Lesnická dendrologie 1. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.*
- Musil, I., Hamerník, J., 2008. Jehličnaté dřeviny. *Academia, Praha.*
- Musil, I., Möllerová, J., 2005. Listnaté dřeviny. *Lesnická dendrologie 2. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.*
- Naaf, T., Wulf, M., 2010. Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biol. Conserv.* 143, 848–855.
- Nagel, T.A., Svoboda, M., Diaci, J., 2006. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *For. Ecol. Manage.* 226, 268–278.
- Nakashizuka, T., 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends. Ecol. Evol.* 16, 205–210.
- Neuhäuslová, Z., Blažková, D., Grulich, V., Husová, M., Chytrý, M., Jeník, J., Jirásek, J., Kolbek, J., Kropáč, Z., Ložek, V., Moravec, J., Prach, K., Rybníček, K., Rybníčková, E., Sádlo, J., 1998. Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Textová část. *Academia, Praha.*
- Nicolini, E., 2000. New observations on morphology of beech growth units (*Fagus sylvatica* L.) – shoot symmetry, reflection of tree vigor. *Can. J. Bot.* 78, 77–87.
- Nilsson, S.G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J.M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusiński, G., Ranius, T., 2002. Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manage.* 161, 189–204.
- Novák, J., Dušek, D., Slodičák, M., 2015. Thinning in artificially regenerated young beech stands. *Lesnícky časopis – Forestry Journal* 61, 232–239.

- Nunes, L., Lopes, D., Rego, F.C., Gower, S.T., 2013. Aboveground biomass and net primary production of pine, oak and mixed pine–oak forests on the Vila Real district, Portugal. *For. Ecol. Manag.* 305, 38–47.
- Olesen, C.R., Madsen, P., 2008. The impact of roe deer (*Capreolus capreolus*), seedbed, light and seed fall on natural beech (*Fagus sylvatica*) regeneration. *For. Ecol. Manage.* 255, 3962–3972.
- Oliver, C., Larson, B.C., 1996. *Forest stand dynamics*. John Wiley & Sons, New York.
- Otto, H.J., 1994. *Waldökologie*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Packer, A., Clay, K., 2003. Soil pathogens and *Prunus serotina* seedling and sapling growth near conspecific trees. *Ecology* 84, 108–119.
- Paffetti, D., Travaglini, D., Buonamici, A., Nocentini, S., Vendramin, G.G., Giannini, R., Vettori, C., 2012. The influence of forest management on beech (*Fagus sylvatica* L.) stand structure and genetic diversity. *For. Ecol. Manage.* 284, 34–44.
- Paluch, J.G., 2007. The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.) – silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: A patch mosaic perspective. *For. Ecol. Manag.* 253, 161–170.
- Paluch, J.G., Jastrzębski, R., 2013. Natural regeneration of shade-tolerant *Abies alba* Mill. in gradients of stand species compositions: Limitation by seed availability or safe microsites? *For. Ecol. Manag.* 307, 322–332.
- Paoletti, E., Schaub, M., Matyssek, R., Wieser, G., Augustaitis, A., Bastrup-Birk, A.M., Bytnerowicz, A., Günthardt-Goerg, M.S., Müller-Starck, G., Serengil, Y., 2010. Advances of air pollution science: From forest decline to multiple-stress effects on forest ecosystem services. *Environ. Pollut.* 158, 1986–1989.
- Papaik, M.J., Canham, C.D., 2006. Multi-model analysis of tree competition along environmental gradients in southern New England forests. *Ecol. Appl.* 16, 1880–1892.
- Pesonen, A., Leino, O., Maltamo, M., Kangas, A., 2009. Comparison of field sampling methods for assessing coarse woody debris and use of airborne laser scanning as auxiliary information. *For. Ecol. Manage.* 257, 1532–1541.
- Petráš, R., Pajtík, J., 1991. Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis* 37, 49–56.

- Petritan, A.M., Biris, I.A., Merce, O., Turcu, D.O., Petritan, I.C., 2012. Structure and diversity of a natural temperate sessile oak (*Quercus petraea* L.) – European Beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. *For. Ecol. Manag.* 280, 140–149.
