

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ

Katedra pěstování lesů



Přirozený vývoj horských lesů po rozsáhlých disturbancích

The natural development of mountain forests after large disturbances

Disertační práce

Obor: Pěstování lesa

Školitel: doc. Ing. Miroslav Svoboda, PhD.

Vypracoval: Jitka Zenáhlíková

Praha 2012

Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma

Přirozený vývoj horských lesů po rozsáhlých disturbancích

vypracovala samostatně pod vedením doc. Ing. Miroslava Svobody, PhD. s využitím citované literatury na Katedře pěstování lesů, Fakulty lesnické a dřevařské, České zemědělské univerzity v Praze. Souhlasím s případným zapůjčením práce pro studijní a vědecké účely.

V Praze dne 7. 5. 2012

podpis studenta

Poděkování:

Touto cestou bych chtěla vyjádřit velké poděkování všem, kteří mi během studia a psaní práce pomáhali. Největší dík patří mému školiteli doc. Ing. Miroslav Svoboda, PhD. za odbornou pomoc a cenné rady během vzniku této disertační práce. Předal mi mnoho cenných vědomostí a zkušeností, pomohl s organizací prací i při náročném sběru dat v terénu. Dále děkuji kolegům doktorandům, zejména Radkovi Bačemu za cenné rady a připomínky, a studentům Tomáši Třeskému, Ondřeji Zikmundovi za pomoc při sběru dat. Za pomoc při sběru dat a její organizaci děkuji také kolektivu z Botanického ústavu AV ČR z oddělení Laboratoř GIS a DPZ v čele s Ing. Janem Wildem, PhD. Obzvláště velký dík patří Jaroslavu Červenkovi, který mi byl velkou oporou při psaní práce, pomocníkem při sběru dat a finální úpravě práce. Velké poděkování patří celé mé rodině, která mi vždy poskytla láskyplné zázemí.

Přirozený vývoj horských lesů po rozsáhlých disturbancích

The natural development of mountain forests after large disturbances

*“Příroda je stále otevřená kniha a jen
v ní opravdu stojí za to číst.”*

Antonio Gaudí y Cornet

Abstrakt: V porostech horských smrkových lesů na území NP Šumava byla zkoumána dynamika přirozené obnovy po velkoplošné disturbanci. Jednalo se o porosty odumřelé vlivem působení lýkožrouta smrkového. Výzkum probíhal na deseti plochách 50 x 50 m v porostech čerstvě odumřelých a dále na devíti plochách 40 x 40 m, které odumřeli již před více než deseti lety. Na základě změn početnosti obnovy a jejich charakteristik byl vyhodnocen vliv disturbancí na obnovu lesa a vliv mikrostanoviště výskytu jedinců na jejich uchycení, odrůstání a přežívání. V porostech se nacházelo dostatečné množství přirození obnovy, která se nejvíce vyskytovala na mikrostanovišti tlející dřevo a pata stromu. Mortalita zmlazení se lišila podle výšky, věku i mikrostanoviště jedinců. S rostoucí výškou klesala. U zmlazení do 10 cm byla v prvním roce po odumření porostu meziroční mortalita 66 % na Trojmezí a 35 % na Březníku. U zmlazení nad 10 cm nepřesahovala 10 %. Největší ztráty byly u jednoletých semenáčků, kde došlo k úbytku až o 95 %. Nejlépe přežívali jedinci na starém tlejícím dřevě, zejména na pahýlech, kde byla hustota zmlazení největší. Banka zmlazení v porostech deset let po odumření tvořila 34 %. Nejvíce se tyto jedinci nacházeli na tlejícím dřevě. Výsledky poukazují na význam tlejícího dřeva pro úspěšnou obnovu lesů po velkoplošných disturbancích. Zajišťuje přítomnost banky zmlazení ještě před rozpadem porostů a urychluje tím tak obnovu porostů a zaručuje kontinuitu vývoje lesa v případě narušení.

Klíčová slova: přirozená obnova, mortalita zmlazení, mikrostanoviště výskytu, lýkožrout smrkový

Abstract: The dynamic of natural regeneration after large disturbances was studied in mountain spruce forest in NP Šumava. This stands died because of bark beetle outbreak. The research was carried out on ten plots 50 x 50 m in newly dead forest and on nine plots 40 x 40 m in forest more than ten years after mother stand dieback. Base on changes in regeneration density and their characteristics the influence of disturbances on forest regeneration and particularly the influence of microsite on regeneration establishment, growth and survival was evaluated. There were a sufficient amount of regeneration growing on microsite dead wood and tree foot. The mortality differed according to regeneration height, age and microsite. With growing height of individuals the mortality decreased. For regeneration up to 10 cm in the first year after mother stand die back was the annual mortality 66 % in Trojmezí and 35 % in Březník area. For regeneration above 10 cm didn't exceed 10 %. The largest decline was for one-year seedlings (up to 95 %). The best survival of regeneration was on decaying wood, especially on stumps, where the regeneration density was highest. The advanced regeneration in forest stands ten years after die back accounted for 34 %. Most of these individuals grew on dead wood. The results highlight the importance of dead wood for successful regeneration after large disturbances. Provides the presence of advanced regeneration before breaking up, speeds up the forest recovery and ensures the continuity of forest development in case of disturbance.

Key words: natural regeneration, regeneration mortality, microsite, bark beetle

OBSAH

1. ÚVOD	7
2. LITERÁRNÍ REŠERŠE	9
2.1. Disturbance	9
2.2. Přirozená obnova	9
2.2.1. Mikrostanoviště výskytu přirozené obnovy.....	10
2.2.2. Vývoj přirozené obnovy po velkoplošných disturbancích	10
2.2.3. Faktory ovlivňující přirozenou obnovu	12
2.2.4. Banka zmlazení.....	23
2.2.5. Populační dynamika přirozené obnovy	23
3. CÍLE PRÁCE	26
4. METODIKA	27
4.1. Lokalita a přírodní podmínky zájmového území.....	27
4.1.1. Historický vývoj zájmové oblasti	28
4.2. Sběr dat	29
4.3. Zpracování dat	32
5. LITERATURA	35
6. VÝSLEDKY	44
6.1. ZENÁHLÍKOVÁ J., SVOBODA M., WILD J., 2010: Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava. <i>Silva Gabreta</i> , vol. 17 (1): 37 – 54.....	45
6.2. ZENÁHLÍKOVÁ J., SVOBODA M., WILD J., 2011: The regeneration pattern of mountain spruce forest ten years following stand replacing disturbance in Bohemian Forest NP, Czech Republic. In prep.	66
6.3. ZENÁHLÍKOVÁ J., SVOBODA M., WILD J., 2012: Dynamika přirozené obnovy horských lesů bezprostředně po odumření mateřských porostů vlivem působení lýkožrouta smrkového. In prep.	87
6.4. SVOBODA M., FRAVER S., JANDA P., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J., 2010: Natural development and regeneration of a Central European mountain spruce forest. <i>Forest Ecology and Management</i> , 260: 707-714.	106
7. OBECNÉ ZÁVĚRY	115
8. PŘÍLOHY	120

Členění práce

Tato práce se skládá z dvou hlavních částí – z literárního rozboru problematiky a vlastních výsledků. Po úvodní kapitole následuje literární rešerše s rozbohem problematiky obnovy horských smrkových lesů. Na literární rozbor navazuje metodika sběru a analýzy dat. Třetí kapitolu tvoří cíle práce a následný seznam použité literatury v literární rešerši a metodice práce. Druhá část je zahájena kapitolou č. 6, kde jsou shrnuty výsledky celé práce. Výsledky jsou prezentovány formou vědeckých článků, z nichž dva již byly publikovány v odborných periodikách a dva jsou ve formě manuskriptu. První článek pod názvem „Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezné v Národním parku Šumava“ přináší první výsledky ze sledování dynamiky přirozeného zmlazení na lokalitě Trojmezná. Druhý článek „The regeneration pattern of mountain spruce forest ten years following stand replacing disturbance in Bohemian“ shrnuje stav porostů a obnovy více než deset let po odumření mateřského porostu v lesích v okolí Březníku. Důraz je kladen na význam banky zmlazení přítomné v porostu ještě před rozpadem na jeho následující vývoj. Třetí článek „Dynamika přirozené obnovy horských lesů bezprostředně po odumření mateřských porostů vlivem působení lýkožrouta smrkového“ shrnuje sledování dynamiky obnovy během tří let na lokalitě Březník. Hlavním tématem tohoto příspěvku je mortalita zmlazení a faktory, které ji ovlivňují. Čtvrtý článek „Natural development and regeneration of a Central European mountain spruce forest“ popisuje historický vývoj a charakter porostů na Trojmezné, v kterých probíhal výzkum dynamiky zmlazení po disturbanci.

1. ÚVOD

Horské smrkové lesy plošně zauímají jen malé procento území našeho státu. Přesto patří k významným ekosystémům a jejich význam není možné podceňovat. Tyto lesy vyšších horských poloh mají především funkci ochrannou, ať už jsou na území národních parků či nikoliv. Evropské horské smrkové lesy se vyvíjejí v těžkých horských přírodních podmínkách s nízkými teplotami, silnými větry a značným množstvím sněhových srážek. Druhové složení těchto porostů je velmi jednoduché, hlavní dřevinou je smrk ztepilý (*Picea abies*) s malou příměsí jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*). Pro tento typ lesa jsou disturbance představované silnými větry a napadením hmyzem relativně časté (Holeksa & Cybulski 2001, Kulakowski & Bebi 2004). Tato narušení jsou přirozenou součástí lesních ekosystémů (Frelich 2002), významně ovlivňují jejich dynamiku a strukturu (Fischer et al. 2002, Kulakowski & Bebi 2004, Holeksa et al. 2007) a umožňují vytvoření podmínek pro nástup nové generace lesa (Kulakowski & Bebi 2004). Intenzita, frekvence a prostorové uspořádání režimu disturbance v lese značně ovlivňuje dynamiku obnovy (Coates 2000, Takahashi et al. 2001).

Za mortalitu *P. abies* v horských lesích je zodpovědno mnoho faktorů. Nejdůležitější jsou vítr a sníh způsobující vyvrácení a zlomy kmenů. Dalšími příčinami úmrtí jsou houbové patogeny a gradace podkorního hmyzu, které vedou k formování stojících souší (Zielonka 2006b). Důležitým faktorem způsobujícím odumírání stromů je vedle těchto biologických faktorů kompetice o světlo (Holeksa 2001). Všechny tyto faktory však většinou vedou k odumření jen jednotlivých stromů nebo menších skupinek. K odumření velkých částí nebo celých porostů dochází po velkých disturbancech. Nejvýznamnější rozsáhlé disturbance vyskytující se na území naší republiky a ovlivňující vývoj našich lesů představují větrné smrště a přemnožení lýkožrouta smrkového (Dobrovolný & Brázdil 2003, Svoboda et al. 2010). Poslední studie ukazují, že silné bořivé větry nejsou výjimečnou událostí a jejich relativně častý výskyt (i na území ČR) je dokumentován minimálně v posledních 500 letech (Dobrovolný & Brázdil 2003). Naposledy zasáhl naše území v roce 2007 orkán Kyrill a v posledních letech dochází také velmi často k přemnožení lýkožrouta smrkového nejen v horských lesích naší republiky. Je tedy velmi pravděpodobné, že podobné disturbance se budou vyskytovat i nadále a lesní porosty jimi budou, díky dlouhé periodě jejich vývoje, opakovaně ovlivňovány (Kulakowski & Bebi 2004).

Moderní ekosystémový management vychází z názoru, že ekosystémy nejsou statické, ale že změna je jejich přirozenou a neoddelitelnou součástí (Kulakowski & Bebi 2004).

Spouštěcím mechanismem pro tyto náhlé změny v ekosystému jsou právě distrubance (Frelich 2002), které ovlivňují strukturu a skladbu lesních porostů.

Lýkožrout smrkový a smrk ztepilý mají dlouhou společnou historii vývoje. Koadaptace, jako výsledek interakcí mezi broukem a jeho hostitelem, jsou patrné ve fyziologii obou druhů. Tento brouk se ve smrkových porostech vyskytuje běžně v tzv. základním stavu, kdy zpravidla nedochází k vytváření ohnisek žíru a odumírá jen několik málo jedinců. Ke kurovcové gradaci dochází při vhodných klimatických podmínkách (teplá a suchá léta) nebo při oslabení porostů jinými druhy narušení. Disturbance v podobě přemnožení lýkožrouta smrkového jsou často spojeny s jinými disturbancemi (Kulakowski & Veblen 2002, Kulakowski et al. 2003). U nás dochází často k jeho přemnožení po narušení porostů silnými větry.

Krátkodobá a dlouhodobá dynamika přemnožení lýkožrouta smrkového a jeho role ve vytváření nových porostů po disturbancích může být vysvětlena pomocí systémů resistance a resilience k disturbancím. Resistance je schopnost systému odolávat změnám při narušení. Resilience, jeden z nejdůležitějších aspektů ekologie disturbancí, je schopnost ekologických systémů vrátit se ke struktuře a funkcím před disturbancí na základě zpětných vazeb po disturbanci. Kvantifikace věkové struktury, zmlazení v podrostu a srovnání druhové skladby před a po disturbanci může prozradit, zda porost byl pozměněn trvale nebo jen dočasně a reorganizuje se po disturbanci (Drever et al. 2006).

Během několika posledních desetiletí odumřelo na území NP Šumava a Bavorský les několik tisíc hektarů vlivem přemnožení lýkožrouta smrkového (Háněl 2004). V roce 2007 zasáhl naši republiku orkán Kyrill, který poničil mnoho porostů nejen na území parku. Tyto disturbance vyvolaly vážné diskuze o způsobech lesnického hospodaření na území národních parků (Jonášová 2001, Zemek & Heřman 2001) a zároveň nám poskytly unikátní možnost pozorování přirozené obnovy a vývoje lesního ekosystému krátce po narušení. Tato práce přináší závěry o fungování a dynamice horského smrkového lesa. Zaměřili jsme se na sledování vývoje obnovy na jednotlivých mikrostanovištích, kde nás zajímala především početnost a mortalita jedinců v prvních letech po odumření mateřského porostu a jaké faktory tyto vlastnosti ovlivňují.

2. LITERÁRNÍ REŠERŠE

2.1. Disturbance

Disturbancí označujeme přechodnou událost, která narušuje či způsobuje mortalitu jednoho nebo více jedinců. Tím vzniká prostor pro nástup nové generace stejného nebo jiného druhu. Disturbance jsou jednou z hlavních příčin dynamické variability lesa. Vznikají vlivem přírodních faktorů nebo činností člověka. Přírodní disturbance přispívají k různorodosti krajiny a druhové diverzitě ekosystémů (Kulakowski & Bebi 2004). Ekosystémy totiž nejsou statické, ale jsou adaptovány k obnově následující po přírodní disturbance a tyto změny jsou jejich neodmyslitelnou součástí systému (Kulakowski & Bebi 2004). Lesní porosty se různí v jejich citlivosti k disturbancím, která je ovlivněna jejich lokalitou a porostní charakteristikou. Proto po narušení porostu vzniká různorodá mozaika narušených a nenarušených porostů. Tato mozaika struktury a skladby ovlivňuje odolnost porostů k následným disturbancím (Kulakowski & Bebi 2004).

Rozsáhlá narušení vedou k obnově jednotlivých ekosystémů a utvářejí charakteristiky porostů, ovlivňují jejich druhovou skladbu a strukturu. Tyto vlastnosti jsou klíčové v jejich vývoji po narušení (Franklin et al. 2002). Disturbance způsobují uvolnění zápoje a obecně hrají důležitou roli při tvorbě a uspořádání společenstev. Pro dynamiku lesa jsou významné disturbance půdy, které podporují klíčení a zvyšují bohatost druhů (Mayer et al. 2004). Při rozsáhlých disturbancích způsobených přemnožením podkorního hmyzu k narušení půdy nedochází. Proces obnovy je tak ztížen a o to více závislý na bance zmlazení přítomné v porostu ještě před odumřením.

2.2. Přirozená obnova

Předpokladem trvalosti a dynamické vyváženosti přírodního společenstva je přirozená obnova. Ta může probíhat jen v místech, kde se podmínky pro tento proces vytvářejí odumřením nebo rozpadem jednotlivých složek starší generace lesa (Korpel 1991). Po každém takovém narušení přírodní cenózy následuje její regenerace (Míchal 1983). Tato schopnost porostů samovolně se obnovovat umožňuje kontinuitu lesů v prostoru i čase (Grassi et al. 2004).

Přirozená obnova v horských oblastech se vyznačuje mnoha specifiky. V těchto podmínkách se jedná o velmi pomalý proces (Schönenberger 2002, Wohlgemuth et al. 2002).

Díky rozdílným podmínkám jsou v horských lesích velké rozdíly v početnosti zmlazení (Wohlgemuth et al. 2002). Proces obnovy je zde ztěžován nepříznivými vlivy klimatu a dlouhou dobou semenných let (Šerá et al. 2000). Variabilita početnosti zmlazení je způsobena obrovským množstvím faktorů, které ji ovlivňují.

2.2.1. Mikrostanoviště výskytu přirozené obnovy

Rychlost a množství přirozené obnovy po disturbanci závisí na mnoha podmínkách (Wohlgemuth et al. 2002). Větrné disturbance vytváří mezery v zápoji a nová mikrostanoviště pro obnovu (Clinton & Baker 2000, Palmer et al. 2000, Ulanova 2000). V procesu vzcházení a přežívání semenáčků smrku ztepilého hrají mikrostanovištní podmínky velmi důležitou roli (Ohlson & Zackrisson 1992, Hofgaard 1993, Hörnberg et al. 1997, Simard et al. 1998, Jonášová & Prach 2004, Hunziker & Brang 2005, Kupferschmid & Bugmann 2005). Mikrostanoviště popisuje prostředí s jedinečnými znaky, podmínkami nebo vlastnostmi, ve kterém se daný jedinec vyskytuje. Skládá se z nejbližšího okolí semen nebo semenáčků a jeho hlavními složkami je mikrorelief, humusová vrstva a přizemní vegetace (Hanssen 2003, Diaci et al. 2005). Příznivost mikrostanovišť ovlivňuje mnoho biotických i abiotických faktorů (Kuuluvainen & Kalmari 2003) a jejich význam obecně roste se zvyšující se nadmořskou výškou (Kupferschmid & Bugmann 2005).

Semenáčky jehličnanů se nejraději uchycují na specifických substrátech na velmi různorodé lesní půdě (Brang et al. 2003, Mori et al. 2004, Baier et al. 2007). Smrk je díky velikosti jeho semen více náročný na typ substrátu než jiné druhy stromů (Knapp and Smith 1982 in Green et al. 1999). Různé stanovištní faktory významně ovlivňují rozmístění obnovy smrku (Baier et al. 2007), tudíž prostorové rozmístění zmlazení není náhodné a jedinci se shlukují na příznivých stanovištích (Mori et al. 2004, Baier et al. 2007). Mezi jednotlivými druhy mikrostanovišť jsou rozdíly v jejich příznivosti pro různé fáze vývoje zmlazení. Některá jsou více vhodná pro uchycení obnovy, jiná pro jejich přežívání a úspěšný růst. Biometrické vlastnosti zmlazení se mezi jednotlivými typy mikrostanovišť významně liší (Kathke & Bruelheide 2010).

2.2.2. Vývoj přirozené obnovy po velkoplošných disturbancích

Na území Evropy bylo mezi lety 1950 – 2000 v průměru každoročně poničeno 35 mil m³ dřeva různými druhy disturbancí. Poškození porostů bylo nejčastěji způsobeno větrnými bouřemi (53 %), dále požáry (16 %), biotičtí činitelé se podíleli 16 %, z toho polovina byla způsobena lýkožroutem smrkovým (Schelhaas et al. 2003). Na území střední

Evropy jsou nejčastějšími druhy disturbancí větrné bouře a přemnožení podkorního hmyzu. Lýkožrout smrkový *Ips typographus* je považován za nejvážnějšího škůdce dospělých hospodářských smrkových porostů, především *Picea abies*, v celé Eurasii (Grodzki et al. 2006, Wermelinger 2004). Mohlo by se zdát, že tato narušení se objevují v posledních stoletích stále častěji (Dobrovolný & Brázdil 2003). Podle některých autorů je to způsobeno změnou klimatu, která ovlivňuje disturbance v lesích (Schelhaas et al. 2003, Jonášová & Prach 2004). Častější výskyt disturbancí v evropských lesích může být také způsoben změnou managementu v lesích, který se snaží být stále víc orientován na přírodě blízké obhospodařování lesů. Dalším faktorem, který mohl způsobit zvýšení frekvence a intenzity narušení je druhová a věková skladba lesů. Například na počátku 19. století se na našem území vyskytovala velká část porostů v mladém věku kolem 20 let. Tyto porosty dospěly a v současnosti tvoří porosty starší 80 let 28 % plochy veškeré lesní půdy na našem území (ÚHÚL, Zelená zpráva 2010). Starší stromy a celé porosty jsou náchylnější na působení nejrůznějších narušení, které mohou způsobit odumírání lesů na rozsáhlých plochách. Dalším vysvětlením může být to, že z dřívějších dob nemáme přesné a časté záznamy a tudíž zvýšení frekvence výskytu disturbancí může být způsobena zvýšenou přesností jejich záznamů.

Mezi dvěma nejčastějšími druhy disturbancí u nás jsou rozdíly ve vývoji lesa po narušení. V závislosti na typu narušení se zásoba mrtvého dřeva mění náhle, jako je tomu v případě rozsáhlých disturbancí při vichřici, nebo pomalu a nepřetržitě při gradaci podkorního hmyzu (Zielonka 2006a). U disturbancí silnými větry dochází k vyvrácení stromů a narušení půdy. Odumřelé stromy jsou nejčastěji ve formě ležících kmenů, které se rychleji rozkládají, než je tomu u stojících souší, které převažují u přemnožení podkorního hmyzu. K přítomnosti tlejícího dřeva jako vhodného mikrostanoviště dochází tak u větrných narušení mnohem dříve, doba rozkladu není prodloužena o dobu stání souše a semenáčky se mohou dříve uchycovat a úspěšně odrůstat na tlejícím dřevě, které slouží jako bezpečné stanoviště (Kuuluvainen & Kalmari 2003, Motta et al. 2006, Svoboda et al. 2010).

Po disturbancích se vyskytují rozdíly v uchycování, růstu, vývoji, přežívání a reprodukčních charakteristikách jedinců a populací. Znovu osídlení stanovišť je výsledkem kombinace několika faktorů, jako je opad semen, schopnost mikrostanoviště zachytit semena a schopnost jednotlivých rostlinných druhů uchytit se a růst v podmínkách daného mikrostanoviště (Simon et al. 2011). Úspěšnost obnovy se liší také podle typu disturbance. Disturbance, které kompletně neničí lesní půdu, umožňují bance zmlazení, přítomné v porostu ještě před narušením, získat konkurenční výhodu a dále se rozšiřovat do nově přístupného prostoru (Metslaid et al. 2007). Vichřice vytvářejí různorodá mikrostanoviště a podporují

rozmanitost druhů bylin, na druhou stranu limitují velikost populace stromů a prostorové rozmístění jednotlivých druhů dřevin (Simon et al. 2011). Dochází při nich k narušení půdy a tím i k snížení pokrývnosti vegetace, která konkuruje přirozené obnově při jejím vývoji (Wohlgemuth et al. 2002). Vývraty způsobují obrácení půdních horizontů, což vede ke změně chemizmu půdy a hydrologie (Šamonil et al. 2009). Vyvrácení stromů vytváří charakteristický reliéf s vyvýšeninami a prohlubněmi na povrchu lesní půdy (Šamonil et al. 2009) a vzniklá vývratiště jsou příznivými stanovišti pro obnovu smrku (Simon et al. 2011). Po narušení půdy se mohou uchycovat i jiné druhy stromů, které takové narušení potřebují k jejich uchycení (např. *Betula pendula*, Heurich 2009). Na druhou stranu dochází brzy po vichřicích k dominanci trav, vysokých bylin a rodu *Rubus spp.*, které redukuje šance semenáčků na uchycení a růst (Wohlgemuth et al. 2002).

Při přemnožení podkorního hmyzu zůstávají souše stát i po dobu několik desítek let (Holeksa 1998). Stojící souše ovlivňují množství světelného záření dopadajícího na povrch lesní půdy, poskytují stín pro zmlazení, které nejlépe odrůstá právě při částečném zastínění (Cunningham et al. 2006a), a dále brání velkému rozvoji vysoké vegetace. Lýkožrout smrkový je považován za klíčový druh, řídící obnovu smrkových porostů, produkci souší a bohatou různorodost v zápoji porostu a pomáhá k obnově přirozeného charakteru lesa (Martikainen et al. 1999, Jonášová & Prach 2004).

2.2.3. Faktory ovlivňující přirozenou obnovu

Procesy regenerace jsou vysoce náhodným jevem dynamiky lesa a jsou ovlivňovány mnoha faktory, které působí současně a vzájemně se ovlivňují. Faktory ovlivňující přirozenou obnovu smrku lze rozdělit do dvou hlavních skupin. První představují abiotické faktory, kam patří například klima, teplota, vlhkost, srážky, světlo, vítr, koncentrace chemických prvků atd. Druhou skupinu tvoří biotické faktory, související s živými organismy, kam můžeme zařadit konkurenční boje, gradace hmyzu, predace, atd.

Nejdůležitější události, které obecně ovlivňují obnovení lesa, se vyskytují během období rozšiřování semen, klíčení a raného vývoje semenáčku (Mori et al. 2004). Obecně se udává, že pro úspěšnou přirozenou obnovu smrku musí být splněny tři hlavní podmínky: zdroj semen, vhodné přírodní podmínky a mikrostanoviště výskytu (Jonášová & Prach 2004). S tím souvisí mnoho dalších faktorů. Významnost jednotlivých faktorů pro obnovu se podle různých autorů liší. Mezi jejich obrovské množství ovlivňujících klíčení, uchycení, růst a přežívání, resp. mortalitu zmlazení, jsou udávány: populační dynamika stromů (Rammig et al. 2006), charakter semenné banky (Mayer et al. 2004), vývoj vegetace (Mayer et al. 2004,

Rammig et al. 2006), přítomnost a množství banky zmlazení (Brang 1998, Grassi et al. 2003, Rammig et al. 2006), charakteristika mateřských porostů, historie vývoje porostů (Sterba et al. 1997), okus zvěří (Ott et al. 1997, Sterba et al. 1997, Cunningham et al. 2006b, Hanssen 2003), světelné podmínky (Mayer et al. 2004), faktory související s vlhkostí, alelopatie, dostupnost živin (Hanssen 2003), mráz a sníh (Vacek & Podrázský 2003, Cunningham et al. 2006b), vnitrodruhová kompetice (Jonášová & Prach 2004) a kompetice okolní vegetace (Canham et al. 1990, Grassi & Bagnaresi 2001). K dalším parametrům patří velikost, sklon, orientace a nadmořská výška oblasti, podloží a půda a přítomnost či nedostatek zbylých dospělých stromů jako zdrojů nových semen (Rammig et al. 2006). Všechny faktory působí na obnovu lesa současně a ovlivňují její rozmístění, stav, charakteristiky, druhové složení, růst a přírůst a tím i celkový charakter budoucího porostu.

Přírodní podmínky

Mezi hlavní přírodní podmínky ovlivňující obnovu porostů patří klima, teplota, vlhkost, srážky, nadmořská výška, bonita a charakter stanoviště. Horské oblasti se vyznačují drsným klimatem, nízkými teplotami, vysokou sněhovou pokrývkou a v důsledku toho kratší vegetační dobou ovlivňující růst jedinců během fáze obnovy (Ott et al. 1997, Brang et al. 2001).

S rostoucí nadmořskou výškou se prodlužuje interval semenných let, klesá množství obnovy a zvyšuje se význam tlejícího dřeva jako vhodného stanoviště pro obnovu. Nadmořská výška má také vliv na hustotu odrostlého smrkového zmlazení, která s rostoucí výškou klesá právě díky nižším teplotám půdy, delší době trvání sněhové pokrývky a většímu poškozování vlivem pohybu sněhu (Streit et al. 2009).

Významný vliv na obnovu smrku v těchto oblastech má průběh jarního počasí a tání sněhu (Cunningham et al. 2006a). Průběh vlhkostních podmínek na povrchu může být kritickou překážkou pro uchycení obnovy (Vandenberghe et al. 2006).

Disturbance mohou změnit dosavadní klimatické podmínky v porostu (Rammig et al. 2006, Heurich 2009). Jejich působením může dojít ke změnám, jako jsou vysoké teploty, extrémní zimy nebo suchá léta. Všechny tyto změny mohou silně ovlivnit systém regeneračních procesů.

Kritickým obdobím je klíčení a přežívání semenáčků (Brang 1998). Najít souvislost mezi úspěšností uchycování smrku a charakterem počasí jednotlivých sezon není jednoduché a různé studie (Hanssen 2002, De Chantal et al. 2003) se liší v závěrech, které klimatické parametry jsou na daných stanovištích a u daných dřevin ty stěžejní.

Charakter a struktura mateřského porostu

V jednotlivých porostech je jeden z důležitých zdrojů variability prostředí charakter stromového patra, který prostřednictvím zápojové vrstvy přímo řídí další významné faktory ovlivňující přirozené zmlazení a to zejména intenzitu světelného záření a jiné mikroklimatické prvky ve spodních vrstvách pod zápojem porostu (Canham et al. 1994, Diaci et al. 2005, Paluch 2005). Pomocí změn v množství a chemickém složení srážek, charakteru hrabanky (Staelens et al. 2002) a kořenového systému (Hinsinger et al. 2003) mohou stromy ovlivňovat půdní vlhkost, aciditu půdy, hloubku humusové vrstvy a obsah uhlíku v půdě (Liski 1995). Tento vliv velkou měrou závisí na fyzikálních a chemických vlastnostech půdy, věku porostu, struktuře a druhové skladbě porostů (Paluch 2005).

Prostorová distribuce dospělých stromů ovlivňuje prostorové rozmístění banky zmlazení a stromů v nižších vrstvách (Paluch 2005). Dále silně ovlivňuje pokryv vegetace a její druhové složení. Místa s vyšší hustotou velkých stromů jsou charakterizována menším pokryvem vegetace, větší frekvencí výskytu druhů vegetace rostoucích na vlhkých stanovištích a početnější obnovou zejména stínomilných druhů (Paluch 2005). Struktura porostů před disturbancí hraje důležitou roli ve vývoji porostů po disturbanci (Cooper-Ellis et al. 1999). Díky vlivům mateřského porostu se přirozená obnova shlukuje na příhodných místech (Jehl 2001, Baier et al. 2007, Heurich 2009). Postupně se hustota jedinců v těchto hloučcích zvyšuje. Malé hloučky semenáčků rostou spolu, vzájemně se podporují, vytváří si vlastní mikroklima, zastínění a později si začnou vzájemně konkurovat (Heurich 2009).

Dostupnost semen

Obzvláště obnova horských lesů je limitována především klíčením a přežíváním semenáčků (Brang 1998), ale také zásobou semen a dostupností vhodných mikrostanovišť pro klíčení (Kuoch 1965 in Rammig et al. 2006). Dostatek semen hraje důležitou roli v rychlosti obnovy lesa (Rammig et al. 2006). Shlukování semenáčků v okolí mateřských stromů je mimo jiných vlivů způsobeno opadem semen. Smrk ztepilý má lehká semena, rozšiřující se větrem, avšak ve srovnání s mnoha listnatými druhy (např. *Betula* a *Alnus*) jsou relativně velká a šíří se do limitované vzdálenosti od plodících stromů a to do vzdálenosti jedné až dvou výšek mateřského stromu (Hesselman 1938 in Hanssen 2003). S tím souhlasí zjištění Schmidt-Vogt 1986-1990 in Jonášová & Prach 2004, které uvádí šíření semen smrku v okolí 50 m od mateřského stromu. Největší hustota spadaných semen je ale v nejbližším okolí plodících stromů (Hanssen 2003). Semena, která dopadají do větších vzdáleností, mají větší podíl prázdných semen a plná semena mají tendenci být lehčí a tím mají nižší kvalitu

(Hanssen 2003). Vzdálenost k mateřskému stromu má tedy významný vliv na početnost a kvalitu semen (Hesselman 1938 in Hanssen 2003) a tím i na hustotu obnovy (Schönenberger 2002). Při rozsáhlých disturbancích hraje důležitou roli vzdálenost k dospělému porostu, který je potenciálním zdrojem nových semen (Schönenberger 2002), množství dopadnutých semen pak klesá s rostoucí vzdáleností od zbylých porostů (Lässig et al. 1995).

Důležitým faktorem pro úspěšnou obnovu je frekvence semenných let (Hanssen 2003, Heurich 2009). Obzvláště v horských lesích je to jeden z nejdůležitějších faktorů limitující obnovu. Intenzita fruktifikace a zrání semen je ovlivněna teplotami ve vegetačním období. Z tohoto důvodu se s rostoucí nadmořskou výškou interval semenných let prodlužuje a v našich horských oblastech se pohybuje v rozmezí 8–14 let (Šerá et al. 2000). Díky dlouhému intervalu nedochází k souvislé obnově horských lesů, ale noví jedinci jsou doplňováni nárazovitě. Semenné roky tak ovlivňují věkovou strukturu obnovy (Zielonka 2006b).

Klíčení semen je nejvíce ovlivněno teplotou a vlhkostí. Optimální teplota pro klíčení semen smrku je 20 °C, pokud klesne pod 15 °C, je intenzita klíčení zpomalena (Ohlson & Zackrisson 1992). Klíčení je inhibováno letními přísušky a negativní vliv na tento proces mají také houby a hmyz (Nilsson et al. 2002).

Zdá se, že u smrku je velká korelace mezi vysokou produkcí semen a gradací lýkožrouta smrkového (Heurich 2009). Stejně příhodné klimatické podmínky jsou pro vývoj semen i brouků. Lýkožrout smrkový napadá stromy od stáří 70 let, ale smrky jsou schopny plodit již daleko dříve, tudíž není ohrožena obnova lesa (Heurich 2009).

Světlo

Světlo a teplo jsou dalšími hlavními limitujícími faktory zmlazení v horských smrčínách (Holeksa et al. 2007). Růst zmlazení se zpomaluje se stoupající nadmořskou výškou (Vacek 1981) a zvyšujícím se zastíněním (Zielonka 2006b). Úspěšnost juvenilních stádií zmlazení závisí na mnoha proměnných (Holeksa 1998, Simard et al. 1998, Diaci 2002). Po vyklíčení jsou hlavním selekčním faktorem klimatické faktory, jako je vlhkost, vysychavost a konkurence bylinného patra, proto dostupnost světla v raných fázích vývoje nemusí mít rozhodující vliv (Paluch 2005). Teprve ve vyšším věku obnovy je hlavním faktorem ovlivňujícím přežívání a růst zmlazení světlo (Szwagrzyk & Szewczyk 2001). Množství dopadajícího světla na povrch půdy a tím i stupeň klíčení a druhová skladba obnovy je ovlivněno zápojem horního stromového patra (Mayer et al. 2004) nebo cloněním konkurenčních jedinců stejného věku (Baier et al. 2007). Světlo je důležité pro růst a pro

morfologii koruny, letorostů a jehličí smrku ztepilého (Metslaid et al. 2007) a ovlivňuje teplotu půdy (Brang 1998). Charakteristiky koruny, letorostů a jehlic mohou odrážet přizpůsobení jedinců světelným podmínkám (Metslaid et al. 2007).

Přítomnost zápoje má významný vliv na semenáčky smrku (Streit et al. 2009). Smrk je v mládí považován za stín tolerující dřevinu, tudíž se může uchytit i pod uzavřeným zápojem, avšak nevhodné světelné podmínky mohou být limitujícím faktorem růstu pro starší jedince obnovy. Mladé smrky přežívají v zástínu, ale pro nastartování růstu potřebují více světla (Ammer 1998), navíc semenáčky potřebují více světla, pokud rostou v nepříznivých stanovištních podmínkách (Heurich 2009). Z těchto důvodů je přítomnost mezer v zápoji a nesouvislost zápoje nutná pro následný úspěšný růst smrku (Holeksa & Cybulski 2001, Diaci et al. 2005, Metslaid et al. 2005).

Zmlazení nejlépe roste pod mírným zápojem, protože toto prostředí zmírňuje klimatické extrémny (Jonášová & Prach 2004) a zároveň poskytuje dostatečné množství světelného záření pro fotosyntézu a teplotu půdy (Cunningham et al. 2006a). Jedinci pozitivně reagují na snížení zápoje z důvodu vyšší dostupnosti přímého i difuzního záření (Cunningham et al. 2006a). Přímé sluneční záření otepluje kořenovou zónu semenáčků, což stimuluje fotosyntézu, absorpci vody a živin (Mellader et al. 2004) a tím zvyšuje růst (Cunningham et al. 2006a).

Ekologické procesy v lesním ekosystému jsou přirozeně spojeny s dynamikou mezer v zápoji stromového patra. Především díky vlivu na dostupnost světla hraje dynamika mezer důležitou roli v obnově porostů. Mezery pozitivně ovlivňují hustotu zmlazení ve srovnání s uzavřeným zápojem (Brang 1998). Jejich vznik přináší jak pozitivní, tak negativní efekty na obnovu. Vznikem mezery dojde ke zvýšení dopadajícího záření a množství dopadajících srážek, ale na druhé straně k velkým výkyvům stanovištních podmínek, extrémním teplotám, vysychavosti či naopak zamokření (Jonášová & Prach 2004, Cunningham et al. 2006a). Záleží však na velikosti vzniklé mezery, která ovlivňuje uchycování, růst a přežívání nejen zmlazení, ale i vegetace (Bullock et al. 1995). Mezery by měly mít pozitivní efekt na uchycení (Nilsson et al. 2002, Vandenberghe et al. 2006), přežívání a růst zmlazení (Prach et al. 1996, Davis et al. 1999, Meiners & Handel 2000). Všeobecně mají semenáčky větší schopnost přežít ve velkých mezerách (Vandenberghe et al. 2006). Větší mezery mají větší dostupnost světla a jsou obecně sušší a teplejší díky zvýšenému odpařování, a semenáčky si méně konkurují o vodu a živiny v půdě (Vandenberghe et al. 2006). Pozitivní efekt zvýšené dostupnosti světla může časem klesat z důvodu nadměrného růstu okolní vegetace (Vandenberghe et al. 2006). V malých mezerách jsou změny v druhovém složení vegetace po disturbanci velmi slabé

(Cooper-Ellis et al. 1999, Palmer et al. 2000), u větších mezer v zápoji však dochází k dramatickým změnám rostlinných společenstev (Peterson & Pickett 1995).

Po velkoplošných disturbancích dochází k tvorbě velkých mezer v zápoji nebo až k rozpadu celých porostů. Avšak i tvorba malých mezer podporuje přirozenou obnovu (Streit et al. 2009). Jejich vznik během vývoje lesa umožňuje uchycení a růst banky zmlazení, která má později význam při rozpadu celých porostů. Změny ve struktuře tak mají dlouhotrvající vliv na vývoj a úspěšnost semenáčků po uvolnění (Metslaid et al. 2007).

Kompetice

Kompetice je základní ekologický proces regulující populační dynamiku, přežívání, růst a koexistenci druhů (Szwagrzyk and Szewczyk 2001). Při absenci rozsáhlých disturbancí je kompetice považována za životní mechanismus řídící změny a vývoj druhů a je zodpovědná za vytváření porostní struktury (Gray & He 2009). Kompetice může pobíhat mezi jedinci téhož druhu, kdy se jedná o vnitrodruhovou kompetici, nebo mezi jedinci různých druhů (mezidruhová kompetice). V obou případech si jedinci konkurují o zdroje nezbytné ke svému životu, jako je světlo, živiny a voda. Konkurenční boje mají za následek snížení růstu jedince, který může vést až k jeho úplnému odumření. Pokud jedinci rostou v hustých skupinkách, dochází mezi jedinci k samoproředění právě díky těmto bojům o zdroje (primárně světlo) a jejich výsledkem je pravidelná prostorová struktura porostů (Gray & He 2009).

Při mezidruhové konkurenci bojují semenáčky o zdroje s okolní vegetací. Velkou mortalitu semenáčků způsobují zejména husté koberce trav a vysokých bylin, které je rychle přerůstají (Hanssen 2003). Na druhou stranu dospělé stromy omezují růst a rozvoj přízemní vegetace v porostu a v okrajových částech světlin (Kuuluvainen & Kalmari 2003).

Poškození zmlazení

K poškození zmlazení dochází buď mechanicky, nebo biologicky. Stromy bývají výrazně poškozovány sněhem, který způsobuje ohýbání stromů, zlomy a deformace kmínků (Ulbrichová et al. 2009). V porostech s odumřelým mateřským porostem má na strukturu obnovy vliv poškození terminálních výhonů stromů okusem spárkaté zvěře a poškození pádem jednotlivých souší či jejich větví. Streit et al. (2009) potvrzují, že okus spárkatou zvěří je nejčastější příčinou poškození obnovy. Zvěř přednostně okusuje zmlazení o výšce 10 – 30 cm (Schweiger & Sterba 1997). Přijatelná intenzita ročního okusu zvěří v horských lesích je odhadnuta na 12 – 14 % poškozeného zmlazení (Eiberle and Nigg 1987 in Streit et al.

2009). Mladé stromky mohou být také v malé míře poškozeny ohryzem hlodavci nebo hmyzem. Hlodavci dále limitují obnovu predací osiva (Hanssen 2003).

Vegetace

Rozložení a skladba vegetace určuje, zda se semenáčky na daném stanovišti budou vyskytovat, či nikoli (Kuuluvainen 1994). Vegetace rostoucí v bezprostřední blízkosti semenáčků má největší vliv na uchycení a přežívání semenáčků (Hanssen 2003), soupeří s nimi o vodu, světlo a živiny (Cornett et al. 1998) a někdy limituje klíčivost semen a růst semenáčků alelopatii (Jäderlund et al. 1997). Růst zmlazení je dále negativně ovlivňován zastíněním vegetací (Cunningham et al. 2006b). Malé semenáčky jsou méně schopné konkurovat více homogenní vegetaci, proto má přízemní vegetace největší vliv na nejmladší stadia smrku (*Picea abies*) a jejich přežívání (Kupferschmid et al. 2002). Obnova je úspěšná pouze na příznivých mikrostanovištích (Schönenberger, 2002). Ostfeld & Canham (1993) prokázali, že vegetace může mít i nepřímý vliv na přežívání semenáčků tím, že poskytuje ochranný kryt pro malé býložravé savce, kteří jsou konzumenty nově uchycených semenáčků.

Porosty horských smrčín jsou obecně prosvětlenější než porosty v nižších polohách a velkou část povrchu kryje travní vegetace, ve které se zmlazení smrku téměř nevyskytuje (Jonášová 2001). I přes konkurenci mezi vegetací a zmlazením jsou některé druhy vegetace příznivé pro obnovu, mezi ně patří např. mechy (Jonášová & Prach 2004).

Mechy

Mechy jsou příznivým mikrostanovištěm pro obnovu smrku, zejména pro jeho uchycení a klíčení (Jonášová & Prach 2004). Jsou schopné absorbovat a zadržovat vodu z atmosféry, proto vytvářejí vhodné vlhkostní prostředí pro klíčení a vznik obnovy. Mechy jsou významná stanoviště pro uchycení semenáčků smrku po vichřici (Simard et al. 1998, Wohlgemuth et al. 2002). Názory na příznivost stanovišť s mechy se různí. Jonášová & Prach 2004 uvádí mechy jako vhodná stanoviště pro klíčení semenáčků smrku. Na druhou stranu Hörnberg et al. (1997) pozorovali velkou mortalitu semenáčků díky jejich utlačení hustými porosty mechu.