- Petritan, I.O., Commarmot, B., Hobi, M.L., Petritan, A.M., Bigler, C., Abrudan, I.V., Rigling, A., 2015. Structural patterns of beech and silver fir suggest stability and resilience of the virgin forest Sinca in the Southern Carpathians, Romania. *For. Ecol. Manage.* 356, 184–195.
- Pielou, E.C., 1975. *Ecological diversity*. Wiley, New York.
- Piovesan, G., Bernabei, M., Di Filippo, A., Romagnoli, M., Schirone, B., 2003. A longterm tree ring beech chronology from a high-elevation old-growth forest of Central Italy. *Dendrochronologia* 21, 13–22.
- Piovesan, G., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Biondi, F., Schirone, B., 2005. Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines. *J. Veg. Sci.* 16, 13–28,
- Plíva, K., Žlábek, I., 1986. *Přírodní lesní oblasti ČR*. SZN, Praha
- Podlaski, R., 2004. A development cycle of the forest with fir (*Abies alba* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) in its species composition in the Świątokrzyski National Park. *J. For. Sci.* 50, 55–66.
- Podlaski, R., 2006. Suitability of the selected statistical distributions for fitting diameter data in distinguished development stages and phases of near-natural mixed forests in the Swietokrzyski National Park (Poland). *For. Ecol. Manag.* 236, 393–402.
- Podlaski, R., 2010. Diversity of patch structure in Central European forests: are tree diameter distributions in near-natural multilayered *Abies–Fagus* stands heterogeneous? *Ecol. Res.* 25, 599–608.
- Podrázský, V., 1999. *Ekologie lesa I. – Dynamika a management lesních ekosystémů*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Poleno, Z., (1997): *Trvalé udržitelné obhospodařování lesů*. Ministerstvo zemědělství České republiky, Praha.

- Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Mikeska, M., Kobliha, J., Bílek, L., 2007a. Pěstování lesů I. Ekologické základy pěstování lesů. Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Mikeska, M., Kobliha, J., Bílek, L., 2007b. Pěstování lesů II. Teoretická východiska pěstování lesů. Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Štefančík, I., Mikeska, M., Kobliha, J., Kupka, I., Malík, V., Turčáni, M., Dvořák, J., Zatloukal, V., Bílek, L., Baláš, M., Simon, J., 2009. Pěstování lesů III. Praktické postupy pěstování lesů. Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- Poljanec, A., Ficko, A., Boncina, A., 2010. Spatiotemporal dynamic of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in Slovenia, 1970–2005. *For. Ecol. Manage.* 259, 2183–2190.
- Pommerening, A., 2002. Approaches to quantifying forest structures. *Forestry* 75, 305–324.
- Pontailleur, J.Y., Faille, A., Lemee, G., 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *For. Ecol. Manage.* 98, 1–15.
- Pretzsch, H., 2006. Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. *Allg. Forstzeitschrift/Der Wald* 61, 1158–1159.
- Pretzsch, H., Schütze, G., 2009. Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *Eur. J. Forest Res.* 128, 183–204.
- Provendier, D., Balandier, P., 2008. Compared effects of competition by grasses (*Graminoids*) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). *Ann. For. Sci.* 65, 1–9.
- Průša, E., 1990. Přírozené lesy České republiky. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- Randuška, R., Vorel, J., Plíva, K., 1986. Fytocenológia a lesnícka typológia. Príroda, Bratislava.
- Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J. Agric. Res.* 46, 627–638.
- Ripley, B.D., 1977. Modelling spatial patterns. *J. R. Stat. Soc. Series B Stat. Methodol.* 39, 172–212.

- Ripley, B.D., 1981. Spatial statistics., John Wiley & Sons, New York.
- Robakowski, P., Wyka, T., Samardakiewicz, S., Kierzkowski, D., 2004. Growth, photosynthesis, and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings under different canopies. For. Ecol. Manage. 201, 211–227.
- Rohner, B., Bigler, C., Wunder, J., Brang, P., Bugmann, H., 2012. Fifty years of natural succession in Swiss forest reserves: changes in stand structure and mortality rates of oak and beech. J. Veg. Sci. 23, 892–905.
- Rooney, T.P., 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. Forestry 74, 201–208.