Příznivost mechů pro obnovu je rozdílná podle jednotlivých druhů. *Sphagnum spp.* a *Polytrichum commune* jsou vhodnými substráty, zatímco v porostech *Dicranium spp.* a *Pleurozium schreberi* se vyskytuje jen málo semenáčků (Hanssen 2003). Nižší vzcházení semenáčků u těchto druhů je pravděpodobně dáno nižší vlhkostí, protože tyto mechy rostou na sušších stanovištích (Ohlson & Zackrisson 1992, Hanssen 2003). Důležitost rašeliníků jako

vhodného substrátu byla potvrzena v několika studiích (Ohlson & Zackrisson 1992, Hörnberg et al. 1997). Avšak rašeliníky jsou známy tím, že přerůstají malé semenáčky, čímž dochází k jejich udušení. Proto může být přežívání semenáčků v porostech *Sphagnum* spp. v dlouhodobém horizontu nízké (Hanssen 2003).

Trávy

Mikrostanoviště s dominancí trav jsou všeobecně považována za nepříznivé pro uchycení a růst zmlazení smrku (Hanssen 2003, Jonášová & Prach 2004, Baier et al. 2007). Pro obnovu nejsou vůbec příznivá nenarušená společenstva vysokých bylin, nenarušená svěží a vlhká stanoviště a nenarušená stanoviště s dominancí trav (Bell et al. 2000, Wohlgemuth et al. 2002). Stejně tak nejsou vhodné rozsáhlé oblasti zasažené vichřicí, protože v těchto oblastech dochází postupně k dominanci trav a vysokých bylin, které redukuje šance semenáčků na vyklíčení a úspěšný růst (Wohlgemuth et al. 2002).

V našich horských lesích jsou nejčastěji rostoucími druhy trav *Avenella flexuosa* a *Calamagrostis villosa*. Oba tyto druhy nejsou vhodné pro obnovu smrku, zejména pak pro jeho uchycení (Jonášová & Prach 2004). Trávy se často vyskytují v hustých koberech a zabraňují klíčení a růstu semenáčků (Hanssen 2003). Důvodem je silná konkurence o vláhu, živiny a světlo (Valkonen & Maguire 2005). Konkurence mezi trávami a zmlazením se zaměřuje především na procesy probíhající pod zemí (Nilsson & Örlander 1999). Semenáčky mají těžkou konkurenci o vodu a živiny, když se jejich kořínky snaží proniknout silnou vrstvou kořenů trav (Hanssen 2003). Avšak při suchém počasí mohou být vlhké mikroklimatické podmínky uvnitř travnatých drnů výhodnější než exponované půdy.

Borůvka

Vaccinium myrtillus je charakteristickým druhem a průvodcem smrku v boreálních a subalpínských jehličnatých lesích na kyselých stanovištích (Baier et al. 2007).

Některými autory je považována za konkurenta pro zmlazení smrku (Brang 1998, Bauer et al. 2008). Hustá populace borůvky účinně brání klíčení a uchycení obnovy jehličnanů (Hanssen 2003). Ke konkurenci dochází také pod zemí, kdy na obnovu má negativní vliv alelopatie (Pellisier 1993, Gallet 1994, Jäderlund et al. 1997). Také Jonášová & Prach (2004) našli v tomto typu mikrostanoviště jen velmi málo jedinců obnovy. Naproti tomu Moser (1965) in Kathke & Bruelheide (2010) považuje uvolněný pokryv *Vaccinium myrtillus* za prospěšný pro klíčení smrku. Borůvka je také nejlepším indikátorem silného kyselého humusu, který je některými autory považován za vhodné mikrostanoviště pro obnovu (Hanssen 2003, Baier et al. 2007).

Hrabanka

Vhodnost hrabanky pro přirozenou obnovu závisí na jejích dalších vlastnostech. Obecně je považována za chudé stanoviště, obzvláště pokud se vyskytuje ve velkých vrstvách (Hanssen 2003). Důvodem je rychlé odpařování vody, riziko velmi vysokých teplot v hrabance a možnost vlivu alelopatie rozkladem jehličí na vyklíčení a růst obnovy (Pellisier 1993). Silná vrstva také znemožňuje rychlé pronikání kořenů semenáčků do minerální půdy (Brang 1998, Greene et al. 1999), která poskytuje více stabilní režim vlhkosti (Hanssen 2003). Na druhou stranu v hrabance není konkurence mezi obnovou a ostatními druhy vegetace a obsah živin může být vyšší v důsledku rozkladu organických látek. Hrabanka se často vyskytuje jen na velmi malé plošce, tudíž zmlazení v ní rostoucí může být zastíněno okolní vegetací rostoucí v její blízkosti (Hanssen 2003). I přesto mnoho autorů považuje hrabanku za jedno z nejpříznivějších stanovišť pro obnovu smrku (Hanssen 2003, Jonášová & Prach 2004, Valkonen & Maguire 2005, Baier et al. 2007).

Tlející dřevo

Přirozená obnova je úzce spjata s přítomností mrtvého dřeva. Význam tlejících klád pro obnovu smrku je dokumentována po celém světě (Brang 1998, Bauer 2002, Brang et al. 2003, Kuuluvainen & Kalmari 2003, Mori et al. 2004, Bauer et al. 2008). Obzvláště důležité je při obnově smrku v horských lesích. Jeho význam roste s nadmořskou výškou (Jonášová 2001). Růst smrku na tlejícím dřevě se ukázal jako úspěšný v několika oblastech smrkových horských lesů střední Evropy (Holeksa 1998, Ježek 2004, Jonášová & Prach 2004, Hunziker & Brang 2005, Motta et al. 2006, Svoboda 2006, 2007, Zielonka 2006b, Baier et al. 2007, Jonášová & Matějková 2007), stejně tak i v boreálních lesích severní Evropy (Hofgaard 1993, Kuuluvainen et al. 1998, Lilja et al. 2006).

Smrkové zmlazení se vyskytuje na tlejícím dřevě z několika důvodů. Rozkládající se dřevo je charakterizováno vyšší kapacitou vody než minerální půda (Zielonka 2006a). Poskytuje vhodné podmínky pro mykorrhyzální houby, což může také podporovat růst semenáčků (Zielonka 2006a). Vedle toho, že tento substrát je vhodný pro zakořenění, může také omezit nebo snížit přetrvávající pohyb sněhu v zimním období a v jarním období během tání sněhu (Kupferschmid Albisetti et al. 2003). Rozložené tlející dřevo je také důležité z hlediska výživy mladých jedinců smrku. Biomasa smrkových semenáčků a obsah živin v asimilačních orgánech byly výrazně vyšší v případě semenáčků rostoucích na tlejícím dřevě v porovnání s jinými typy substrátů (Baier et al. 2006, Baier et al. 2007). Dále slouží jako bezpečné mikrostanoviště, zejména pokud v porostech převládá vysoká pokryvnost jiných

typů mikrostanovišť, která jsou nevhodná pro úspěšné klíčení a odrůstání semenáčků smrku (Mori et al. 2004). Tlející dřevo je specifickým mikrostanovištěm, které izoluje obnovu od konkurence rostlin rostoucích na povrchu (Zielonka 2006a). Pahýly, pařezy a kmeny jsou efektivní ochranou smrkového zmlazení na prudkých svazích (Kupferschmid Albisetti et al. 2003), slouží jako ochrana proti pohybu sněhu při odtávání (Baier et al. 2007).

Na kládách nízkého stupně rozkladu se vyskytuje obnova zřídka (Zielonka 2006a). Hustota zmlazení se zvyšuje se stupněm rozkladu a velikostí klády (Jonášová & Prach 2004, Zielonka 2006a). Se stupněm rozkladu roste také obsah dusíku (Zimmerman et al. 1995) a zásoba vody, tudíž mrtvé dřevo hraje důležitou roli i v dostupnosti vody, speciálně na suchých stanovištích (Baier et al. 2007). Na nejvíce rozloženém dřevě hustota zmlazení klesá. Důvodem je pravděpodobně zvyšující se pokryvnost vegetace rostoucí na tlejícím dřevě, která si silně konkuruje se zmlazením. Dále zde díky vysoké hustotě zmlazení dochází ke značné mortalitě jedinců, která je způsobena vnitrodruhovou kompeticí mezi jedinci, kteří bojují o lepší životní podmínky (Kathke & Bruelheide 2010).

Množství tlejícího dřeva v porostech ovlivňují disturbance. Jedná se především o prudké větry, požáry, hmyz a patogenní houby. V závislosti na typu mortality zásoba mrtvého dřeva se mění náhle, jako je tomu v případě rozsáhlých disturbancí (požár, vichřice), nebo pomalu a nepřetržitě. Vítr a sníh zodpovídají za vývraty a zlomy kmenů, které vedou k akumulaci mrtvého dřeva, většinou ve formě ležících kmenů (Siitonen et al. 2000). V tomto případě se kmeny ihned stávají součástí vrchní vrstvy lesí půdy, což urychluje proces rozkladu. V druhém případě je mortalita způsobena houbovými patogeny a podkorním hmyzem, které vedou ke vzniku stojících souší. Ty mohou vydržet stát až 20 let než padnou na zem (Holeksa 1998, Siitonen 2001), což může významně zpomalit rychlost rozkladu (Zielonka 2006a).

Středoevropští vědci často spojují množství tlejícího dřeva s určitou fází vývoje lesa (Saniga & Schütz 2001). Největší objem mrtvého dřeva je obvykle v raných stádiích sukcese následujících přímo po disturbanci. Nejnižší objem je pak v raně dospívajících porostech a stoupá s mortalitou stromů související s věkem stromů (Zielonka 2006b). Zde je důležitým faktorem způsobujícím odumírání stromů kompetice o světlo a důležitou roli hrají i biologické faktory, jako je hmyz a houby (Holeksa 2001).

Optimální podmínky pro klíčení a následný růst smrkového zmlazení na tlejícím dřevě jsou 30-60 let po odumření stromu. Tato doba je nutná pro přeměnu čerstvě spadnutého stromu na vhodný substrát pro obnovu smrku v subalpínských podmínkách (Zielonka 2006a). Stojící smrkové souše se rozpadají obvykle do 20 let po odumření (Holeksa 1998, Siitonen

2001). K procesům rozkladu dochází až po dotyku kmenů se zemí. Stojící souše tak zpomalují proces rozkladu a doplňování tlejícího dřeva v porostech. Průměrná minimální doba potřebná k celkovému rozkladu kmenů od jejich odumření je minimálně 70-80 let a může být prodloužena až na 100 let (Zielonka 2006b). V boreálních lesích Švédska stanovil Hofgaard (1993) dobu potřebnou ke kompletnímu rozpadu kmenů dokonce na 200 let.

S rozpadem porostů, zejména stojících souší je diskutován vliv opadaných zbytků kůry a jehličí. Po odumření stojících stromů může být povrch půdy rychle zakryt velkým množstvím jehličí a odloupené kůry ze stromů (Kupferschmid et al. 2002). Zbytky kůry nemají negativní vliv na klíčení smrku. Nahromaděná kůra a jehličí okolo souší naopak vede k akumulaci živin v půdě a toto stanoviště je pak příznivé pro obnovu smrku i ostatní vegetace (Kupferschmid et al. 2002, Heurich 2001). Obnova smrku je ale vlivem opadu kůry a jehličí zpomalena (Heurich 2001). Heurich (2001) prokázal smrkovou kůru a opad, jako nejlepší stanoviště pro zmlazení jeřábu. Tento jev může být způsoben tím, že semena jeřábu jsou rozšiřována ptáky, kteří sedají na stojící souše.

Reliéf terénu

Reliéf terénu má vliv na uchycování semenáčků a početnost obnovy se podle toho na různých místech liší (Hofgaard 1993, Baier et al. 2007). Mezi konvexním a konkávním tvarem mikroreliefu jsou rozdíly v množství dopadajícího záření, mocnosti sněhu a půdní vlhkosti. Hanssen (2003) našel vysoký počet obnovy v terénních depresích, avšak její přežívání bylo velmi nízké. Hlavním důvodem vysokého počtu vyklíčených semenáčků jsou pravděpodobně lepší vlhkostní podmínky. Mortalita v terénních depresích může být způsobena zatopením jedinců (Hanssen 2003) a konkurencí s rychle rostoucí okolní vegetací (Wohlgemuth et al. 2002).

Vhodnými stanovišti pro obnovu jsou vyvýšená místa. K těm patří i vývraty stromů (Simon et al. 2011). Ta slouží jako překážky, zabraňují pohybu sněhu při odtávání, v jejich okolí dochází dříve k tání sněhu a slouží jako pasti semen, která se při šíření o ně zastaví (Baier et al. 2007). V důsledku všech těchto vlivů se v blízkosti terénních překážek vyskytuje více přirozené obnovy. Na vyvýšených místech, ke kterým patří i talíře vývratů, mají semenáčky výhodu před vegetací, která na takových stanovištích neroste, protože jsou chudá a vysychavá (Wohlgemuth et al. 2002). Význam všech těchto překážek pro obnovu stoupá na prudkých svazích (Kupferschmid Albisetti et al. 2003).

2.2.4. Banka zmlazení

Bankou zmlazení označujeme jedince přirozené obnovy, kteří se uchytili a přežívají pod zástiněm mateřského porostu. Tito jedinci různých velikostí a stáří, přítomní v porostu před odumřením hlavního stromového patra, mají nezastupitelný význam v obnově lesa (Kupferschmid et al. 2002, Schönenberger 2002, Grassi et al. 2004). Její význam je ještě větší v případech rozsáhlých disturbancí, kdy doba, která je k dispozici pro obnovu porostů, je relativně krátká, protože dospělé stromy sloužící jako zdroje reprodukčního materiálu téměř kompletně odumřely (Szwagrzyk & Szewczyk 2001) a potenciál pro nové zmlazení je velmi malý (Wohlgemuth et al. 2002). Semenačky již prošly citlivou fází klíčení před narušením porostů, a proto mohou po jejich odumření rychle reagovat a nahradit tak původní porost (Peterson & Pickett 1995, Peterson 2000). Přítomnost těchto jedinců snižuje závislost obnovení porostů na klíčových procesech regenerace, jako je dostupnost semen, vzcházení semenáčeků a pomalý růst malých semenáčeků v horských podmínkách (Schönenberger 2002).

Prizpůsobení se a další vývoj banky zmlazení po disturbanci závisí na vlastnostech lesního prostředí před disturbancí a na typu disturbance (Cooper-Ellis et al. 1999, Metslaid et al. 2007). Banka zmlazení je negativně ovlivňována hustým zápojem a okusem zvěří (Kupferschmid et al. 2002). Její mortalitu také zvyšuje konkurence s vysokou vegetací (Comeau et al. 1993). Tato mortalita se snižuje s rostoucí výškou jedinců.

Picea abies je stínomilný druh, který může přežít pod hustým zápojem dospělých stromů, avšak k úspěšnému růstu potřebuje více světelného záření, k čemuž dochází po větších či menších narušení zápoje (Wohlgemuth et al. 2002). Hlavními klíčovými faktory pro přežití semenáčeků je kvalita substrátu, ve kterém semenáček klíčí, a schopnost zajistit rostlině dostatek vody (Kozłowski 2002). Jestliže je takováto banka na půdě pod porostem vytvořena, pak brzy po narušení zápoje mohou jedinci reagovat zvýšeným výškovým přírůstem, který je mohutnější, než u nově klíčících semenáčeků (Canham 1990). Zvýšení přírůstu nemusí nastat ihned po uvolnění. Náhlý přísun velkého množství světelného záření může působit negativně na růst semenáčeků. Prizpůsobení smrku na uvolnění trvá během následujících 4-5 let (Metslaid et al. 2007). Odezva celé rostliny i celková obnovy jehlic je pomalejší u starších jedinců než u mladších (Metslaid et al. 2007).

2.2.5. Populační dynamika přirozené obnovy

Mortalita zmlazení

Na přežívání semenáčeků má vliv celá řada faktorů. Některé z nich byly uvedeny výše. Tyto faktory působí v různých fázích vývoje jedinců zmlazení odlišně. Smrk si nevytváří

dlouhodobou půdní semennou banku (Green et al. 1999), tudíž zdroj nových semen je jen po velmi krátkou dobu po disturbanci nebo musí přijít ze vzdálenějších dospělých porostů, protože dospělé stromy, sloužící jako zdroje reprodukčního materiálu, téměř kompletně odumřely.

V první fázi života jedince (klíčení) má na přežívání semenáčků největší vliv velikost semen, která má rozhodující vliv v prvních týdnech života jedince, dokud si nevytvoří pravé listy (Green et al. 1999). V této fázi typ mikrostanoviště nehraje žádnou roli. Největší mortalita obnovy je v prvním roce života jedinců, zejména v průběhu prvního léta (Lässig et al. 1995, Wohlgemuth et al. 2002). Mortalita je v tomto období obrovská (Granhus et al. 2008, Mori et al. 2004) a je způsobena zejména vysycháním substrátu. Přežití semenáčků tedy závisí na kvalitě substrátu, v kterém klíčí, a na jeho schopnosti zajistit rostlině dostatek vody (Kozłowski 2002). Především hrabanka a mechové patro rychle vysychají. Nejlepší přežívání jedinců je proto na mikrostanovištích minerální půda, humus a ležící kmeny ve vyšším stupni rozkladu, kde je pórovitost nízká a voda může pronikat volně prostřednictvím vztlínání (Green et al. 1999). Simard et al. (2003) zjistil nejvyšší přežívání semenáčků během první vegetační sezóny a následující zimy na tlejícím dřevě a nejnižší také v hrabance.

V další fázi mají na přežívání semenáčků výrazný vliv další faktory, zejména světelné poměry, vnitrodruhová kompetice a konkurence ostatních nízkých rostlin, které vedou k vysoké úmrtnosti nejmladších stádií smrku (Jonášová & Prach 2004, Zatloukal 2000). Nejmladší jedinci mají největší prostorovou a časovou variabilitu (Clark et al. 1999). Největší mortalita je právě u nejmladších jedinců, tedy u jednoletých semenáčků. S rostoucí výškou mortalita zmlazení klesá (Hanssen 2003, Baier et al. 2007). Vysoká úmrtnost přetrvává u stádií smrku do 4 – 5 let (Jonášová & Prach 2004, Zatloukal 2000, Simard et al. 2003). Streit et al. (2009) zjistil u jedinců do výšky 10 cm mortalitu 53 %, zbývajících 33 % úspěšně odrostlo a 14 % zůstalo do výšky 10 cm. U větších jedinců zaznamenal mortalitu 20 %. Kupferschmid et al. (2002) zaznamenal v porostech odumřelých po napadení lýkožroutem mortalitu u přirozeného smrkového zmlazení během prvních pěti let 73 %. Průměrná roční mortalita pak dosahovala 25 %.

Období přežívání semenáčků do doby dosažení 10 cm je více kritické než vyklíčení (Streit et al. 2009). Jádrem relativně funkční budoucí generace lesa jsou jedinci nad 20 cm výšky (Gubka 2006). Větší semenáčky jsou méně náchylné na sucho, lépe konkurují o světlo a živiny a mají větší šanci přežít po poškození např. zvěří (Hanssen 2003).

Pro malé semenáčky není nezbytný vysoký obsah živin, ale především vlhkost (Kupferschmid et al. 2002). K problémům s nedostatkem živin dochází až u starších jedinců.

Nízká dostupnost živin potřebná pro úspěšný růst jedinců je dokumentována na tlejícím dřevě (Kupferschmid & Bugmann 2005). Pokles hustoty zmlazení na tlejícím dřevě zaznamenali také (Szewczyk a Szwagrzyk 1996, Kathke & Bruelheide 2010). Tento pokles může být způsoben tím, že na stanovištích indukovaných vznikem mezery v zápoji, jako jsou kmeny, pahýly, kořenové talíře, je velká hustota zmlazení, které si s postupným růstem začne konkurovat a dochází tak k vysoké mortalitě zmlazení vlivem samoproředování (Kathke & Bruelheide 2010). Lepší přežívání je pak zaznamenáno na neporušeném povrchu (Kathke & Bruelheide 2010), lesní půdě (Szewczyk a Szwagrzyk 1996).

Růst a přírůst zmlazení

Výškový přírůst zmlazení je nejvíce ovlivněn jeho velikostí, dále zápojem porostu, který reguluje množství dopadajícího světelného záření na povrch, nadmořskou výškou oblasti, jarním průběhem tání sněhu, dobou trvání sněhové pokrývky a pokryvností okolní vegetace a křovin (Cunningham et al. 2006a). Tyto proměnné souvisí s ročním výškovým přírůstem, primárním růstem hlavního vrcholu a vrcholových větví a objemem koruny semenáčků (Cunningham et al. 2006a). S rostoucí nadmořskou výškou klesá růst stromů v důsledku nepříznivého vlivu klimatu (Kupferschmid & Bugmann 2005). Vysoká a trvalá sněhová pokrývky na jaře zvyšuje dostupnost vody v raném létě a podporuje výškový růst (Cunningham et al. 2006a). S rostoucí výškou jedinců roste i výškový přírůst (Metslaid et al. 2007), který je nejvíce stimulován světlem (Kupferschmid & Bugmann 2005). Semenáčky lépe rostou v otevřených porostech než v plně zastíněných (Mayer et al. 2004), avšak největší růst je pod mírným zápojem (Cunningham et al. 2006a), protože toto prostředí zmírňuje klimatické extrémy a výkyvy, chrání jedince před možným suchem (Jonášová & Prach 2004) a zároveň poskytuje dostatečné množství světelného záření pro fotosyntézu a teplotu půdy. Rostoucí množství světla a teplota půdy stimulují růst (Cunningham et al. 2006a).

Diskutován je vliv mikrostanoviště na výškový růst obnovy. Obecně je růst zmlazení ovlivněn komplexem interakcí vnějších proměnných, zahrnujících typ mikrostanoviště. Kupferschmid & Bugmann (2005) zjistili obdobný přírůst zmlazení na všech typech mikrostanoviště. Výjimkou byly porosty v subalpínském stupni, kde byl nízký přírůst na mikrostanovištích se dřevem. Tento pomalý výškový růst může být způsoben vysokou hustotou zmlazení na tomto mikrostanovišti a tím i vysokými konkurenčními boji mezi jedinci (Szewczyk & Szwagrzyk 1996, Kathke & Bruelheide 2010) nebo také nízkou dostupností živin požadovaných pro růst (Harmon et al. 1986).

3. CÍLE PRÁCE

Cílem dizertační práce je objasnit vývoj přirozeného zmlazení v horských lesích následující po velkoplošné disturbanci a zjistit nejdůležitější faktory, které tuto přirozenou obnovu ovlivňují. V našem případě se jednalo o odumření smrkových porostů vlivem působení lýkožrouta smrkového. Konkrétními cíli práce je zodpovědět následující otázky:

- Jaký charakter mají mateřské porosty těsně před rozpadem a deset let po odumření stromového patra? Jaký je charakter obnovy v již rozpadlých porostech?
- Jaká je hustota stávajícího přirozeného zmlazení a jeho charakteristiky (druhové složení, výšková struktura, mikrostanoviště výskytu) a jaké je druhové složení a pokryvnost vegetace v porostech v prvních letech po odumření?
- Jak se mění početnost a charakter obnovy v prvních letech po odumření mateřských porostů? Jaká je jejich mortalita mezi jednotlivými roky měření? Jak se mění mortalita zmlazení podle jednotlivých typů mikrostanovišť a podle věku a výšky zmlazení?
- Jaký je podíl banky zmlazení, která se uchytila ještě před odumřením mateřských porostů, na současné obnově v porostech deset let po odumření mateřského porostu.
- Má typ mikrostanoviště vliv na výškový přírůst zmlazení a jak se mění výškový přírůst vlivem rozpadu horního stromového patra?

Cíle jsou podrobněji rozvedeny v jednotlivých článcích kapitoly 6.

4. METODIKA

Výzkum proběhl na dvou typech výzkumných ploch založených na území NP Šumava. První skupinu tvoří 10 trvale výzkumných ploch (TVP) 50 x 50 m, které byly založeny těsně před rozpadem mateřských porostů vlivem působení lýkožrouta smrkového. Tyto plochy se nacházejí na hřebeni mezi vrcholy Trojmezna a Třístoličník, dále v oblastech Pramenů Vltavy, Na Ztraceném, Javoří slatě a u Trampusova křížku. Pro zjednodušení se tyto TVP dělí do dvou lokalit – Trojmezna (P3-P7) a Březník (P10-P14). Druhou skupinu představuje 9 čtvercových ploch 40 x 40 m, které se nacházejí v okolí Březníku, v porostech, které odumřely v 90. letech po napadení lýkožroutem smrkovým. Horní stromové patro těchto porostů je kompletně odumřelé. Rozmístění ploch můžeme rozdělit na dvě oblasti: Trojmezna a Březník.

4.1. Lokalita a přírodní podmínky zájmového území

Trojmezna

První studovaná lokalita se nachází ve druhé zóně národního parku ponechané od roku 2007 v bezzásahovém režimu. Porosty navazují na současnou první zónu Trojmezenský prales. Výzkumné plochy byly umístěny v lesních porostech na svahu hřebene mezi vrcholy Třístoličník a Trojmezna a nacházejí se v nadmořské výšce 1167–1275 m. Celkový roční úhrn srážek v této výšce se pohybuje v rozmezí 1200–1400 mm a průměrná roční teplota je přibližně 4 °C (Kopáček et al. 2002). V lesních porostech dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*, 98 %), do 2 % je zastoupen jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*).

Trojmezna hora je součástí prahorní hercynské oblasti, geologický podklad tvoří biotitické hrubozrnné žuly. Půdní typy odvozené z tohoto podkladu byly klasifikovány převážně jako ranker, podzol a kryptopodzol (Kopáček et al. 2002).

Březník

Sledovaná lokalita Březník se nachází v území vymezeném Luzenským údolím na východě a Modravskou a Roklanskou slatí na západě. Jedná se o rozsáhlé bezzásahové území, ve kterém došlo v letech 1996-2000 k odumření většiny stromového patra v důsledku napadení lýkožroutem smrkovým a dalším podkorním hmyzem. Rozmezí nadmořské výšky této oblasti je 1175-1280 m. Klima je zde vlhčí s průměrným množstvím srážek kolem 1500 mm za rok při stejné průměrné roční teplotě kolem 4 °C. Data byla sbírána jednak na trvalých plochách M. Jonášové (Jonášová & Prach 2004) založených za účelem sledování dynamiky

obnovy a vegetace v letech 1997 a 1998, jednak na trvalých plochách založených v rámci grantového projektu GAČR 206/99/1416: Diverzita a dynamika vegetace a půdních organismů ve smrkových porostech Národního parku Šumava (1999-2001). Dále zde byly založeny pro sledování dynamiky zmlazení v čerstvě odumřelých porostech nové plochy (P10 – P14). Výběr těchto ploch nebyl náhodný, ale byly vybírány záměrně tak, aby pokryly variabilitu v početnosti zmlazení.

Stanovištní podmínky

Lesní porosty v obou oblastech jsou tvořeny mozaikou horských smrčín. V oblasti Březníku se častěji vyskytují edaficky podmíněné podmáčené smrčiny. V lesních porostech dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*), méně je zastoupen jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Rostlinná společenstva jsou klasifikována převážně jako třtinové smrčiny (*Calamagrostio villosae-Piceetum*) a papratkové smrčiny (*Athyrio alpestris-Piceetum*), nebo podmáčené smrčiny (*Sphagno-Piceetum* a *Bazzanio-Piceetum*) (Neuhäuslová & Eltsova 2003). Dominantní druhy v bylinném patře odpovídají diagnostickým druhům smrkových lesů v Českém masívu (Chytrý et al. 2002). Z pohledu lesnické typologie jsou v oblasti Trojmezí zastoupeny především Kyselé smrčiny a Bukové smrčiny (Vlhká, Kamenitá a Chudá bkSM) popřípadě Podmáčené klenové smrčiny. V oblasti Březníku převažují Kyselé smrčiny, méně ale přesto významně jsou zastoupeny Podmáčené a Podmáčené chudé smrčiny, Vrchovištní smrčiny a Podmáčené klenové smrčiny.

4.1.1. Historický vývoj zájmové oblasti

Zkoumané porosty na Trojmezí vznikly koncem 19. století, kdy toto území v roce 1870 zasáhla ničivá vichřice, následovaná přemnožením lýkožrouta smrkového a asanační těžbou mezi roky 1874 až 1882. Před tímto narušením byly porosty klasifikovány jako pralesovité, starší 140 let, s téměř 100% zastoupením smrku (Jelínek 1997, Příloha 3.). Porosty tedy vznikly kombinací působení větru, lýkožrouta a asanační těžby (Svoboda & Zenáhlíková 2009). Vývoj porostů v první polovině minulého století probíhal bez zásadních lidských zásahů. Z hlediska druhové skladby převládal smrk, ojediněle byl zastoupen jeřáb a bříza (Jelínek 1997). Od roku 1950 do roku 1989, kdy se celé území ocitlo v zakázaném hraničním pásmu, byla intenzita lesnického hospodaření minimální. Od 90. let jsou porosty opakovaně ovlivňovány ničivým působením větrů a lýkožrouta smrkového, k čemuž přispělo i narušení porostů výstavbou cesty označované jako „Kalamitní svážnice“. Při vyhlášení NPŠ v roce

1991 bylo toto území spolu s Trojmezenským pralesem součástí jedné rozsáhlé první zóny. Po změně zonace v roce 1995 byly studované porosty z této první zóny vyčleněny a zahrnuty do zóny druhé. Podrobnější historický vývoj zájmové oblasti je popsán v Svoboda & Zenáhlíková (2009).

V lednu 2007 zasáhl území NPŠ ničivý orkán Kyrill, který poškodil desítky hektarů porostů nejen v okolí TVP. Poté došlo k přemnožení lýkožrouta smrkového a postupnému odumírání porostů.

Porosty čerstvě odumřelé v oblasti Březníku jsou rozdílnějšího původu, ale většina z nich byla taktéž před rokem 1862 starší 120 let. Věkové zastoupení porostů v roce 1862 a jejich poškození následné vichřice je zobrazeno v Příloze 3. Výrazně poničena byla pouze plocha P14. V současnosti jsou porosty ve stáří v průměru kolem 120 let v zóně bezzásahového režimu, ale v minulosti se zde pravděpodobně těžilo, proto se v porostech nenachází větší množství tlejícího dřeva.

4.2. Sběr dat

Sběr dat proběhl na celkem 19 TVP, které jsou rozděleny na dvě skupiny. První skupinu tvoří plochy založené ještě před odumřením porostů vlivem napadení lýkožrouta smrkového, kterému předcházela větrná smršť způsobená orkámem Kyrill v roce 2007. Druhou skupinu tvoří plochy, které odumřely v 90. letech po napadení lýkožroutem smrkovým. Data na všech plochách byla sbírána za účelem zjištění dynamiky obnovy těsně po odumření mateřského porostu a zjištění, jaký je stav obnovy s odstupem několika let v již rozpadlých porostech.

1. Plochy čerstvě napadené lýkožroutem smrkovým

Sběr dat byl proveden ve dvou oblastech NP Šumava (Příloha 1 a 2) celkem na deseti plochách 50 x 50 m (Tab. 1). První čtyři plochy byly založeny v oblasti Trojmezné již v letech 2006 – 2007 a výzkum dynamiky obnovy na nich započal v roce 2008. Další šest ploch bylo založeno v roce 2009 v oblasti Pramenů Vltavy, Trampusova křížku, Na Ztraceném a Javoří slatě a Trojmezné v porostech čerstvě napadených lýkožroutem smrkovým. Plochy byly vybírány na základě podkladů managementových map v porostech s předpokladem bezzásahového hospodaření a byly čerstvě napadeny lýkožroutem smrkovým.

Na plochách byli nejprve při zakládání ploch zaměřeni pomocí technologie FieldMap veškerí jedinci stromového patra a zaměřeno ležící mrtvé dřevo. Každá z ploch byla dále rozdělena na síť čtverců 5 × 5 m, ve které byla odhadnuta pokryvnost vegetace a odečteno množství zmlazení ve velikosti nad 0,2 m. Na základě těchto údajů bylo na každé ploše

vybráno 5 čtverců tak, aby pokrývaly variabilitu v zastoupení dominantního typu vegetace a počtu zmlazení. Pomocí drátěných značek na nich byla vytyčena permanentní síť plošek 0,5 x 0,5 m (Obr. 3 v kap. 6.1). Tato ploška je základní jednotkou, v jejímž rámci probíhá sběr dat o populační dynamice obnovy a změnách mikrostanovišť.

Tab. 1: Seznam ploch, na nichž byla sledována dynamika zmlazení. První 4 plochy byly založeny v roce 2008, dalších 6 pak v roce 2009.

Číslo	Název	Lokalita	Nadm. výška	Sběr dat			
				2008	2009	2010	2011
1	P3	Trojmezná	1275	x	x	x	x
2	P4	Trojmezná	1227	x	x	x	x
3	P5	Trojmezná	1200	x	x	x	x
4	P6	Trojmezná	1167	x	x	x	x
5	Prales 7	Trojmezná	1353		x	x	x
6	Trampus 10	U Trampusova křížku	1172		x	x	x
7	Prameny 11	Prameny Vltavy	1212		x	x	x
8	Prameny 12	Prameny Vltavy	1221		x	x	x
9	Na Ztraceném 13	Březník	1119		x	x	x
10	Javoří 14	Javoří slat'	1097		x	x	x

V každé takové plošce bylo zaznamenáno veškeré zmlazení a určen jeho druh, výška, typ poškození (okus, ohryz, vytlučení, jiné), místo poškození (hlavní terminál, boční terminál) a určeno mikrostanoviště výskytu. Podle předchozí zkušenosti byla rozlišována následující mikrostanoviště: hrabanka, kláda, pahýl, pařez, pata stromu, mech a jednotlivé druhy vegetace. Všichni živí jedinci vyšší než 10 cm byli označeni kovovým štítkem s vyraženým číslem. Věk byl odhadnut pomocí přeslenů a jizev po přeslenech u jedinců do výšky 20 cm, u kterých jsou jizvy po přeslenech dobře znatelné a ještě nedochází k velkým chybám odhadu věku. Tento způsob určování věku byl ověřován pomocí odebraných vzorků kmínků a použit i v jiných studiích (Zielonka 2006b, Bače et al. 2009). Byl zaznamenán také výskyt již odumřelého zmlazení, u kterého byl určen druh, výška, věk a mikrostanoviště. Tito jedinci byli z plochy odstraněni pro opakované zjišťování mortality.

Dále byla na čtvercových ploškách 0,5 x 0,5 m vizuálně odhadnuta pokryvnost (v procentech s přesností na 5 %) jednotlivých typů substrátu, celková pokryvnost vegetace, pokryvnost jednotlivých druhů vegetace, tlejícího dřeva podle stupně rozkladu (stupeň 1 až 5) a podle typu (ležící kmen, pahýl, pařez, vývrat = kořenový talíř vývratu) a hrabanky. Pokryvnost hrabanky byla odečtena přímo na plochách pro každou plošku, překryv stanovišť nebyl brán v úvahu. Druhům s výrazně nižší pokryvností než 5 % byla přiřazena hodnota 1 % či 0,1 %. Vizuální posouzení stupně rozkladu stojícího i ležícího tlejícího dřeva bylo provedeno pomocí klasifikace navržené Maserem et al. (1979). Mechorosty nebyly

rozlišovány na jednotlivé druhy; cévnaté rostliny se rozlišovaly podle druhů. Názvosloví vegetace je podle Kubáta et al. (2002). Na sledovaném čtverci byla zaznamenána také pokryvnost obnažených kamenů.

Měření obnovy na trvalých ploškách bylo každoročně zopakováno (2009, 2010, 2011). Postupně byli oštitkováni všichni jedinci vyskytující se v ploškách. Pokryvnost vegetace nebyla každoročně sledována z důvodu malých meziročních změn. Odečet pokryvnosti byl zopakován v roce 2011.

2. Plochy deset let po odumření hlavního stromového patra

V oblasti Březníku bylo založeno celkem 9 výzkumných ploch o velikosti 40 x 40 m pomocí technologie FieldMap; pět ploch v roce 2008 (P30 – P70) a další 4 plochy v roce 2009 (P109, 209, 309, 409). Výběr ploch respektuje vlhkostní gradient a gradient v počtu zmlazení (1175 až 12387 jedinců na hektar). Plochy založené v roce 2008 byly umístěny na již stávající plochy 20 × 20 m, kde je dokumentována změna počtu jedinců zmlazení a vývoj bylinného patra vegetace od roku 1997 resp. 1998 (Jonášová & Prach 2004). Plochy založené v roce 2009 byly vybrány tak, aby doplnily početní a vlhkostní gradient stávajících ploch. Na plochách byly zaměřeny polohy stojících živých stromů, stojících souší, stojících pahýlů (odumřelý stojící kmen do výše 1,3 m) a veškerého zmlazení (jedinci ve výšce 0 - 2 m) vyjma 1 – 2letých jedinců, u kterých se předpokládá vysoká mortalita. U každého živého stromu bylo zaznamenáno: druh, průměr v prsní výšce (1,3 m) pomocí pásma s přesností na 0,5 cm a výška stromu pomocí laseru Impulse 200 LR. U souší byl zaznamenán druh dřeviny, výška a stupeň rozkladu podle čtyřstupňové škály podle stavu koruny, kůry, kmenu, stupně hniloby. Podle této stupnice lze zhruba odhadnout stáří souše:

- 1 – čerstvá souše, čerstvě opadané jehličí nebo listí
- 2 – starší souše, bez kůry, počáteční fáze rozkladu
- 3 – tvrdá hniloba, pokročilý stupeň rozkladu, souše drží pohromadě
- 4 – nejvyšší stupeň rozkladu, měkká hniloba

Na plochách bylo zmapováno veškeré zmlazení. U každého jedince byl zaznamenán druh, výška (po 5 cm), šířka koruny pomocí výtyčky s přesností na 5 cm a mikrostanoviště výskytu. Mikrostanoviště bylo definováno podle dominantního druhu vegetace nebo pokryvu v nejbližším okolí jedince obnovy. Byla rozlišována následující mikrostanoviště: hrabanka, kláda, pahýl, pařez, vývrat, pata kmene a vegetace, která byla dále rozdělena na kategorie mech, borůvka, třtina, metlička, kapradiny a bika. U mrtvého dřeva bylo rozlišováno pět stupňů stádia rozkladu pomocí klasifikace navržené Maserem et al. (1979).

- 1 – čerstvá kláda
- 2 – kláda starší, tvrdá, počáteční stupeň hniloby
- 3 – pokročilé stádium rozkladu, vysoký stupeň hniloby, držící pohromadě
- 4 – značný stupeň hniloby a rozkladu, měkká, rozpadající se, často porostlá mechem, vegetací
- 5 – s nejvyšším stupněm rozkladu, v terénu již těžce patrné, nedržící pohromadě, většinou porostlé mechem, vegetací

Stupnice pro rozklad stojících stromů a mrtvého dřeva (ležících klád) jsou vzájemně kompatibilní, resp. jednotlivé stupně vyjadřují obdobný stupeň rozkladu, vyjma stupně 5, který není pro stojící souše relevantní. Odlišnosti v definici jsou zavedeny pro usnadnění identifikace stupně rozkladu terénními pracovníky.

Věková struktura zmlazení byla odhadnuta podle počtu přeslenů a jizev po přeslenech na vzorku 25 jedinců pro každou výškovou kategorii stromů (0 – 25 cm, 26 – 50 cm, 51 – 100 cm, 100 – 200 m, 200+ m) pro každou z devíti ploch. Veškeré zmlazení o výšce větší 10 cm bylo označeno kovovými štítky pro dlouhodobé sledování populační dynamiky a pro celé plochy byl odečten fytoocenologický snímek.

K ověření přesnosti určování věku zmlazení podle počtu přeslenů nebo jizev po přeslenech bylo odebráno v okolí výzkumných ploch 50 ks vzorků. U vybraných jedinců byla změřena výška, spočten věk pomocí počtu přeslenů a následně byla uříznuta část kmene u paty stromu a spočten počet letokruhů pomocí binokulární lupy. Tyto výsledky byly porovnány.

4.3. Zpracování dat

Porostní charakteristiky živých i odumřelých porostů byly stanoveny z dat naměřených FieldMapem a byly pro ně vypočteny základní statistické parametry (průměr, směrodatná odchylka, median). Pro zobrazení tloušťkového rozdělení byly souše rozděleny do tříd po 5 cm. Zmlazení bylo rozděleno do výškových tříd po 10 cm.

Výsledná pokryvnost vegetace na plochách byla vyhodnocena ze zjištěné pokryvnosti vegetace v jednotlivých čtvercích a ploškách. Pokryvnost jednotlivých druhů vegetace byla spočítána z naměřených hodnot, které byly přepočítány pomocí procenta celkové pokryvnosti vegetace. Pokryvnost byla odhadnuta pro následující kategorie: mechorosty, kaprad'orosty, traviny, borůvka, ostatní byliny, obnažený kámen, hrabanka, strom a náběh, ležící kmen a pahýl. Do kategorie kaprad'orosty byly zahrnuty druhy *Athyrium distentifolium* a *Dryopteris dilatata*, do skupiny traviny druhy *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*, *Carex canescens*, do skupiny borůvka *Vaccinium myrtillus*. Mezi mechorosty patřily všechny druhy

mechů a lišejníky, do skupiny bylin byly zařazeny zbývající druhy vyskytující se na plochách (*Oxalis acetosella*, *Galium harcynicum*, *Luzula sylvatica*, *Homogyne alpina*, *Trientalis europaea*, *Soldanella montana*).

Ke zjištění vlivu různých typů mikrostanovišť na výskyt obnovy nejčastější dřeviny smrku byl použit test dobré shody, odpovídající hypotéze, že výskyt zmlazení je na daném mikrostanovišti nezávislý (χ^2 -test). Byly porovnány naměřené a očekávané hustoty zmlazení rostoucího na různých typech mikrostanovišť se zbývající částí plochy. Testovány byly následující mikrostanoviště: ležící kmeny, pahýly, hrabanka, mechorosty, kaprad'orosty, traviny a ostatní byliny. Očekávané hodnoty výskytu byly spočteny podle poměrné rozlohy daného stanoviště na ploše. Protože v jednotlivých druzích vegetace se vyskytoval nízký počet jedinců zmlazení, byly tyto druhy (*A. distentifolium*, *D. dilatata*, *C. villosa*, *A. flexuosa*, *C. canescens*, *V. myrtillus*, *O. acetosella*, *G. harcynicum*, *L. sylvatica*, *H. alpina*, *T. europaea*, *S. montana*) pro další analýzy spojeny do jednoho typu mikrostanoviště – vegetace.

Mortalita zmlazení mezi jednotlivými roky měření (2008-2009, 2009-2010, 2010-2011) a mortalita mezi počátkem výzkumu a rokem 2011 byla stanovena z rozdílných počtů zmlazení mezi danými roky. Obdobně byla stanovena mortalita na jednotlivých typech mikrostanovišť, kdy byly vypočteny rozdíly mezi počtem jedinců na určitém typu mikrostanoviště mezi zkoumanými roky. Statistická významnost rozdílu v mortalitě smrkových semenáčků mezi jednotlivými kategoriemi mikrostanoviště byla testována pomocí neparametrického Kruskal-Wallis ANOVA testu a specifikována pomocí mnohonásobného porovnávání. Jako závislá proměnná byl použit počet odumřelých jedinců na daném stanovišti. Významnost byla testována mezi jednotlivými lety měření (2008-2009, 2009-2010, 2010-2011).

Dále byla stanovena mortalita podle věku semenáčků a to pro jedince do věku 8 let. Hranice 8 let byla stanovena z důvodu výskytu chyb v odečítání počtu přeslenů u starších jedinců a malého podílu zachycených jedinců příslušného věku u vyšších jedinců kolem 20 cm výšky, která byla hranicí pro odečítání věku.