- Rozenbergar, D., Diaci, J., 2014. Architecture of *Fagus sylvatica* regeneration improves over time in mixed old-growth and managed forests. For. Ecol. Manage. 318, 334–340.
- Rubin, B.D., Manion, P.D., Faber-Langendoen, D., 2006. Diameter distributions and structural sustainability in forests. For. Ecol. Manage. 222, 427–438.
- Rugani, T., Diaci, J., Hladnik, D., 2013. Gap Dynamics and Structure of Two Old-Growth Beech Forest Remnants in Slovenia. PLoS ONE 8, 1–13.
- Rusanen, M., Myking, T., 2003. EUFORGEN technical guidelines for genetic conservation and use for Sycamore (*Acer pseudoplatanus*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome.
- Sage, Jr., R.W., Porter, W.F., Underwood, H.B., 2003. Windows of opportunity: Whitetailed deer and the dynamics of northern hardwood forests in the northeastern US. J. Nat. Conserv. 10, 213–220.
- Saniga, M., Balanda, M., 2008. Dynamics of tree species composition and characteristics of available space utilization in the natural forest of the National Nature Reserve Hroncokovský Grún. J. For. Sci. 54, 497–508.
- Saniga, M., Schütz, J.P., 2001. Dynamik des Totholzes in zwei gemischten Urwäldern der Westkarpaten im pflanzengeographischen Bereich der Tannen Buchen und der Buchenwälder in verschiedenen Entwicklungsstadien. Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen 152, 407–416.

- Schröter, M., Haerdtle, W., von Oheimb, G., 2012. Crown plasticity and neighborhood interactions of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in an oldgrowth forest. *Eur. J. For. Res.* 131, 787–798.
- Silvertown, J., 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol. Evol.* 19, 605–611.
- Slodičák, M., Novák, J., 2000. Režimy výchovy smrkových porostů v imisní oblasti Orlických hor. In: Slodičák (Eds.), *Lesnické hospodaření v imisní oblasti Orlických hor. Sborník referátů z celostátního semináře. Opočno, 31.8. – 1.9. 2000. VÚLHM – Výzkumná stanice, Opočno*, s. 141–150.
- Snyder, R.E., Chesson, P., 2004. How the spatial scales of dispersal, competition, and environmental heterogeneity interact to affect co-existence. *Am. Natur.* 164, 633–650.
- Spetich, A.M., Liechty, H.O., Stanturf, J.A., Marion, D.A., Luckow, K., Meier, C.E., Guldin, J.M. 2002. Coarse woody debris of a prerestoration shortleaf pinebluestem forest. In *Proceedings of the eleventh biennial southern silvicultural research conference. Gen. Tech. Rep. SRS-48. Asheville, NC: US Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station.*
- Spiecker, H., 2003. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *J. Environ. Manage.* 67, 55–65.
- Spiecker, H., Hein, S., Makkonen-Spiecker, K., Thies, M. (Eds). 2008. Valuable broadleaved forests in Europe. *EFI Research-Report, European Forest Institute, Joensuu.*
- Splechtna, B.E., Gratzner, G., Black, B.A., 2005. Disturbance history of a European oldgrowth mixed-species forest – a spatial dendro-ecological analysis. *J. Veg. Sci.* 16, 511–522.
- Standovar, T., Kenderes, K., 2003. A review on natural stand dynamics in beechwoods of East Central Europe. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 1, 19–46.
- Stoiculescu, C., 2001, Répartition territoriale des forêts vierges. In: Giurgiu, V., Donita, N., Bandiu, C., Radu, S., Cenusa, R., Dissescu, R., Stoiculescu, C., Biris, I.A. (Eds.), *Les forêts vierges de Roumanie. Forêt wallonne. Louvain-la-Neuve*, s. 85–94.
- Stoyan, D., Stoyan, H., 1992. *Fraktale Formen und Punktfelder: Methoden der Geometrie-Statistik.* Akademie verlag GmbH, Berlin.
- Stoyko, S.M., Tasenkevych, L.O., 1982. *Flora i roslynnist' Karpats'koho zapovidnyka.* Naukova dumka, Kyjev.

- Svoboda, M., Zenáhlíková, J., 2009. Historický vývoj a současný stav lesa v NP Šumava kolem „Kalamitní svážnice“ v oblasti Trojmezí. Příroda 28, 71-122.