Věk zmlazení byl stanoven na základě lineárního vztahu mezi počtem přeslenů a počtem letokruhů u sebraných vzorků. Pro ověření přesnosti byla spočtena míra těsnosti těchto dvou veličin pomocí korelačního koeficientu r . Přesnost vztahu byla otestována na hladině významnosti $\alpha = 0,05$.

Doba od odumření mateřského porostu se pohybovala v rozmezí 9 – 11 let podle plochy. Tento věk, respektive výška zmlazení odpovídající tomuto věku byla použita ke stanovení podílu banky zmlazení na celkovém počtu zmlazení. Byl vypočten medián výšky

odpovídající tomuto věku pro každou plochu P109 – P409. U ploch P30 – P70 nebyly měřeny výšky jednotlivých přeslenů, proto byl použit medián z hodnot pro plochy P109-P409 podle doby od odumření porostu.

Vztah mezi velikostí výškového přírůstu a celkové výšky zmlazení byl stanoven pomocí lineární regrese. Výškový přírůst zmlazení byl pozorován v posledních 15 letech. Pro jednotlivé roky byl vypočten přírůstový index pomocí růstové funkce, čímž byl ze vztahu přírůstu a jednotlivých let odstraněn vliv výšky zmlazení. Rozdílnost výškového přírůstu před a po odumření mateřského porostu byla testována pomocí testu rovnoběžnosti dvou regresních přímek.

Ke stanovení průběhu pravděpodobnosti přežívání smrkového zmlazení byl použit zobecněný lineární model, kde byla testována závislost přežívání jedinců na jeho výšce a mikrostanovišti výskytu. Typ rozdělení byl zvolen binomický. K nalezení správného modelu jsme postupovali metodou backward selekce. Kategorie mikrostanovišť byla zjednodušena metodou posteriorního slučování. Průkazný byl model s interakcí mezi výškou zmlazení a mikrostanovištěm.

Pro stanovení vnitrodruhové konkurence na daném typu substrátu byl vypočten index vnitrodruhové kompetice I_k podle následujícího vzorce: $I_k = \log(\sum h_i^2/s)$, kde h_i je výška příslušných jedinců ve čtverečku, s je plocha mikrostanoviště v daném čtverečku. Odlišnost indexů kompetice mezi mikrostanovišti byla testována neparametrickým Kruskal – Wallis testem a specifikována pomocí mnohonásobného porovnávání.

Vliv typu mikrostanoviště na výškový přírůst zmlazení mezi roky 2010 a 2011 byl testován pomocí Kruskal – Wallis testu pro výškové kategorie: 0 – 10 cm, 10 – 20 cm, 20 – 50 cm a 50 cm a výše. Do analýzy byla zahrnuta stanoviště hrabanka, mech, pahýl, ležící kmen a *Avenella flexuosa*. Rozdílnost mezi konkrétními mikrostanovišti byla porovnána metodou mnohonásobného porovnání.

Pro statistické zpracování dat byl použit program Statistica (Verze 9), R for Windows GUI (R 2.14.1) a pro zpracování dat z FieldMapu byl použit ArcGIS 9.2.

5. LITERATURA

- Ammer C., 1998: Die Fichte in der natürlichen Verjüngung des Bergmischwalds. *Allgemeine Forst Zeitschrift*, 53: 396–399.
- Bače R., Janda P., Svoboda M., 2009: Effect of microsite and upper tree layer on natural regeneration in the mountain spruce forest stand Trojmezná (Šumava National Park). *Silva Gabreta*, 15: 67–84.
- Baier R., Ettl R., Hahn C. & Gottlein A., 2006: Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps – a bioassay. *Annals of Forest Science*, 63: 339–348.
- Baier R., Meyer J. & Gottlein A., 2007: Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forest of the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research*, 126: 11–22.
- Bauer Von M. L., 2002: Walddynamik nach Borkenkäferbefall in den Hochlagen des Bayerischen Waldes. Dissertation. Technische Universität München, p. 175.
- Bauer Von M. L., Fischer A., El Kateb H., Mosandl R., 2008: Verjüngungsdynamik nach grossflächigem Borkenkäferbefall in den Fichtenwäldern der Hochlagen des Bayerischen Waldes. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* (German Journal of Forest Research) 2/3: 43 – 51 (in German).
- Bell F. W., Ter-Mikaelian M. T., Wagner R. G., 2000: Relative competitiveness of nine early-successional boreal forest species associated with planted jack pine and black spruce seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 (5): 790–800.
- Brang P., 1998: Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 626–639.
- Brang P., 2001. Resistance and elasticity: promising concepts for the management of protection forests in the European Alps. *Forest Ecology and Management*, 145: 107-119.
- Brang P., Moran J., Puttonen P., Vyse A., 2003. Regeneration of *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* in high-elevation forests of south-central British Columbia depends on nurse logs. *Forestry Chronicle*, 79: 273-279.
- Bullock J.M., Hill B.C., Silvertown J. & Sutton M., 1995: Gap colonization as a source of grassland community change – effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *Oikos*, 72: 273-282.
- Canham C. D., Denslow J. S., Platt W. J., Runkele J. R., Spies T. A. & White P. S., 1990: Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 620-631.
- Canham Ch.D., Finzi A.C., Pacala S.W. & Burbank D.H., 1994: Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 337–349.
- Clark J. S., Silman M., Kern R., Macklin E. & HilleRisLambers J., 1999: Seed Dispersal Near and Far: Patterns Across Temperate and Tropical Forests. *Ecology*, 80: 1475–1494.
- Clinton B.D. & Baker C.R., 2000: Catastrophic windthrow in the southern Appalachians: characteristics of pits and mounds and initial vegetation responses. *Forest Ecology and Management*, 126: 51–60.

- Coates K. D., 2000: Conifer seedling response to northern temperate forest gaps. *Forest Ecology and Management*, 127: 249–269.
- Comeau P.G., Braumandl T.F., Xie C.Y., 1993: Effects of overtopping vegetation on light availability and growth of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 2044–2048.
- Cooper-Ellis S., Foster D.R., Carlton G. & Lezberg A., 1999: Forest response to catastrophic wind: results from an experimental hurricane. *Ecology*, 80: 2683–2696.
- Cornett M.W., Puettmann K.J., Reich P.B., 1998: Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 196–205.
- Cunningham C., Zimmermann N.E., Stoeckli V. & Bugmann H., 2006a: Growth of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in subalpine forests in Switzerland: does spring climate matter? *Forest Ecology and Management*, 228: 19–32.
- Cunningham C., Zimmermann N.E., Stoeckli V. & Bugmann H., 2006b: Growth response of Norway spruce saplings in two forest gaps in the Swiss Alps to artificial browsing, infection with black snow mold, and competition by ground vegetation. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2782–2793.
- Davis M.A., Wrage K.J., Reich P.B., Tjoelker M.G., Schaeffer T. & Muermann C., 1999: Survival, growth and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*, 145: 341–350.
- de Chantal M., Leinonen K., Kuuluvainen T., Cescatti A., 2003: Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to an experimental canopy gap in a boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 176: 321–336.
- Diaci J., 2002: Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, 161:27–38.
- Diaci J., Pisek R. & Boncina A., 2005: Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European Journal of Forest Reserch*, 124: 29–36.
- Dobrovolný P. & Brázdil R., 2003: Documentary evidence on strong winds related to convective storms in the Czech Republic since AD 1500. *Atmospheric Research*, 67–68: 95–116.
- Drever C.R., Peterson G., Messier C., Bergeron Y. & Flannigan M.D., 2006: Can forests management based on natural disturbances maintain ecological resilience? *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2285–2299.
- Fischer A., Lindner M., Abs C., Lasch P., 2002: Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, 37: 17–32.
- Franklin J.F., Spies T.A., Van Pelt R., Carey A.B., Thornburgh D.A., Berg D.R., Lindenmayer D.B., Harmon M.E., Keeton W.S., Shaw D.C., Bible K., Chen J.Q., 2002: Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155: 399–423.
- Frelich L.E., 2002: Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press.
- Gallet C., 1994: Allelopathic potential in bilberry-spruce forests—influence of phenolic compounds on spruce seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 1009–1024.

- Granus A., Hanssen K. H. & de Chantal M., 2008: Emergence and seasonal mortality of naturally regenerated *Picea abies* seedlings: impact of overstory density and two site preparation methods. *New Forests*, 35: 75–87.
- Grassi G. & Bagnaresi U., 2001: Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient, *Tree Physiology*, 21: 959–967.
- Grassi G., Minotta G., Giannini R. & Bagnaresi U., 2003: The structural dynamics of managed uneven-aged conifer stands in the Italian eastern Alps, *Forest Ecology and Management*, 185: 225–237.
- Grassi G., Minotta G., Tonon G., Bagnaresi U., 2004: Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(1): 141–149.
- Gray L. & He F., 2009: Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology and Management*, 259: 98–106.
- Greene D.F., Zasada J.C., Sirois L., Kneeshaw D., Morin H., Charron I. & Simard M.J., 1999: A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 824–839.
- Grodzki W., Jakuš R., Bajzová E., Sitková Z., Maczka T., Škvarenina J., 2006: Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. *Annals Of Forest Science*, 63: 55–61.
- Gubka K., 2006: Effects of the altitude change on the structure of the soil protective and anti-erosive function. In: Stabilization of forest functions in biotopes disturbed by anthropogenic activity, Proceedings of conference in Opočno. pp. 537-544.
- Háněl L., 2004: Response of soil nematodes inhabiting spruce forests in the Šumava Mountains to disturbance by bark beetles and clear-cutting. *Forest Ecology and Management*, 202: 209–225.
- Hanssen K.H., 2002: Effects of seedbed substrates on regeneration of *Picea abies* from seeds. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 17: 511–521.
- Hanssen K. H., 2003: Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180: 199–213.
- Harmon M. E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack K., Cummins K.W., 1986: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15: 133-302.
- Heurich M., 2001: Waldentwicklung im montanen Fichtenwald nach grossflächigem Buchdruckerbefall im Nationalpark Bayerischer Wald. In: HEURICH, M. (ed) Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Grafenau, Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald. 99–176.
- Heurich M., 2009: Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta*, 15(1): 49–66.
- Hinsinger Ph., Plassard C., Tang C. & Jaillard B., 2003: Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: a review. *Plant Soil*, 248: 43–59.

- Hofgaard A., 1993: Structure and Regeneration Patterns in a Virgin Picea-Abies Forest in Northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4: 601–608.
- Holeksa J. & Cybulski M., 2001: Canopy gaps in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 120: 331–348.
- Holeksa J., 1998: Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest. *Monographiae Botanicae*, 82: 1–211.
- Holeksa J., 2001: Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 120:256–270.
- Holeksa J., Saniga M., Szwagrzyk J., Dziedzic T., Ferenc S. & Wodka M., 2007: Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Reserch*, 126: 303–313.
- Hörnberg G., Ohlson M. & Zackrisson O., 1997: Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1015–1023.
- Hunziker U. & Brang P., 2005: Microsite pattern of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management*, 210: 67–79.
- Jäderlund A., Zackrisson O., Dahlberg A., Nilsson M.C., 1997: Interference of *Vaccinium myrtillus* on establishment, growth, and nutrition of *Picea abies* seedlings in a northern boreal site. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 2017–2025.
- Jehl H., 2001: Die Waldentwicklung nach Windwurf in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. In: Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Nationalpark Bayerischer Wald, *Wissenschaftliche Reihe*, 14: 49–98.
- Jelínek J., 1997: Historický průzkum – Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava [Historical research – Verification of the genofond of Norway spruce *P. abies* (L.) on selected area of the Šumava National Park]. Správa Národního Parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava, nestránkováno (in Czech).
- Jezek K., 2004: Contribution of regeneration on dead wood to the spontaneous regeneration of a mountain forest. *Journal of Forest Science*, 50: 405–414.
- Jonášová M., 2001: Regenerace horských smrčín na Šumavě po velkoplošném napadení lýkožroutem smrkovým [Mountain spruce forests regeneration after a bark beetle outbreak in the Bohemian forest]. In: Aktuality šumavského výzkumu, MÁNEK J. (ed.) Sborník z konference, Srní 2.–4. dubna 2001, pp. 161–164 (in Czech).
- Jonášová M. & Prach K., 2004: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15–27.
- Jonášová M. & Matějková I., 2007: Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1907–1914.
- Kathke S. & Bruelheide H., 2010: Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*. *Forest Ecology and Management*, 259(8): 1597–1605.
- Kopáček J., Kaňa J., Šantrůčková H., Porcal P., Hejzlar J., Pícek T. & Veselý, J., 2002: Physical, chemical, and biochemical properties of soils in watersheds of the Bohemian Forest lakes: I. Plešné Lake. *Silva Gabreta*, 8: 43–66.

- Korpeľ Š. [ed.], 1991: Pestovanie lesa. Príroda, Bratislava, 465 s.
- Kozłowski T. T., 2002: Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 158: 195–221.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J., Kaplan Z., Kirchner J., Štěpánek J. (EDS.), 2002: Klíč ke květeně České republiky [Key to the flora of the Czech Republic]. Academia, Praha, 928 pp. (in Czech).
- Kulakowski D. & Veblen T.T., 2002: Influences of fire history and topography on the pattern of a severe wind blowdown in a Colorado subalpine forest. *Journal of Ecology*, 90: 806–819.
- Kulakowski D., Veblen T. T. & Bebi P., 2003: Effects of fire and spruce beetle outbreak legacies on the disturbance regime of a subalpine forest in Colorado. *Journal of Biogeography*, 30: 1445–1456.
- Kulakowski D. & Bebi P., 2004: Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen*, 2004: 47–54.
- Kupferschmid A.D., Schönenberger W., Wasem U., 2002: Tree regeneration in a Norway spruce snag stand after tree die-back caused by *Ips typographus*. *Forest Snow and Landscape Research*, 77 (1/2): 149–160.
- Kupferschmid A.D. & Bugmann H., 2005: Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 205: 251–265.
- Kupferschmid Albisetti A.D., Brang P., Schönenberger W., Bugmann H., 2003: Decay of *Picea abies* snag stands on steep mountain slopes. *Forestry Chronicle*, 79: 247–252.
- Kuuluvainen T., 1994: Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Annals Zoology Fennici*, 31: 35–51.
- Kuuluvainen T., Syrjanen K. & Kalliola R., 1998: Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *Journal of Vegetation Science*, 9: 563–574.
- Kuuluvainen T. & Kalmari R., 2003: Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 40: 401–413.
- Lässig R., Egli S., Odermatt O., Schönenberger W., Stöckli B. & Wohlgemuth T., 1995: Beginn der Wiederbewaldung auf Windwurfflächen. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 146(11): 893–911.
- Lilja S., Wallenius T., Kuuluvainen T., 2006: Structure and development of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia. *Ecoscience*, 13: 181–192.
- Liski J., 1995: Variation in soil organic carbon and thickness of soil horizons within a boreal forest stand – effect of trees and implications for sampling. *Silva Fennica*, 29: 255–266.
- Martikainen P., Siitonen J., Kaila L., Punttila P. & Rauh J., 1999: Bark beetles (*Coleoptera, Scolytidae*) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 116: 233–245.
- Maser C., Anderson R.G., Cromack K.J., Williams J.T., Martin R.E., 1979: Dead and down woody material. In: Thomas, J.W. (Ed.), *Wildlife Habitats in Managed Forests. The Blue Mountains of Oregon and Washington*, USDA, Portland, pp. 78–95.
- Mayer P., Abs C. & Fischer A., 2004: Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian Forest - key factors and relevance for forest dynamics. *Forest Ecology and Management*, 188: 279–289.

- Meiners S.J. & Handel S.N., 2000: Additive and nonadditive effects of herbivory and competition on tree seedling mortality, growth and allocation. *American Journal of Botany*, 87: 1821-1826.
- Mellander P.E., Bishop K. & Lundmark T., 2004: The influence of soil temperature on transpiration: a plot scale manipulation. *Forest Ecology and Management*, 195: 15–28.
- Metslaid M., Jogiste K., Nikinmaa E., Moser W. & Porcarcastell A., 2007: Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release. *Forest Ecology and Management*, 250: 56 – 63.
- Míchal I., 1983: Dynamika přírodního lesa I-VI [Natural forest dynamics]. *Živa*, 1-6: 8-13, 48-53, 85-88, 128-133, 163-168, 233–238 (in Czech).
- Mori A., Mizumachi E., Osono T. & Doi Y., 2004: Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 196: 287–297
- Motta R., Berretti R., Lingua E., Piussi P., 2006: Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 235: 155–163.
- Neuhäuslová Z. & Eltsová V., 2003: Climax spruce forests in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 9: 81–104.
- Nilsson U. & Örlander G., 1999: Vegetation management on grassdominated clearcuts planted with Norway spruce in southern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 1015–1026.
- Nilsson U., Gemmel P., Johansson U., Karlsson M. & Welander T., 2002: Natural regeneration of Norway spruce, Scot pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 161: 133–145.
- Ohlson M. & Zackrisson O., 1992: Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 22: 1869–1877.
- Ostfeld R.S. & Canham C.D., 1993: Effects of meadow vole population density on tree seedling survival in old fields. *Ecology*, 74: 1792-1801.
- Ott E., Frehner M., Frey H. U. & Lüscher P., 1997: Gebirgsnadelwälder. In: *Ein praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung*, Paul Haupt, Bern, Stuttgart, Wien, 287 pp.
- Palmer M.W., Mcalister S.D., Arévalo J.R., Decoster J.K., 2000: Changes in the understory during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota forests. *Journal of Vegetation Science*, 11: 841–854.
- Paluch J., 2005: The influence of the spatial pattern on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forest. *Forest Ecology and Management*, 205:283–298.
- Pellisier F., 1993: Allelopathic inhibition of spruce germination. *Acta Oecol.*, 14: 211–218.
- Peterson C.J. & Pickett S.T.A., 1995: Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology*, 76: 763–774.
- Peterson C.J., 2000: Damage and recovery of tree species after two different tornados in the same old growth forest: a comparison of infrequent wind disturbances. *Forest Ecology and Management*, 135 (1–3): 237–252.
- Prach K., Leps J. & Michalek J., 1996: Establishment of *Picea abies* seedlings in a central European mountain grassland: an experimental study. *Journal of Vegetation Science*, 7: 681-684.

- Rammig A., Fahse L., Bugmann H. & Bebi P., 2006: Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 222: 123–136.
- Šamonil P., Antolík L., Svoboda M., Adam D., 2009: Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian mountains. *Forest Ecology and Management*, 257: 1148–1156.
- Saniga M., Schütz J., 2001: Dynamics of change of share of dead wood in selected beech virgin forest in Slovakia within their development cycle. *Journal of Forest Science*, 47 (12): 557–565.
- Schelhaas M.J., Nabuurs G.J., Schuck A., 2003: Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, 9: 1620–1633.
- Schönenberger W., 2002: Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first 10 years after the 1990 storm Vivian. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 61–80.
- Schweiger J. & Sterba H., 1997: A model describing natural regeneration recruitment of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Austria. *Forest Ecology and Management*, 97: 107–118.
- Siitonen J., 2001: Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as a nexample. *Ecological Bulletins*, 49: 11–41.
- Siitonen J., Martikainen P., Puntilla P., Rauh J., 2000: Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 128: 211–225.
- Simard M. J., Bergeron Y., Sirois L., 1998: Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation Science*, 9: 575–582.
- Simard M. J., Bergeron Y. & Sirois L., 2003: Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(4): 672–681.
- Simon A., Gratzner G. & Sieghardt M., 2011: The influence of windthrow microsites on tree regeneration and establishment in an old growth mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 262: 1289–1297.
- Staelens J., Nachtergale L., Luyssaert S., Lust N., 2002: A model of wind-influenced litterfall in a mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 201–209.
- Sterba H., Monserud R.A., 1997: Applicability of the forest stand growth simulator PROGNAUS for the Austrian part of the Bohemian Massif. *Ecological Modelling*, 98: 23–34.
- Streit K., Wunder J. & Brang P., 2009: Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 257: 1902–1909.
- Svoboda M., 2006: Rekonstrukce režimu narušení (disturbancí) horského smrkového lesa na základě historických podkladů [Reconstruction of the disturbance regime in spruce mountain forests based on the historical analysis]. In: *Historie a vývoj českých lesů*, ČZU v Praze, 17. 10. 2006, Srní, s.81–84 (in Czech).
- Svoboda M., 2007: Les ve druhé zóně v oblasti Trojmezí není hospodářskou smrčinou: změní se management dřívě než vznikne rozsáhlá asanovaná plocha? [The origin of the forest in the second zone next to Trojmezí old-growth forest is natural: does the management change before it will be cut down?]. *Silva Gabreta*, 13: 1–18 (in Czech).

- Svoboda M., Zenáhlíková J., 2009: Současný stav a historický vývoj lesních porostů v druhé zóně NP Šumava kolem „Kalamitní svážnice“ v oblasti Trojmezí. *Příroda*, 28: 71-122.
- Svoboda M., Fraver S., Janda P., Bace R. & Zenahlikova J., 2010: Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260: 707–714.
- Szewczyk J. & Szwagrzyk J., 1996: Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Plant Ecology*, 122(1): 37 – 46.
- Szwagrzyk J. & Szewczyk J., 2001: Tree mortality and effects of release from competition in an old-growth fagus-abies-picea stand. *Journal of Vegetation Science*, 12: 621–626.
- Šerá B., Falta V., Cudlín P. & Chmelíková E., (2000): Contribution to knowledge of natural growth and development of mountain Norway spruce seedlings. *Ekológia*, 19: 420-434.
- Takahashi K., Homma K., Vetrova V. P., Florenzev S., Hara T., 2001: Stand structure and regeneration in a Kamchatka mixed boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 12: 627–634.
- ÚHÚL, Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2010. Ministerstvo zemědělství. Praha. ISBN 978-80-7084-995-8.
URL: <http://www.uhul.cz/zelenazprava/2010/zz2010.pdf>
- Ulanova N.G., 2000: The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management*, 135: 155–167.
- Ulbrichová I., Remeš J., Štícha V., 2009: Vyhodnocení přirozené obnovy smrku NP Šumava. URL: http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/rep2008_ulbrichova.pdf
- Vacek S. & Podrázský V., (2003): Forest ecosystems of the Šumava Mts. and their management. *Journal of Forest Science*, 49: 291-301.
- Valkonen S. & Maguire D. A., 2005: Relationship between seedbed properties and the emergence of spruce germinants in recently cut Norway spruce selection stands in Southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 210: 255-266.
- Vandenberghe Ch., Freléchoux F., Gadallah F. & Buttler A., 2006: Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? *Journal of Vegetation Science*, 17: 481-488.
- Wermelinger B., 2004: Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202: 67–82.
- Wohlgemuth T., Kull P. & Wüthrich H., 2002: Disturbance of microsites and early tree regeneration after catastrophic windthrow Vivian 1990 in Swiss mountain forests. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 17–47.
- Zatloukal V., 2000: Dynamika přirozeného zmlazení a umělých podsadů v závislosti na stanovištních poměrech v horských lesích Šumavy. In: *Konference Monitoring, výzkum a management ekosystémů NP Šumava*, 1.–2. 12. 1999, Kostelec nad Černými lesy. Praha, ČZU, FLE: 74–78.
- Zemek F. & Heřman M., 2001: Bark beetle - a stress factor of spruce forests in the Bohemian Forests. *Ecology (Bratislava)*, 20: 95-107.
- Zielonka T., 2006a: Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2614–2622.

- Zielonka T., 2006b: When does dead wood turn into a substrate for spruce regeneration? *Journal of Vegetation Science*, 17: 739–746.
- Zimmerman J. K., Pulliam W. M., Lodge D. J., Quinones-Orfila V., Fetcher N., Guzman-Grajales S., Parrotta J. A., Asbury C. E., Walker L.R. & Waide R. B., 1995: Nitrogen immobilization by decomposing woody debris and the recovery of tropical wet forest from hurricane damage. *Oikos*, 72(3): 314–322.

6. VÝSLEDKY

Tato kapitola se skládá ze dvou publikovaných článků a dvou manuskriptů připravených k publikaci:

- 6.1. ZENÁHLÍKOVÁ J., SVOBODA M., WILD J., 2010: Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava. *Silva Gabreta*, vol. 17 (1): 37 – 54.
- 6.2. ZENÁHLÍKOVÁ J., SVOBODA M., WILD J., 2011: The regeneration pattern of mountain spruce forest ten years following stand replacing disturbance in Bohemian Forest NP, Czech Republic. In prep.
- 6.3. ZENÁHLÍKOVÁ J., SVOBODA M., WILD J., 2012: Dynamika přirozené obnovy horských lesů bezprostředně po odumření mateřských porostů vlivem působení lýkožrouta smrkového. In prep.
- 6.4. SVOBODA M., FRAVER S., JANDA P., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J., 2010: Natural development and regeneration of a Central European mountain spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260: 707-714.

Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezné v Národním parku Šumava

The state and development of natural regeneration before and one year after a dieback in the tree layer of a mountain spruce forest in the Trojmezná area of the Šumava National Park

Jitka Zenáhlíková^{1,*}, Miroslav Svoboda¹ & Jan Wild²

¹ *Fakulta lesnická a dřevařská, ČZU, Kamýčká 1176, CZ-16521 Praha, Česká republika*

² *Botanický ústav AV ČR, Zámek 1, CZ-25243 Průhonice, Česká republika*

Received: 19 May 2010, Accepted: 14 January 2011

Abstract

We explored the state and development of natural regeneration of mountain spruce forests in the Šumava National Park following recent bark beetle outbreak. The forest stands in the study area were established after destruction of the initial old-growth forest by the combination of wind disturbance, bark beetle outbreak, and salvage logging activity at the end of the 19th century. The goal of this paper was to present the results for the first two years of natural regeneration dynamics following spruce bark beetle outbreak in 2008. The research was conducted on four 0.25-ha plots surveyed earlier (2006–2007) that were set up in the stands, which were left without human interventions for many decades. Since 1995, the area has been part of the second zone of the National Park. Moreover, the area of interest has been left to a spontaneous development after the windstorm Kyrill in 2007 and consequent bark beetle (*Ips typographus*) outbreak that caused an extensive dieback of the forest stands. The aim of the study was to evaluate the state and development of natural regeneration and vegetation cover in the forest. Regeneration, vegetation and microsite types were investigated on five squares 5×5 m established within four large 50×50 m plots. Within each of the 5×5 m square, permanent network of cells with size 0.5×0.5 m was established in the field. These cells were basic units for collecting data on population dynamics of regeneration. The following parameters were recorded for every individual of the regeneration bank: species, height, microsite (litter, lying logs, stumps, mosses, and species of vegetation). The presence of dead individuals in the regeneration bank was also recorded. In addition, the total cover of vegetation, cover of individual species of vegetation, dead wood cover according to decomposition stage (stage 1–5) and its type (lying logs, stump, tip-up mound), and also litter cover were visually estimated. Norway spruce (*Picea abies*) was the dominant species of the regeneration bank, when rowan (*Sorbus aucuparia*) was represented only up to 3%. The spruce individuals were present on the following microsities: lying logs, mosses, and litter. The number of regenerated individuals decreased with increasing height due to adverse conditions for its growth. The most individuals were represented in the lowest height class, mainly as one or two-year old seedlings. In 2009, there was a strong decrease in the number of seedlings compared to 2008. The largest mortality was observed for one-year seedlings (96%); then mortality declined with increasing height of regeneration. The density of seedlings below 10 cm decreased by 66% and the mortality was largest on litter and mosses microsities. The effect of the microsite type on mortality of seedlings below 10 cm was statistically significant. The mortality of spruce individuals >10 cm was only 3.2%. There was no significant difference in the mortality among the microsite types for the spruce individuals large than >10 cm. During the two-year study conducted we have observed an important effect of the structure of the tree layer before disturbance on the following stand development. Light conditions will improve with a decreasing canopy cover of the tree layer that will lead to better development of tree regeneration as well as herbaceous vegetation.

Key words: natural regeneration, *Picea abies*, microsities, regeneration mortality

ÚVOD

V posledních letech dochází na území střední Evropy k častým a rozsáhlým disturbancím horských lesů, které jsou nejčastěji způsobené větrem a následované přemnožením lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*). Tato narušení významně ovlivňují dynamiku a strukturu lesů (FISCHER et al. 2002; KULAKOWSKI & BEBI 2004; HOLEKSA et al. 2006). Poslední studie ukazují, že silné bořivé větry nejsou výjimečnou událostí a jejich relativně častý výskyt (i na území ČR) je dokumentován minimálně v posledních 500 letech (DOBROVOLNÝ & BRÁZDIL 2003). Je tedy velmi pravděpodobné, že podobné disturbance se budou vyskytovat i nadále a lesní porosty jimi budou, díky dlouhé periodě jejich vývoje, opakovaně ovlivňovány (KULAKOWSKI & BEBI 2004). Moderní ekosystémový management vychází z názoru, že ekosystémy nejsou statické, ale změny a nestabilita (nerovnovážený vývoj) jsou podstatnou součástí systémů (KULAKOWSKI & BEBI 2004). Nestabilitu představují disturbance, které jsou přirozenou součástí lesních ekosystémů a představují jeden z hlavních faktorů určujících dynamiku a strukturu lesů (FRELICH 2002).

Předpokladem trvalosti a dynamické vyváženosti přírodního společenstva je přirozená obnova. Může však probíhat jen v místech, kde se podmínky pro tento proces vytvářejí odumřením nebo rozpadem jednotlivých složek starší generace lesa (KORPEL 1991). Po každém narušení přírodní cenózy následuje její regenerace (MÍCHAL 1983). Disturbance tedy neohrožují existenci lesa (KULAKOWSKI & BEBI 2004), naopak slouží k obnovení lesů a napomáhají jejich regeneraci. Způsobují uvolnění zápoje a obecně hrají důležitou roli při tvorbě a uspořádání rostlinných společenstev. Narušení půdy podporují klíčení a zvyšují bohatost druhů (MAYER et al. 2004).

Úspěšná přirozená obnova může být limitována nevhodnými podmínkami pro klíčení, ale také nízkým přežíváním semenáčků (GRANHUS et al. 2008). Přežívání a vývoj semenáčků je ovlivňován řadou přirozených biotických i abiotických faktorů. Mezi nejdůležitějšími se uvádí mráz, pohyb sněhu, poškození zvěří a konkurence přízemní vegetace. Proces přirozené obnovy v horských polohách dále ztěžuje nepříznivý vliv klimatu a dlouhá perioda semenných let. Vývoj semenáčků je ovlivňován populační dynamikou stromového patra (KORPEL 1991), která určuje počet plodných stromů, frekvenci výskytu semenných roků, stav půdního povrchu a zápoj, který ovlivňuje dostupnost světelného záření umožňujícího lepší odrůstání obnovy (BRANG 1998; DIACI 2002; DE CHANTAL et al. 2003; BAIER et al. 2007). V rané fázi vývoje je smrk považován za stín tolerantní druh, může tak docházet k uchycování semenáčků pod zápojem mateřského porostu. Přítomnost semenné banky a banky semenáčků

v porostech ještě před vznikem disturbance je důležitá, což potvrzují i další studie (SCHÖNENBERGER 2002; WOHLGEMUTH & KULL 2002; RAMMIG et al. 2006; ILISSON et al. 2007). Tito jedinci různorodých výšek a stáří jsou lépe schopni konkurovat vysoké vegetaci, která se rychle rozvíjí po rozpadu horního patra. Dále se obnova kolem nich může postupně rozšiřovat (GRASSI et al. 2004). Přítomnost banky zmlazení snižuje závislost vzniku nové generace stromového patra na zásadních procesech regenerace (RAMMIG et al. 2006). Zejména světelné poměry, vnitrodruhová konkurence i konkurence ostatních nízkých rostlin vedou k vysoké úmrtnosti nejmladších generací smrku do 4–5 let (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). V několika prvních letech po vyklíčení semenáček může být jejich mortalita vysoká (NILSSON et al. 2002; GRANHUS et al. 2008) a s rostoucí výškou a věkem pak klesá (HANSSEN 2003).

Výskyt obnovy je závislý nejen na struktuře mateřského porostu, ale také na typu substrátu. Závislost výskytu zmlazení na typu mikrostanoviště byla prokázána v mnoha studiích (HOFGAARD 1993; KUULUVAINEN & KALMARI 2003; JONÁŠOVÁ 2004; BAIER et al. 2007; JONÁŠOVÁ & MATĚJKOVÁ 2007; SVOBODA 2007). Dále byla potvrzena preference tlejícího dřeva (ležící kmeny, vývraty, pahýly) (KORPEL 1989; KUULUVAINEN et al. 1998; HOFGAARD 1993; HOLEKSA 1998; JONÁŠOVÁ 2004; SVOBODA 2005; ZIELONKA 2006a; BAIER et al. 2007), které hraje důležitou roli v dostupnosti vody (BAIER et al. 2007), ochraně obnovy (SCHÖNENBERGER 2002; KUPFERSCHMID 2003; MATĚJKOVÁ & JONÁŠOVÁ 2004) a dynamice živin (ILISSON et al. 2007). Dalším faktorem ovlivňujícím obnovu je proces sukcese vegetace (RAMMIG et al. 2006). Rozložení a skladba vegetace může určovat, zda se semenáčky budou vyskytovat, či nikoli (KUULUVAINEN 1994). Nejvhodnějšími substráty pro uchycení a klíčení semenáček jsou mechorosty, které dobře vážou vlhkost, hrabanka (HANSSEN 2003) a tlející dřevo (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). Jako nejlepší stanoviště pro odrůstání se udává hrabanka (HANSSEN 2003) a tlející dřevo (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004).

Na dynamiku obnovy působí celá řada vnějších a vnitřních faktorů. Jaké faktory jsou to v našich podmínkách, a jak konkrétně na obnovu působí, se pokoušíme zjistit v rámci studie, v níž na 4 trvalých výzkumných plochách (TVP) sledujeme obnovu lesa před a po narušení. V této práci jsou prezentovány výsledky za první dva roky měření – v roce napadení porostů lýkožroutem smrkovým (2008) a v prvním roce po odumření (2009). Díky znalosti struktury lesa před jeho poškozením můžeme pozorovat, jaký vliv má struktura a stav porostu před narušením na jeho následující vývoj.

Cílem práce bylo vyhodnotit stav přirozené obnovy a její další vývoj v horském smrkovém lese těsně před a po rozpadu horního stromového patra v důsledku žíru způsobeného lýkožroutem smrkovým. Dílčí cíle této práce byly: 1) zjistit počet jedinců před

narušením a změny v počtech jedinců během dalšího vývoje; 2) charakterizovat věkovou a výškovou strukturu zmlazení; 3) zjistit jaké druhy mikrostanovišť se v porostech vyskytují, jaká je jejich pokrývnost; 4) jak jednotlivá mikrostanoviště ovlivňují obnovu; a 5) jaká je mortalita zmlazení v prvních letech po rozpadu mateřského porostu.

METODIKA

Popis lokality a přírodních poměrů

Sběr dat byl proveden v jihovýchodní části Národního parku Šumava (NPŠ). Studovaná lokalita se nachází ve druhé zóně národního parku ponechané od roku 2007 v bezzásahovém režimu, která navazuje na současnou první zónu Trojmezenský prales. Výzkumné plochy byly umístěny v lesních porostech na svahu hřebene mezi vrcholy Třístoličník a Trojmezná (48°47' N, 13°49' E) a nacházejí se v nadmořské výšce 1167–1275 m. Celkový roční úhrn srážek v této výšce se pohybuje v rozmezí 1200–1400 mm a průměrná roční teplota je přibližně 4 °C (KOPÁČEK et al. 2002). V lesních porostech dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*, 98 %), do 2 % je zastoupen jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Lesní fytoocenóza je tvořena převážně soubory lesních typů (SLT) 7N, 8N, 7V a 8V (Lesní hospodářský plán 2003–2012, Správa NPŠ; Typologický systém Ústavu pro hospodářskou úpravu lesů – ÚHÚL, PLÍVA 1991). Rostlinná společenstva jsou klasifikována jako třtinové smrčiny (*Calamagrostio villosae-Piceetum*) a papratkové smrčiny (*Athyrio alpestris-Piceetum*) (NEUHÄUSLOVÁ & ELTSOVA 2003). Dominantní druhy v bylinném patře odpovídají diagnostickým druhům smrkových lesů v Českém masívu (CHYTRÝ et al. 2002). Trojmezná hora je součástí prahorní hercynské oblasti, geologický podklad tvoří biotitické hrubozrnné žuly. Půdní typy odvozené z tohoto podkladu byly klasifikovány převážně jako ranker, podzol a kryptopodzol (KOPÁČEK et al. 2002).

Historický vývoj zájmové oblasti

Zkoumané porosty vznikly koncem 19. století, kdy toto území v roce 1870 zasáhla ničivá vichřice, následovaná přemnožením lýkožrouta smrkového a asanační těžbou mezi roky 1874 až 1882. Před tímto narušením byly porosty klasifikovány jako pralesovité, starší 140 let, s téměř 100% zastoupením smrku (JELÍNEK 1997). Porosty tedy vznikly kombinací působení větru, lýkožrouta a asanační těžby (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Vývoj porostů v první polovině minulého století probíhal bez zásadních lidských zásahů. Z hlediska druhové skladby převládal smrk, ojediněle byl zastoupen jeřáb a bříza (JELÍNEK 1997). Od roku 1950

do roku 1989, kdy se celé území ocitlo v zakázaném hraničním pásmu, byla intenzita lesnického hospodaření minimální. Od 90. let jsou porosty opakovaně ovlivňovány ničivým působením větrů a lýkožrouta smrkového, k čemuž přispělo i narušení porostů výstavbou cesty označované jako „Kalamitní sváznice“. Při vyhlášení NPŠ v roce 1991 bylo toto území spolu s Trojmezenským pralesem součástí jedné rozsáhlé první zóny. Po změně zonace v roce 1995 byly studované porosty z této první zóny vyčleněny a zahrnuty do zóny druhé. Podrobnější historický vývoj zájmové oblasti popsali SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ (2009).

V lednu 2007 zasáhl území NPŠ ničivý orkán Kyrill, který poškodil desítky hektarů porostů nejen v okolí TVP. Poté došlo k přemnožení lýkožrouta smrkového a postupnému odumírání porostů.

Sběr dat

Data byla sbírána na existujících TVP založených v letech 2006–2007 a umístěných v lesních porostech na svahu pod hřebenem mezi vrcholy Třístoličník a Trojmezdná hora. Jedná se o čtyři TVP (P3–P6) o rozloze 0,25 ha (50×50 m), které byly detailně zmapovány (stromové patro, tlející dřevo, zmlazení, vegetace) technologií FieldMap (www.fieldmap.cz). Obecné charakteristiky ploch 50×50 m z měření v letech 2006–2007 jsou uvedeny v Tabulce 1 (podrobnosti SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Každá z ploch byla rozdělena na síť čtverců 5×5 m, v níž byla odhadnuta pokryvnost vegetace a odečteno množství zmlazení (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009).

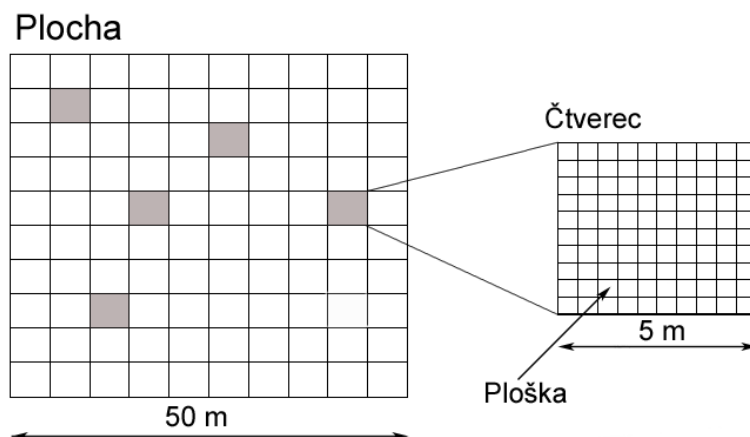
Tabulka 1. Obecné charakteristiky ploch 50×50 m (z práce SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009).

Table 1. Basic characteristics of the plots of 50×50 m (from SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009).

Plocha / Plot	P3	P4	P5	P6
Nadmořská výška (m n.m.) / Altitude (m a.s.l.)	1275	1227	1200	1167
Počet živých stromů na 1 ha/ Nr. of living trees per 1 ha	732	480	364	624
Počet souší nad 1,3 m výšky na 1 ha/ Nr. of dead trees at 1,3 m height per 1 ha	848	548	276	492
Objem ležícího tlejícího dřeva / Volume of lying decaying wood (m ³ .ha ⁻¹)	60,2	66	127,9	136
Zápoj/ Canopy density (%)	69,3	63,4	58,4	81
Smrkové zmlazení (výšky 0,21–2,5 m) / Spruce regeneration (heights of 0.21–2.5 m) (ind.ha ⁻¹)	2 964	5 512	12 788	21 608
Zmlazení jeřábu (výšky 0,21–2,5 m) / Rowan regeneration (heights of 0.21–2.5 m) (ind.ha ⁻¹)	636	152	616	2 952

Na základě těchto údajů bylo v roce 2008 na každé ploše vybráno 5 čtverců pro následující výzkum tak, aby pokrývaly variabilitu v počtu jedinců zmlazení a zastoupení dominantního typu vegetace. Jednotlivé čtverce byly vybírány záměrně podle výskytu dostatečného

množství zmlazení různých výškových tříd. Na každém z pěti čtverců byla vyznačena trvalá síť plošek 0,5×0,5 m stabilizovaná pomocí kovových jehel. Tato ploška je základní jednotkou, v jejímž rámci probíhá sběr dat o populační dynamice obnovy a změnách mikrostanovišť (Obr. 1).



Obr. 1. Schéma uspořádání trvalých výzkumných ploch (50×50 m) rozdělených na 100 čtverců (5×5 m), z kterých bylo vždy vybráno 5 čtverců dále rozdělených na 100 plošek 0,5×0,5 m.

Fig. 1. Scheme of arrangement of permanent research plots (50×50 m) divided into 100 squares (5×5 m), of which five squares were selected, and each was subdivided into 100 patches 0.5×0.5 m.

V každé plošce bylo v roce 2008 zaznamenáno veškeré zmlazení, u něhož byly zjišťovány: druh, výška, mikrostanoviště výskytu (hrabanka, ležící kmen, pahýl, pařez, mechorosty a jednotlivé druhy vegetace). Věk byl odhadnut pomocí přeslenů a jizev po přeslenech u jedinců do výšky 20 cm, u kterých jsou jizvy po přeslenech dobře znatelné a ještě nedochází k velkým chybám odhadu věku. Tento způsob určování věku byl ověřován pomocí odebraných vzorků kmínků a použit i v jiných studiích (ZIELONKA 2006b; BAČE et al. 2009). Byl zaznamenán také výskyt již odumřelého zmlazení, u kterého byl určen druh, výška, věk a mikrostanoviště. Tito jedinci byli z plochy odstraněni pro opakované zjišťování mortality. Počet odumřelých jedinců v roce 2008 zahrnuje jedince odumřelé i několik let zpět, mortalitu za jeden rok udává počet nalezených odumřelých jedinců v roce 2009. Nebyli jsme však schopni nalézt všechny odumřelé jedince, především malé, jedno- až dvouleté semenáčky, které se velmi těžce hledají a rychle rozpadají. Charakteristiky mortality zmlazení mezi roky 2008 a 2009 pomocí počtu nalezených odumřelých jedinců byly proto vyhodnoceny pro zmlazení vyšší než 10 cm. Dále byla na čtvercových ploškách 0,5×0,5 m vizuálně odhadnuta pokryvnost (v procentech s přesností na 5 %) jednotlivých typů substrátu, celková pokryvnost vegetace, pokryvnost jednotlivých druhů vegetace, tlejícího dřeva podle stupně rozkladu (stupeň 1 až 5) a podle typu (ležící kmen, pahýl, pařez, vývrát = kořenový talíř vývratu) a hrabanky. Pokryvnost hrabanky byla odečtena přímo na plochách pro každou

plošku, překryv stanovišť nebyl brán v úvahu. Druhům s výrazně nižší pokryvností než 5 % byla přiřazena hodnota 1 % či 0,1 %.