- Sýkora, B., Holubec, B., Novotná, L., Sýkora, B., Bruník, J., 1983. Krkonošský národní park, Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- Szmyt, J., Dobrowolska, D., 2016. Spatial diversity of forest regeneration after catastrophic wind in northeastern Poland. iForest 9, 414–421.
- Szwagrzyk, J., Szewczyk, J., 2008. Is natural regeneration of forest stands a continuous process? A case study of an old-growth forest of the Western Carpathians. Pol. J. Ecol. 56, 623–634.
- Szwagrzyk, J., Szewczyk, J., Bodziarczyk, J., 2001. Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival. For. Ecol. Manage. 141, 237–250.
- Szwagrzyk, J., Szewczyk, J., Maciejewski, Z., 2012. Shade-tolerant tree species from temperate forests differ in their competitive abilities: A case study from Roztocze, south-eastern Poland. For. Ecol. Manage. 282, 28–35.
- Šamonil, P., Antolik, L., Svoboda, M., Adam, D., 2009. Dynamics of windthrow events in a natural fir–beech forest in the Carpathian mountains. For. Ecol. Manage. 257, 1148–1156.
- Šamonil, P., Vrška, T., 2007. Trends and cyclical changes in natural fir-beech forest at the north-western edge of the Carpathians. Folia Geobot. 42, 337–361.
- Šebková, B., Šamonil, P., Janík, D., Adam, D., Král, K., Vrška, T., Hort, L., Unar, P., 2011. Spatial and volume patterns of an unmanaged submontane mixed forest in Central Europe: 160 years of spontaneous dynamics. Forest Ecol. Manag. 262, 873–885.
- Špulák, O., 2008. Natural regeneration of beech and competition from weed in the summit part of the Jizerské hory Mts. (Czech Republic). Austrian J. For. Sci. 125, 79–88.
- Štefančík, I., Vacek, S., Podrázský, V., Klouček, T., 2014. Dopad výchovy na kvantitativnu produkciu bukovej (*Fagus sylvatica* L.) žrdkoviny v oblasti Vinohralských vrchov (Slovensko). Zprávy lesnického výzkumu 59, 198–204.
- Štícha, V., Kupka, I., Zahradník, D., Vacek, S., 2010. Influence of micro-relief and weed competition on natural regeneration of mountain forests in the Šumava Mountains. J. For. Sci. 56, 218–224.

- Tabaku, V., 2000. Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und Wirtschaftswäldern. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- Taylor, S.L., Maclean, D.A., 2007. Dead wood dynamics in declining balsam fir and spruce stands in New Brunswick, Canada. *Can. J. For. Res.* 37, 750–762.
- ter Braak C.J.F., Šmilauer P., 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca.
- Topoliantz, S., Ponge, J.F., 2000. Influence of site conditions on the survival and growth of *Fagus sylvatica* seedlings in an old-growth beech forest. *J. Veg. Sci.* 11, 396–374.
- Topp, W., Kappesa, H., Kulfan, J., Zach, P., 2006. Distribution pattern of woodlice (*Isopoda*) and millipedes (*Diplopoda*) in four primeval forests of the western Carpathians (Central Slovakia). *Soil Biol. Biochem.* 38, 43–50.
- Trenberth, K.E., 1990. Recent observed interdecadal climate changes in the northern hemisphere. *Bull. Am. Meteor. Soc.* 71, 988–993.
- Trotsiuk, V., Hobi, M.L., Commarmot, B., 2012. Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). *For. Ecol. Manage.* 265, 181–190.
- Tufekcioglu, A., Guner, S., Tilki, F., 2005. Thinning effects on production, root biomass and some soil properties in a young oriental beech stand in Artvin, Turkey. *J. Environ. Biol.* 26, 91–95.
- Úradníček, L., Maděra, P., Tichá, S., Koblížek, J., 2009. Dřeviny České republiky. Lesnická práce s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- Vacek, S., 1981. Vyhledky na úspěch přirozené obnovy v ochranných horských lesích Krkonoš. *Lesnická práce* 60, 118–124.
- Vacek, S., 1990. Analýza autochtonních smrkových populací na Strmé stráni v Krkonoších. *Opera Corcontica* 27, 59-103.