Vizuální posouzení stupně rozkladu stojícího i ležícího tlejícího dřeva bylo provedeno pomocí klasifikace navržené MASEREM et al. (1979). Mechorosty nebyly rozlišovány na jednotlivé druhy; cévnaté rostliny se rozlišovaly podle druhů. Názvosloví vegetace je podle KUBÁTA et al. (2002). Na sledovaném čtverci byla zaznamenána také pokryvnost obnažených kamenů.

Toto měření obnovy bylo zopakováno v roce 2009 ve stejné čtvercové síti na ploškách 0,5×0,5 m jako v roce 2008. Nově byl navíc zaznamenán druh poškození (okus, ohryz, vytlučení, jiné) a místo poškození (hlavní terminál, boční terminál), všichni jedinci větší než 10 cm byli označeni pomocí drátku kovovým štítkem pro další sledování jednotlivých jedinců a číslo štítku bylo zaznamenáno. Bude tak možno v příštích letech sledovat individuální vývoj jedinců, zachytit přesuny mezi výškovými třídami, stagnaci růstu a mortalitu v určitých výškových třídách.

Zpracování dat

Výsledná pokryvnost vegetace na ploše byla vyhodnocena ze zjištěné pokryvnosti vegetace v jednotlivých čtvercích a ploškách. Pokryvnost jednotlivých druhů vegetace byla spočítána z naměřených hodnot, které byly přepočítány pomocí procenta celkové pokryvnosti vegetace. Pokryvnost byla odhadnuta pro následující kategorie: mechorosty, kaprad'orosty, traviny, borůvka, ostatní byliny, obnažený kámen, hrabanka, strom a náběh, ležící kmen a pahýl. Do kategorie kaprad'orosty byly zahrnuty druhy *Athyrium distentifolium* a *Dryopterix dilatata*, do skupiny traviny druhy *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*, *Carex canescens*, do skupiny borůvka *Vaccinium myrtillus*. Mezi mechorosty patřily všechny druhy mechů a lišejníky, do skupiny bylin byly zařazeny zbývající druhy vyskytující se na plochách (*Oxalis acetosella*, *Galium harcynicum*, *Luzula sylvatica*, *Homogyne alpina*, *Trientalis europaea*, *Soldanella montana*).

Ke zjištění vlivu různých typů mikrostanovišť na výskyt obnovy nejčastější dřeviny smrku byl použit test dobré shody, odpovídající hypotéze, že výskyt zmlazení je na daném mikrostanovišti nezávislý (χ^2 -test). Byly porovnány naměřené a očekávané hustoty zmlazení rostoucího na různých typech mikrostanovišť se zbývající částí plochy. Testovány byly následující mikrostanoviště: ležící kmeny, pahýly, hrabanka, mechorosty, kaprad'orosty, traviny a ostatní byliny. Očekávané hodnoty výskytu byly spočteny podle poměrné rozlohy daného stanoviště na ploše. Protože v jednotlivých druzích vegetace se vyskytoval nízký

počet jedinců zmlazení, byly tyto druhy (*A. distentifolium*, *D. dilatata*, *C. villosa*, *A. flexuosa*, *C. canescens*, *V. myrtillus*, *O. acetosella*, *G. hircynicum*, *L. sylvatica*, *H. alpina*, *T. europaea*, *S. montana*) pro další analýzy spojeny do jednoho typu mikrostanoviště – vegetace.

Závislost věku zmlazení na jeho výšce (u zmlazení do výšky 20 cm) byla ověřena pomocí korelační analýzy, byly vypočteny hodnoty korelačních koeficientů.

Mortalita zmlazení mezi roky 2008 a 2009 byla rozlišována pro dvě výškové kategorie smrkového zmlazení – zmlazení do výšky 10 cm (včetně) a zmlazení nad 10 cm výšky.

Výše mortality smrkového zmlazení do výšky 10 cm ($M_{<10}$) byla odvozena z následující rovnice:

$M_{<10} = N_{2008} - N_{2009} + S_{2009} - M_{>10}$; kde N_{2008} a N_{2009} jsou počty všech živých jedinců v roce 2008, resp. 2009, S_{2009} je počet živých jednoletých jedinců v roce 2009 a $M_{>10}$ počet nalezených odumřelých jedinců smrku nad 10 cm. Pro jednotlivá mikrostanoviště byl sledován pokles hustoty zmlazení do výšky 10 cm na 1 m² mikrostanoviště mezi roky 2008 a 2009. Vliv mikrostanoviště na výši mortality zmlazení byl testován pomocí jednocestné analýzy variance a mnohonásobného porovnávání (Tukey HSD test). Dále byly testovány rozdíly v hustotě zmlazení na m² mikrostanoviště mezi jednotlivými mikrostanovišti.

Mortalita pro smrkové zmlazení větší než 10 cm byla stanovena z $M_{>10}$ v roce 2009 a počtu obnovy větší než 10 cm v roce 2008. Pokles zmlazení na jednotlivých substrátech byl stanoven z počtu zmlazení v roce 2008 a počtu nalezených odumřelých jedinců na jednotlivých typech mikrostanovišť.

Přesnější mortalita pro jedince do věku 8 let byla stanovena ze změny početnosti obnovy všech 8 věkových tříd mezi roky 2008 a 2009. Hranice 8 let byla stanovena z důvodu výskytu chyb v odečítání počtu přeslenů u starších jedinců a malého podílu zachycených jedinců příslušného věku u vyšších jedinců kolem 20 cm výšky, která byla hranicí pro odečítání věku.

K výpočtům statistických testů byl použit program Statistica (Version 9).

VÝSLEDKY

Výchozí stav obnovy těsně před odumřením porostů – v roce 2008

V obnově porostů druhově převažoval smrk *Picea abies* (97 %), jeřáb *Sorbus aucuparia* byl zastoupen do 3 % (Tab. 2).

Nejvyšší počty jedinců byly u jedno- až tříletých semenáčků smrku (Tab. 2). Jejich podíl na obnově se mezi plochami lišil. Největší byl na plochách P3 a P4 (průměrně 75 a 63 %),

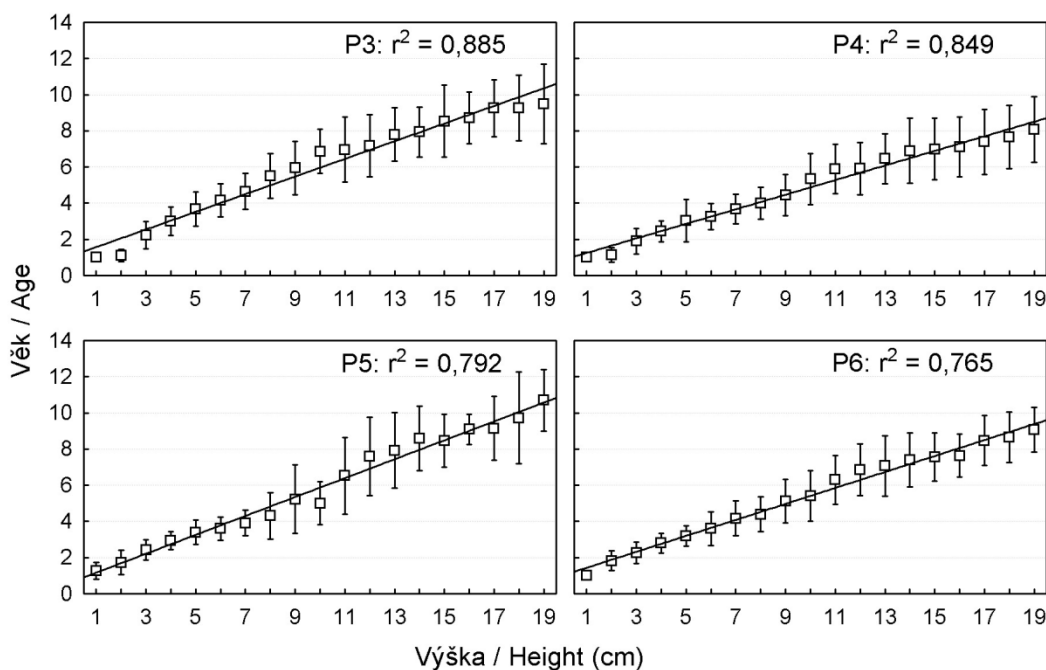
kde jejich podíl ve čtverci 5×5 m dosahoval až 85 % veškerého zmlazení. Oproti tomu na plochách P5 a P6 se podílely na obnově 21 a 14 %. Početnost zmlazení hlavní dřeviny smrku se v jednotlivých výškových třídách mezi plochami lišila (Tab. 2). Ve výškové struktuře porostů dominovali nejmenší jedinci, početnost obnovy klesala po dosažení výšky 30–40 cm, tito jedinci tvořili maximálně 4 % celkového zmlazení smrku (Tab. 2).

V případě zmlazení smrku do výšky 20 cm byl prokázán zřetelný vztah mezi průměrným věkem a výškou. Jedinec o výšce 10 cm dosahoval průměrně věku 5–7 let, jedinec výšky 20 cm věku 14 let (Obr. 2).

Tabulka 2. Charakteristiky zmlazení na jednotlivých plochách v roce 2008. Tabulka udává celkový počet zmlazení, procentuální podíl jeřábu z celkového počtu zmlazení (podíl smrku je dopočet do 100 %), podíl 1–3letých jedinců z celkového počtu zmlazení a počet smrkového zmlazení v jednotlivých výškových třídách. Veškeré počty jsou součty početností z pěti čtverců 5×5 m na jednotlivých plochách (tj. na 125 m²).

Table 2. Regeneration characteristics of the particular plots in 2008. This table shows the total number of regeneration, percentage of rowan (percentage of spruce is calculation to 100%), percentage of 1–3-year-old individuals of the total number of regeneration, and number of spruce regeneration according to height class; all numbers are sums of five squares 5×5 m on each plot (i.e. 125 m²).

Plocha /Plot	Celk. počet / Sum	Jeřáb / Rowan (%)	<3 roky / <3 years (%)	Výšková třída (smrk) / Height class (spruce) (cm)						
				1–10	11–20	21–50	51–100	101–150	151–200	200+
P3	2995	1,1	75	2609	241	111	2			
P4	1743	0,3	63	1262	279	185	11			
P5	874	1,0	21	323	158	252	79	34	14	5
P6	1571	3,0	14	410	552	519	42	1		



Obr. 2. Závislost věku (zjištěného odečtením počtu přeslenů) na průměrné výšce pro zmlazení do výšky 20 cm. Chybové úsečky značí směrodatnou odchylku průměru.

Fig. 2. Relationship of the age on the mean height of spruce saplings until 20 cm of height. Error bars indicate standard deviation of the mean.

Rozmístění obnovy neodpovídalo zastoupení mikrostanovišť v rámci ploch (χ^2 -test, $p < 0,001$, Tab. 3). Vyšší pozorovaná četnost jedinců smrkového zmlazení ve srovnání s očekávanou četností byla nalezena na všech plochách u mikrostanoviště typu ležící kmen a pahýl (Tab. 3) a částečně u hrabanky a mechorostů. Celkově nejvíce preferovaným mikrostanovištěm byly na plochách P3 a P4 mechorosty, na ploše P5 a P6 ležící kmen.

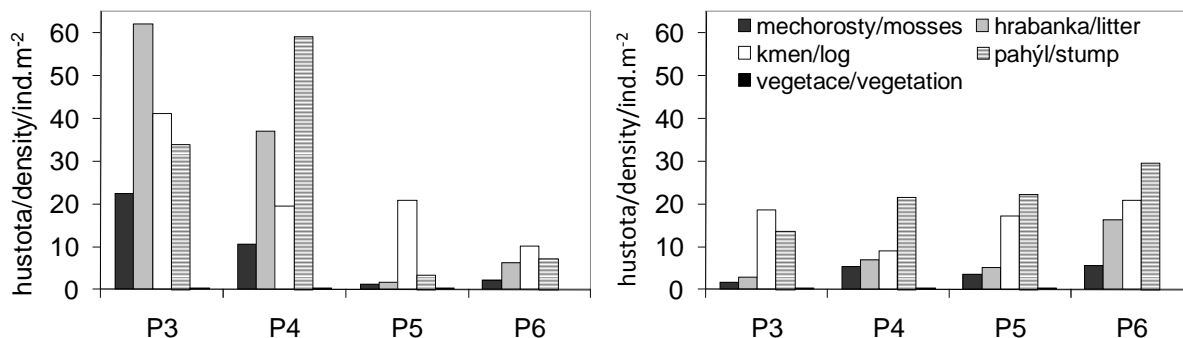
Tabulka 3. Naměřené a očekávané počty jedinců smrkového zmlazení na jednotlivých typech mikrostanovišť a jejich plošné zastoupení podle jednotlivých ploch z roku 2008. Údaje jsou z pěti vybraných čtverců 5×5 m na každé ploše (χ^2 test; *** $p < 0,001$; * $p < 0,05$).

Table 3. Observed and expected numbers of spruce saplings on particular microsite types and their areal proportion according to plots in 2008. Data are from five squares of 5×5 m on each plot (χ^2 test; * $p < 0.05$; *** $p < 0.001$).

Mikrostanoviště / Microsite	Pokryvnost / Cover (%)				Počet zmlazení smrku (očekávaný počet) / Number of spruce saplings (expected number)			
	P3	P4	P5	P6	P3	P4	P5	P6
Mechorosty / Mosses	36	32	29	20	1203 (1101)***	626 (538)***	159 (219)***	180 (314)***
Borůvka / Bilberry	24	26	25	33	0 (619)***	0 (445)***	0 (189)***	0 (501)***
Traviny / Grasses	10	15	9	4	13 (294)***	3 (219)***	5 (80)***	0 (64)***
Kaprad'orosty / Ferns	4	8	5	2	0 (149)***	0 (120)***	0 (52)***	0 (30)***
Byliny / Herbage	4	1	7	5	10 (151)***	0 (13)***	0 (51)***	0 (69)***
Hrabanka / Litter	17	12	21	19	1154 (433)***	574 (192)***	150 (175)*	541 (278)***
Ležící kmene / Logs	6	12	11	16	475 (167)***	426 (190)***	504 (94)***	632 (231)***
Pahýl / Stump	2	1	1	2	108 (49)***	108 (20)***	47 (6)***	171 (38)***
Celkem / Sum*	103	107	108	101	2963	1737	865	1524

*součet pokryvností vegetace není roven 100 % z důvodu překryvu mikrostanovišť
sum of vegetation cover does not equal to 100 % due to overlap of microsites

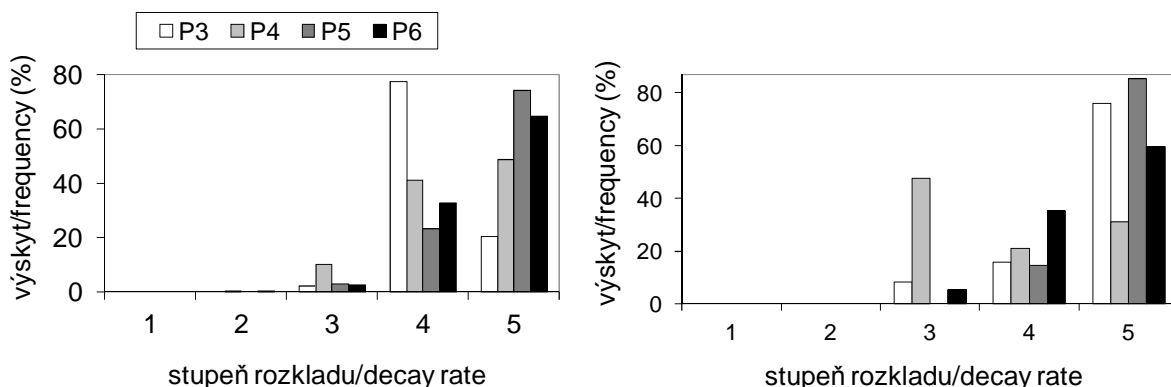
Početnost obnovy na jednotlivých typech mikrostanoviště se lišila i v závislosti na výšce jedinců. Celkové počty jedinců na plochách do výšky 10 cm dosahovaly nejvyšších hodnot na mikrostanovištích hrabanka (2 428 ind.), mechorosty (2 172 ind.) a ležící kmen (2 046 ind.). Nejmenší jednoleté semenáčky se nejvíce vyskytovaly v hrabance a mechorostech (49 % a 42 %). U obnovy vyšší než 10 cm byl nejvyšší počet na ležících kmenech (1 022 ind.), přibližně o třetinu méně v hrabance (658 ind.) a o necelou polovinu méně v mechorostech (552 ind.). Hustota zmlazení (počet jedinců na 1 m² mikrostanoviště) o výšce menší nebo rovné 10 cm byla největší na třech typech mikrostanovišť, v hrabance na ploše P3, na pahýlu na P4 a na ležících kmenech na zbylých plochách. Zmlazení větší než 10 cm dosahovalo největší hustoty na všech plochách na tlejícím dřevu (Obr. 3).



Obr. 3. Hustota smrkového zmlazení podle mikrostanovišť na jednotlivých plochách (P3–P6). Vlevo zmlazení do výšky 10 cm, vpravo zmlazení nad 10 cm.

Fig. 3. Density of spruce regeneration according to microsites on individual plots (P3–P6). Left plot for spruce saplings <10 cm, right plot for spruce saplings >10 cm.

Zmlazení upřednostňovalo kmeny a pahýly v pokročilejším stadiu rozkladu, na čerstvě odumřelých stromech žádné zmlazení nerostlo (Obr. 4). Se vzrůstajícím stupněm rozkladu tlejícího dřeva rostla četnost výskytu zmlazení. Na souhrnném mikrostanovišti vegetace, ačkoli pokrývalo většinu povrchu plochy, byl podíl jedinců smrku minimální.



Obr. 4. Proporční zastoupení veškerého zmlazení na ležících kmenech (vlevo) a pahýlech (vpravo) podle stupňů rozkladu tlejícího dřeva.

Fig. 4. Frequency distribution of all regeneration on logs (left) and snags (right) according to they decay rate.

Poškození přirozené obnovy zvíř

V roce 2009 bylo u měřeného zmlazení zjišťováno poškození. U smrkového zmlazení byl nejčastější příčinou poškození ohryz (pravděpodobně drobnými hlodavci), u jeřábu pak okus zvíř. U smrkového zmlazení bylo poškozeno jen 2,5 % celkového počtu jedinců. Jeřáb byl poškozen daleko více – až 47 % jeho obnovy. Nejvíce poškozených jedinců se u smrku nacházelo ve výškové třídě 20–50 cm, u jeřábu pak 50–100 cm.

Mortalita

Za první dva roky pozorování vývoje porostů lze stanovit mortalitu ze dvou sledovaných ukazatelů: prvním jsou nalezení odumřelí jedinci, druhým meziroční změny početnosti výškových a věkových tříd. Mortalita smrkového zmlazení se mezi plochami lišila, pohybovala se v rozmezí 7–68 %. K největšímu úbytku zmlazení došlo na ploše P3, a to o více než polovinu původního počtu (o 1 633 jedinců), nejnižší pokles početnosti byl na ploše P6. Na všech plochách nejvíce poklesla početnost u nejmladších jedinců.

Nalezení odumřelí jedinci – mortalita zmlazení nad 10 cm

V roce 2008 bylo nalezeno 83 odumřelých jedinců (Tab. 4), tento údaj zahrnuje jedince odumřelé i několik let zpět. V roce 2009 bylo nalezeno 80 odumřelých jedinců, kteří představují zmlazení odumřelé během jednoho roku. Mrtví jedinci pocházeli rovnoměrně ze všech ploch. Průměrná výška všech nalezených jedinců z obou sběrů dohromady byla 30 cm, kdy největší jedinci se nacházeli na ploše P5 (Tab. 4). Meziroční mortalita mezi roky 2008 a 2009 pro smrkové zmlazení výšky větší než 10 cm představovala průměrně 3,2 %, největší byla na ploše P3 (Tab. 4).

Většina nalezených jedinců byla do výšky 30 cm, vyjma plochy P5, kde se vyskytovali i tři jedinci nad 1 m výšky. Odumřelí jedinci se vyskytovali na mikrostanovištích mechorosty, hrabanka, kmen a pahýl, která jsou zmlazením nejvíce preferována (Tab. 3, Obr. 3). Mortalita mezi roky 2008 a 2009 vzhledem k počtu zmlazení na jednotlivých substrátech byla mezi stanovišti zastoupena rovnoměrně: nejvyšší byla na mikrostanovišti hrabanka (4,0 %), následoval ležící kmen (3,8 %), pahýl (2,8 %) a nejméně mechorosty (1,4 %). Nulová mortalita byla ve vegetaci, kde nebyl nalezen žádný odumřelý jedinec.