- Vacek, S., Balcar, Z., Jurásek, A., 1984. Struktura původních bučin ve východních Krkonoších. *Lesnictví* 30, 767-782.
- Vacek, S., Bílek, L., Schwarz, O., Hejčmanová, P., Mikeska, M., 2013b. Effect of Air Pollution on the Health Status of Spruce Stands. *Mt. Res. Dev.* 31, 40–50.



- Vacek, S., Jurásek, A., 1985. Olistění jako kritérium hodnocení zdravotního stavu bukových porostů pod vlivem imisí. *Lesnictví* 31, 212–223.
- Vacek, S., Krejčí, F., Matějka, K., Podrázský, V., Remeš, J., Ulbrichová, I., Zatloukal, V., Simon, J., Minx, T., Jankovský, L., Turčány, M., Lepšová, A., Starý, J., Viewegh, J., Bednařík, J., Malík, K., Bílek, L., Štícha, V., Semelová, V., Mikeska, M., Prausová, R., Ešnerová, J., Mánek, J., Kučera, A., Vojtěch, O., Jakuš, R., Kozel, J., Malík, V., Vojtíšek, R., Baláš, M., 2009b. Lesní ekosystémy v Národním parku Šumava. *Lesnická práce*, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- Vacek, S., Matějka, K., 2010. State and development of phytocenoses on research plots in the Krkonoše Mts. forest stands. *J. For. Sci.* 56, 505–517.
- Vacek, S., Moucha, P., Bílek, L., Mikeska, M., Remeš, J., Simon, J., Hynek, V., Šrůtka, P., Schwarz, O., Mánek, J., Baláš, M., Dort, M., Podrázský, V., Hejman, M., Hejmanová, P., Málková, J., Stonawski, J., Bednařík, J., Vacek, Z., Malík, K., Štícha, V., Bulušek, D., 2012a. Péče o lesní ekosystémy v chráněných územích ČR, Ministerstvo životního prostředí ČR, Praha.
- Vacek, S., Schwarz, O., Mikeska, M., Hušek, J., Bílek, L., Vacek, Z., Baláš, M., Bulušek, D., Hejmanová, P., Štícha, V., Anděl, P., Minx, A., Haniš, J., 2012b. Východiska ekologicky orientovaného managementu lesních ekosystémů v CHKO Jizerské hory a Krkonošském národním parku. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Vacek, S., Simon, J., Remeš, J., Podrázský, V., Minx, T., Mikeska, M., Malík, V., Jankovský, L., Turčány, M., Jakuš, R., Schwarz, O., Kozel, J., Valenta, M., Lička, D., Hlásný, T., Zúbrik, M., Krejčí, F., Třešňák, J., Hofmeister, Š., 2007. Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů, *Lesnická práce*, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- Vacek, S., Vacek, Z., Bílek, L., Hejmanová, P., Štícha, V., Remeš, J., 2015. The dynamics and structure of dead wood in natural spruce-beech forest stand – a 40 year case study in the Krkonoše National Park. *Dendrobiology* 73, 21–32.
- Vacek, S., Vacek, Z., Schwarz, O., Raj, A., Bílek, L., Nosková, I., Balcar, Z., Zahradník, D., Baláš, M., Bednařík, J., Mikeska, M., Simon, J., Minx, T., Matějka, K., 2010. Struktura a vývoj lesních porostů na výzkumných plochách v národních parcích Krkonoš. *Lesnická práce*, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.

- Vacek, S., Vacek, Z., Schwarz, O., Raj, A., Nosková, I., Balcar, Z., Bulušek, D., Bartošík, Z., Rolínková, V., Hirschová, E., Zahradník, D., Mikeska, M., Hynek, V., Baláš, M., Bílek, L., Malík, V., Šolc, R., Bednařík, J., 2009a. Obnova lesních porostů na výzkumných plochách v národních parcích Krkonoš. Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- Vacek, S., Vašina, V., Mareš, V., 1987. Analýza autochtonních bukových porostů na SPR V Bažinkách. Opera Corcontica 24, 95–132.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Král, J., Remeš, J., Bulušek, D., Králíček, I., 2014. Ungulate Impact on Natural Regeneration in Spruce-Beech-Fir Stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlické Hory Mountains, Case Study from Central Sudetes. Forests, 5, 2929–2946.
- Vacek, Z., Vacek, S., Remeš, J., Štefančík, I., Bulušek, D., Bílek, L., 2013. Struktura a vývoj lesních porostů v NPR Trčkov–CHKO Orlické hory, Česká republika. Lesnícky časopis – Forestry Journal, 59, 249–264.
- van Andel, J., Aronson, J., 2012. Getting started. In: van Andel, J., Aronson, J. (Eds.) Restoration ecology: the new frontier, 2nd edn. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, s. 103–114.
- van Couwenberghe, R., Gégout, J-C., Lacombe E., Collet, C., 2013. Light and competition gradients fail to explain the coexistence of shade-tolerant *Fagus sylvatica* and shade-intermediate *Quercus petraea* seedlings. Ann. Bot. 112, 1421–1430.
- van Wirdum, G., 1991. Vegetation and hydrology of floating richfens. Datawyse, Maastricht.
- Venier, I.D., Thompson, R., Fleming, J., 2014. Effects of natural resource development on the terrestrial biodiversity of Canadian boreal forests. Environ. Rev. 22, 457–490.
- Vodde, F., Jögiste, K., Gruson, L., Ilisson, T., Köster, K., Stanturf, J., 2010. Regeneration in windthrow areas in hemiboreal forests: the influence of microsite on the height growths of different tree species. J. For. Res. 15, 55–64.
- Volařík, D., Hédl, R., 2013. Expansion to abandoned agricultural land forms an integral part of silver fir dynamics. For. Ecol. Manage. 292, 39–48.
- von Oheimb, G., Westphal, C., Tempel, H., Härdtle, W., 2005. Structural pattern of a near-natural beech (*Fagus sylvatica*) forest (Serrahn, northeast Germany). For. Ecol. Manage. 212, 253–263.

- Vrška, T., Hort, L., Odehnalová, P., Adam, D., Horal, D., 2006. Developmental dynamics of virgin forest reserves in the Czech Republic 11-Floodplain forests (Cahnov-Soutok, Jiřina, Ranšpurk). Academia, Praha.
- Wagner, S., Collet, C., Madsen, P., Nakashizuka, T., Nyland, R.D., Sagheb-Talebi, K., 2010. Beech regeneration research: from ecological to silvicultural aspects. *For. Ecol. Manage.* 259, 2172–2182.
- Wang, X., Hao, Z., Zhang, J., Lian, J., Li, B., Ye, J., Yao, X., 2009. Tree size distributions in an old-growth temperate forest. *Oikos* 118, 25–36.
- Ward, J.S., Parker, G.R., Ferrandino, F.J., 1996. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecol. Manag.* 83, 189–202.
- Westphal, C., Tremer, N., von Oheimb, G., Hansen, J., von Gadow, K., Härdtle, W., 2006. Is the reverse J-shaped diameter distribution universally applicable in European virgin beech forests? *For. Ecol. Manage.* 223, 75–83.
- Wijdeven, S.M.J., 2004. Stand dynamics in Fontainebleau. Dynamics in beech forest structure and composition over 17 years in La Tillaie forest reserve, Fontainebleau, France. Green World Research, Alterra.
- Wilson, J.B., 2011. The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *J. Veg. Sci.* 22, 184–195.
- Yatskov, M., Harmon, M.E., Krankina, O.N., 2003. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. *Can. J. For. Res.* 33, 1211–1226.
- Zeibig, A., Diaci, J., Wagner, S., 2005. Gap disturbance patterns of a *Fagus sylvatica* virgin forest remnant in the mountain vegetation belt of Slovenia. *For. Snow Landscape Res.* 79, 69–80.
- Zenner, E.K., 2005. Development of tree size distributions in douglas-fir forests under differing disturbance regimes. *Ecol. Appl.* 15, 701–714.
- Zielonka, T., 2006. Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine spruce forests of the western Carpathians, Poland. *Can. J. For. Res.* 36, 2614–2622.
- Zielonka, T., Piątek, G., 2004. The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecol.* 172, 63–72.
- Zlatník, A., 1953. *Fytocenologie lesa – část I. – všeobecná.* SPN, Praha.