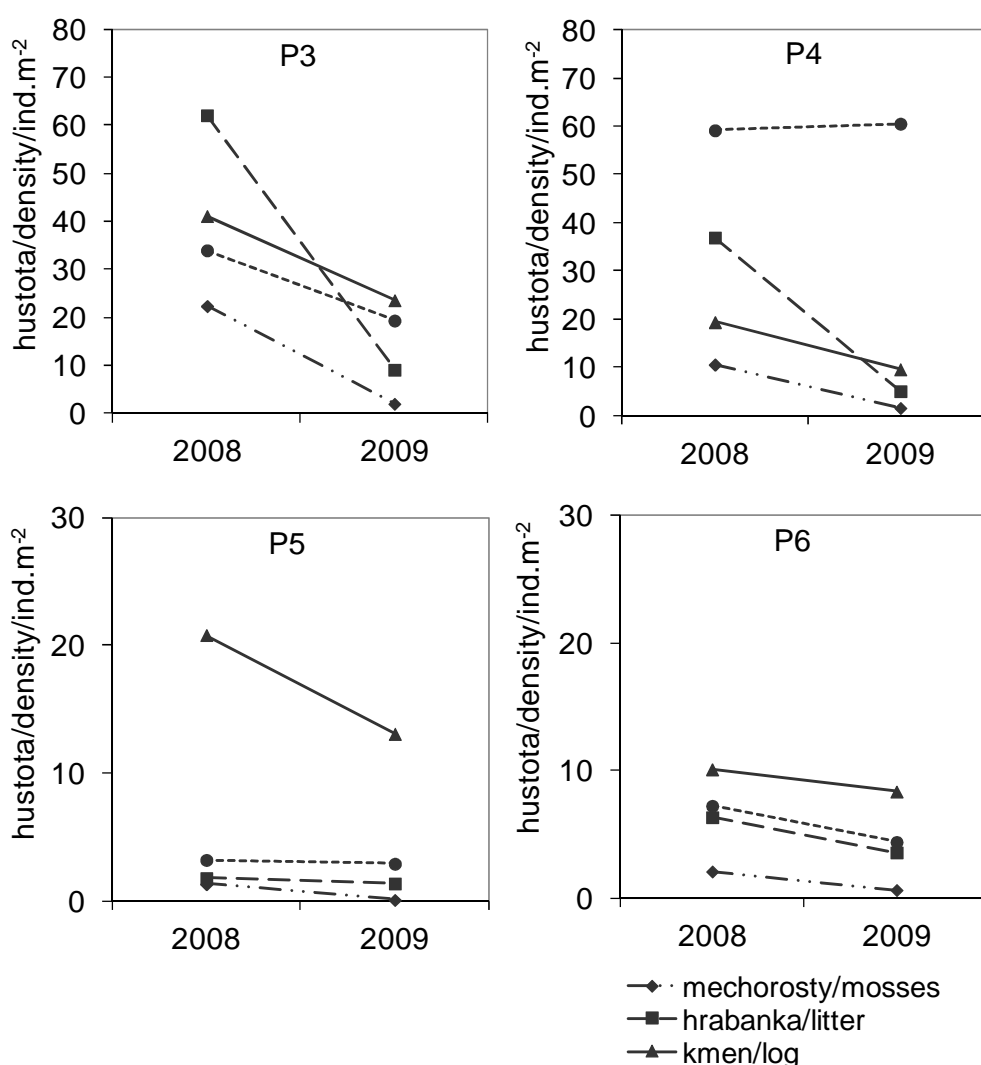
Tabulka 4. Odumřelí jedinci smrku větší než 10 cm nalezení na jednotlivých plochách.

Table 4. Dead spruce saplings higher than 10 cm found on each plot.

Plocha / Plot	Počet odumřelých jedinců / Number of dead individuals		Průměrná výška / Mean height (cm)	Mortalita / Mortality 2008–2009 (%)
	2008	2009		
P3	6	20	20,2	5,6
P4	3	20	21,6	4,2
P5	44	20	45,6	3,7
P6	30	20	18,2	1,8
Vše / Total	83	80	29,8	3,2

Mortalita zmlazení do výšky 10 cm

Mortalita smrkového zmlazení do výšky 10 cm činila průměrně 65,8 %. K největší mortalitě došlo u nejmladších semenáčků, které se na plochách vyskytovaly ve velmi hojném počtu v roce 2008, na ploše 3 se podílely na celkovém počtu 68 %, oproti ploše 6 s 5 % malých semenáčků. Změnu počtu zmlazení na 1 m² jednotlivých mikrostanovišť mezi roky zobrazuje Obr. 5. Výše mortality byla mezi jednotlivými typy mikrostanoviště různá. K největšímu úbytku hustoty zmlazení do výšky 10 cm došlo na mikrostanovišti hrabanka, dále pak v mechorostech a na ležících kmenech. Vliv typu mikrostanoviště na mortalitu obnovy byl prokázán statisticky (ANOVA, $F = 6,40187$, $p < 0,001$). Statisticky významný rozdíl byl mezi mikrostanovišti hrabanka–vegetace a hrabanka–pahýl ($p < 0,001$), částečně mezi mikrostanovišti hrabanka–kmen ($p = 0,056$).



Obr. 5. Četnost smrkového zmlazení do výšky 10 cm na ploše 1 m² daného mikrostanoviště v letech měření 2008 a 2009 na jednotlivých plochách (P3–P6). V počtech z roku 2009 byly odečteny nově vyklíčené jednoleté semenáčky.

Fig. 5. Density of spruce regeneration up to 10 cm of height on a microsite area of 1 m² measured on particular plots (P3–P6) in 2008 and 2009. Newly germinated yearlings were subtracted from the counts in 2009.

Přesnější změnu početnosti lze zjistit pro jedince, u kterých byl počítán věk (jednalo se o smrkové zmlazení do výšky 20 cm). Největší mortalita 96 % byla pro jednoleté semenáčky, s rostoucím věkem mortalita klesala (Tab. 5). Zobrazena jsou jen data pro zmlazení do věku 8 let, u starších jedinců docházelo již k chybám při počítání přeslenů a tím i prolínání skupin.

Tabulka 5. Změny početnosti mezi roky 2008 a 2009 a mortalita smrkového zmlazení do věku 8 let (všichni jedinci do výšky 20 cm, viz Obr. 1).

Table 5. Changes in abundance and mortality of spruce regeneration, which was collected at age (individuals up to 20 cm in height, cf. Fig. 1).

Věk jedinců / Age of individuals	Počet jedinců / Number of individuals		Mortalita / Mortality 2008–2009 (%)
	2008	2009	
1	2627	580	95,5
2	512	117	58,4
3	611	213	37,3
4	452	383	23,7
5	321	345	42,1
6	257	186	20,2
7	344	205	30,8
8	181	238	

DISKUSE

Výchozí stav obnovy těsně před odumřením porostů

Charakteristiky stavu přirozené obnovy před odumřením mateřského porostu nám umožní sledovat vývoj a změny v obnově po rozpadu horního patra. Na všech plochách se přirozená obnova smrku vyskytovala v řádově desítkách tisíc jedinců na hektar (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Velký podíl z celkového zmlazení smrku tvořily malé semenáčky, kterých v roce 2008 vyklíčilo na plochách obrovské množství, především na ploše P3 a P4. Jejich výskyt souvisí se semennými roky (MAYER et al. 2004). Jelikož po roce 2008 došlo k odumření porostů, tato zvýšená produkce semen může potvrzovat pozorování, že smrky jsou schopné těsně před odumřením maximalizovat semennou úrodu (HEURICH 2009).

Výškové rozdělení banky zmlazení má typický exponenciálně klesající charakter, který odráží vývoj obnovy pod uzavřeným zápojem hlavního porostu. Výškový růst obnovy závisí na mnoha faktorech, v našich podmínkách dorůstal smrkový semenáček výšky 10 cm přibližně po 5–7 letech, což souhlasí s výsledky měření STREIT et al. (2009), že semenáček dosáhne výšky 10 cm v 5 letech. S rostoucí výškou početnost zmlazení klesala, což by mohlo svědčit o vysoké mortalitě zmlazení se zvyšující se výškou. Větší zmlazení nad 1 m výšky se vyskytovalo pouze na ploše P5. Tato plocha se svým původem a tím i strukturou od

zbývající lišila (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Pravděpodobně hlavním důvodem nižšího zastoupení větších jedinců jsou nepříznivé světelné podmínky. Ačkoliv je většina mladých jedinců smrku schopna snášet vysoký zástín, v případě, že se světelné podmínky dlouhodobě nemění, odumírá a uvolněné místo mohou zaujmout noví jedinci, kteří vznikají vyklíčením ze semen. Z vysokých počtů celkového zmlazení na plochách (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009) je zřejmé, že smrkový porost s vysokou hustotou zápoje je schopný si udržet životaschopnou banku přirozené obnovy. Tito jedinci banky zmlazení přítomného ještě před odumřením mateřského porostu představují klíčový základ pro vznik nové generace lesa, což potvrzují četné studie (SCHÖNENBERGER 2002; WOHLGEMUTH & KULL 2002; RAMMIG et al. 2006; ILISSON et al. 2007).

Výskyt zmlazení na plochách ukazuje preferenci určitých typů mikrostanovišť. Vliv substrátu na obnovu byl prokázán mnohými autory (HOFGAARD 1993; KUULUVAINEN & KALMARI 2003; JONÁŠOVÁ 2004; BAIER et al. 2007; JONÁŠOVÁ & MATĚJKOVÁ 2007; SVOBODA 2007). Jako nejpříznivější se jeví tlející dřevo, ať už ve formě ležících kmenů, či pahýlů a pařezů, jak potvrzují i jiné práce (HOFGAARD 1993; HOLEKSA 1998; JONÁŠOVÁ 2004; SVOBODA 2005; ZIELONKA 2006a; BAIER et al. 2007; BAČE et al. 2009). Tlející dřevo preferuje nejen smrkové zmlazení, ale i některé druhy listnatých dřevin (LONSDALE et al. 2008), to v našem případě nebylo pro jeřáb prokázáno (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Nejvíce se smrkové zmlazení vyskytovalo na tlejícím dřevě vysokého stupně rozkladu, vhodnost tlejícího dřeva pro uchycení obnovy je udávána již po 10 letech po odumření (ZIELONKA 2006b) a zůstává důležitým substrátem pro obnovu po celou dobu rozkladu (HOFGAARD 1993). Rozdílná mikrostanoviště jsou vhodná pro klíčení a jiná pro odrůstání (přežívání) zmlazení. HANSEN (2003) udává jako vhodný substrát pro klíčení hrabanku a mechorosty, přežívání hodnotí lepší u hrabanky než u mechorostů. Na kmenech nižších stupňů rozkladu dochází k odumírání semenáčků, pro odrůstání obnovy jsou kmeny vhodné až při vyšším stupni rozkladu. Ve vegetaci se zmlazení vyskytovalo jen výjimečně. Toto stanoviště je obecně považováno za nevhodné pro klíčení i odrůstání zmlazení (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). Druhy ve spodních vrstvách vegetace v bezprostřední blízkosti semenáčků s nimi soupeří o vodu, světlo a živiny (CORNETT et al. 1998). Trávy rostoucí v hustých kobercích představují velkou konkurenci, především *Calamagrostis villosa* (HANSEN 2003, DIACI et al. 2005), která je hojně přítomná na plochách. Starší zmlazení je již lépe schopno vegetaci konkurovat, JONÁŠOVÁ & PRACH (2004) potvrzují přežívání odrostlejšího zmlazení smrku v porostu *Avenella flexuosa*.

Poškození smrkového zmlazení bylo zanedbatelné, ale u jeřábu byl zaznamenán vysoký podíl jedinců poškozených okusem. Na všech plochách byly zaznamenány stopy výskytu spárkaté zvěře. Vysoký predační tlak zvěře především na jeřáb dokládají i MOTTA (2003) a HEURICH (2009). Přijatelná intenzita ročního okusu zvěří v horských lesích byla odhadnuta na 12–14 % poškozeného zmlazení. Poškození smrku je tedy na přijatelné úrovni, v případě samotného jeřábu je již situace horší, téměř polovina jedinců byla poškozena zvěří.

Mortalita

Oproti roku 2008 došlo v roce 2009 k poklesu počtů jedinců obnovy. Důvodem poklesu je vysoká mortalita u semenáčků a nejmladších jedinců, která s rostoucím věkem a výškou klesá (HANSSEN 2003). Na plochách P3 a P4 se vyskytoval v roce 2008 vysoký počet 1–2letých semenáčků, proto také k největšímu úbytku zmlazení došlo na těchto plochách. Ze změn výškové struktury mezi jednotlivými roky měření je vidět pokles nejmenších jedinců a zvýšení počtu vyšších jedinců. U vyššího zmlazení došlo k menšímu nárůstu početnosti vlivem přechodu do vyšších výškových tříd. Stále však ve výškové struktuře porostů dominovali jedinci nižších výšek (do 20 cm).

Největší mortalita byla u nejmenších jednoletých semenáčků, což potvrzují i jiné studie (GRANHUS et al. 2008). Námi zjištěná mortalita jednoletých semenáčků činila 96 % jedinců vyklíčených v roce 2008. S rostoucím věkem mortalita klesala, přesto u sledovaného zmlazení do věku 8 let neklesla pro jednotlivé věkové ročníky pod 20 %. SIMARD et al. (2003) uvádí, že většina semenáčků odumírá do pěti let svého života. KUPFERSCHMID et al. (2002) prokázala během prvních pěti let života zmlazení mortalitu 88 %, kdy během prvního roku odumřelo 15–42 % jednorokních semenáčků. Námi zjištěná mortalita jednoletých semenáčků za jeden rok je tedy více než dvojnásobná. Stupeň úmrtnosti semenáčků a odrostlejšího zmlazení odráží velký pokles mortality smrku s rostoucím věkem (HANSSEN 2003). VÁVROVÁ (2009) zaznamenala výrazný pokles mortality od 5. roku života semenáčků. V našem případě, kdy byla zjišťována mortalita pro jednotlivé ročníky (do 8 let), mortalita taktéž rapidně klesala do 4. roku života.

Mortalita jedinců o výšce menší než 10 cm představovala necelých 66 %, byla tedy značně vyšší než u zmlazení většího než 10 cm, u něhož došlo k poklesu mortality až na 3,2 %. Ke stejné hodnotě došli i v některých studiích ze Skandinávie (LUNDQVIST & NILSON 2007). STREIT et al. (2009) v horských lesích Švýcarska při sledování mortality semenáčků po pěti letech zaznamenal u jedinců do 10 cm výšky úmrtnost 53 %, 33 % těchto jedinců úspěšně

odrostlo a 14 % nepřekročilo výšku 10 cm, u vyšších jedinců (nad 10 cm) stupeň úmrtnosti dosáhl 20 %.

Počet nalezených odumřelých jedinců nad 10 cm výšky byl v roce 2008 a 2009 obdobný, přestože v prvním roce šetření byli zaznamenáni i jedinci, kteří odumřeli za několik posledních let, tedy nejen za jeden rok, jako tomu bylo u nalezených jedinců v roce 2009. I u zmlazení nad 10 cm výšky byla největší mortalita u nejnižších výšek. Rozdílnost výškového rozdělení odumřelých jedinců nad 10 cm mezi plochami odráží rozdílnou výškovou strukturu obnovy na plochách (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009).

Vyšší jedinci mají nižší mortalitu (NILSSON et al. 2002; HANSSEN 2003; GRANHUS et al. 2008; VÁVROVÁ 2009). Větší semenáčky jsou méně citlivé k suchu, jsou úspěšnější v konkurenci o světlo i živiny a mají větší vitalitu, a tím větší šanci přežít po poškození zvěří (HANSSEN 2003). Vysvětlením může být věková struktura zmlazení s převládajícími středně starými, a tedy odolnějšími, jedinci a nižší hustota zmlazení, mající za následek nižší kompetici. Může to ale také indikovat, že k odumírání dochází nárazově, s nižší frekvencí, ale větší intenzitou při nepříznivých klimatických podmínkách.

Mortalita zmlazení se liší nejen podle výškové třídy, ale také podle mikrostanoviště výskytu (KUPFERSCHMID et al. 2006). U zmlazení do výšky 10 cm došlo k největšímu poklesu hustoty zmlazení na mikrostanovišti hrabanka, značný pokles nastal také v mechorostech a na ležících kmenech. Změny hustoty zmlazení se výrazně lišily mezi jednotlivými plochami. K velkým změnám početnosti obnovy došlo na plochách P3 a P4. Na těchto plochách tvořily značný podíl malé 1–2leté semenáčky smrku rostoucí především v hrabance a mechorostech a i k největšímu úbytku hustoty zmlazení došlo na těchto mikrostanovištích. Na plochách P5 a P6 nebyly rozdíly poklesu hustoty zmlazení mezi mikrostanovišti tak markantní.

U odrostlejšího zmlazení (nad 10 cm) došlo k poklesu mortality na mikrostanovišti hrabanka a mechorosty na úkor zvýšení mortality na ležících kmenech. Přirozená obnova smrku obecně preferuje tato mikrostanoviště, nachází se na nich i nejvíce obnovy. Větší hustota obnovy soustředěné na těchto mikrostanovištích může vést ke konkurenci mezi jedinci a tím k jejich odumírání vlivem nedostatku světla, vody nebo živin (HANSSEN 2003). Zvýšení mortality u ležících kmenů potvrzuje zjištění jiných autorů (HUNZIKER & BRANG 2005; KUPFERSCHMID & BUGMANN 2005), že tlející dřevo je příznivé zejména pro malé semenáčky a není vhodné pro odrůstání obnovy zejména z důvodu nižší dostupnosti živin, která není nezbytná pro malé semenáčky. Přesto se na ležících kmenech vyskytovala stále podstatná část zmlazení. Tlející dřevo má velmi příznivé vlhkostní podmínky, dochází na něm k dřívějšímu tání sněhu, chrání obnovu před konkurencí s vegetací a před pohyby sněhu

(HOFGAARD 1993; KUULUVAINEN & KALMARI 2003; BAIER et al. 2007). Odumírání zmlazení na tlejícím dřevě, především ležících kmenech, by mohlo souviset s preferencí zmlazení, a tím vysokou hustotou zmlazení na těchto stanovištích, čímž dochází k odumírání vlivem konkurenčního tlaku. Na druhé straně na mikrostanovišti pahýl se vyskytovala také velká část obnovy, na ploše P4 byla dokonce na tomto substrátu nejvyšší hustota zmlazení do výšky 10 cm, přesto k výraznému úbytku došlo pouze jen na ploše P3. Pahýl by tak mohl představovat výhodné mikrostanoviště pro přežívání obnovy.

Největší podíl na úbytku zmlazení nad 10 cm byl největší taktéž na mikrostanovišti hrabanka, což by mohlo být v rozporu se zjištěním jiných autorů (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004; HUNZIKER & BRANG 2005; BAIER et al. 2007), kteří považují hrabanku za příznivý substrát pro vzcházení i následné přežívání smrkového zmlazení. HANSSEN (2003) uvádí hrabanku jako vhodné mikrostanoviště pouze v případě, že její vrstva není příliš vysoká.

Mechorosty považuje VÁVROVÁ (2009) za příznivé pro obnovu smrku, námi zjištěné výsledky však souhlasí se zjištěním jiných autorů (OHLSON & ZACKRISSON 1992; HÖRNBERG et al. 1997; HANSSEN 2003), že mechorosty jsou vhodným substrátem pro vyklíčení semenáčků, avšak nevhodné pro jejich následné přežívání (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). Jsou schopné absorbovat a zadržovat vodu z atmosféry a mají velkou kapilární sílu. Proto vytvářejí vhodné vlhkostní prostředí pro klíčení a vznik obnovy, kdy nedochází k usychání semenáčků. Nevhodnost mechorostů pro odrůstání zmlazení většího než 10 cm potvrzuje pokles hustoty zmlazení na tomto mikrostanovišti na všech plochách. Mechorosty se tak jeví jako stanoviště nevhodné pro odrůstání obnovy.

Ve vegetaci byla zaznamenána minimální mortalita z důvodu nízkého výskytu obnovy na tomto stanovišti. Vegetace je všeobecně považována za mikrostanoviště nevhodné pro růst i přežívání semenáčků, příčinou je vysoká kompetice semenáčků s hustým porostem bylin nebo trav o světlo a vlhkost (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004; BAIER et al. 2007).

ZÁVĚR

V příspěvku byl zhodnocen stav přirozené obnovy smrku v porostech odumřelých v roce 2008 po napadení lýkožroutem smrkovým a vývoj obnovy v prvním roce po odumření mateřského porostu. Na analyzovaných plochách byla nalezena početná banka obnovy smrku, která na plochách odrostla ještě před odumřením stromů. V roce 2008 tvořily největší podíl malé semenáčky smrku. Mezi roky 2008 a 2009 došlo k poklesu početnosti obnovy. Nejvyšší mortalita byla zaznamenána u jednoletých semenáčků, během prvního roku jich odumřelo

téměř 96 %. Mortalita výškové třídy zmlazení do 10 cm dosahovala 66 % a k největšímu úbytku hustoty došlo na mikrostanovištích hrabanka a mechorosty, která jsou tímto zmlazením preferována. S rostoucí výškou a věkem mortalita zmlazení klesala, u jedinců větších než 10 cm dosahovala maximálně 6 %. Mortalita obnovy vyšší než 10 cm se mezi mikrostanovišti výrazně nelišila, největší byla u hrabanky a tlejícího dřeva.

Postupným rozpadem horního patra lze předpokládat zlepšení světelných podmínek, které povede k lepšímu odrůstání zmlazení a stejně tak rozvoji bylinné vegetace. S pomocí označených jedinců budeme schopni v příštích měřeních sledovat individuální vývoj zmlazení.

Poděkování. Tento příspěvek vznikl za podpory projektů MŽP SP/2d2/111/08, IGA FLD CZU 200943120011 a částečně (M. S.) MŠMT 2B06012. Děkujeme R. Bačemu, P. Jandovi a M. Starému za pomoc s terénním měřením, recenzentům za podnětné připomínky a také Správě NP a CHKO Šumava za umožnění tohoto výzkumu.

LITERATURA

- BAČE R., JANDA P. & SVOBODA M., 2009: Effect of microsite and upper tree layer on natural regeneration in the mountain spruce forest stand Trojmezna (Šumava National Park). *Silva Gabreta*, 15: 67–84.
- BAIER R., MEYER J. & GOTTLIN A., 2007: Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forest of the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research*, 126: 11–22.
- BRANG P., 1998: Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 626–639.
- DE CHANTAL M., LEINONEN K., KUULUVAINEN T. & CESCATTI A., 2003: Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to an experimental canopy gap in a boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 176: 321–336.
- CORNETT M.W., PUETTMANN K.J. & REICH P.B., 1998: Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 196–205.
- DIACI J., 2002: Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, 161:27–38.
- DIACI J., PISEK R. & BONCINA A., 2005: Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European Journal of Forest Research*, 124: 29–36.
- DOBROVOLNÝ P. & BRÁZDIL R., 2003: Documentary evidence on strong winds related to convective storms in the Czech Republic since AD 1500. *Atmospheric Research*, 67–68: 95–116.
- FISCHER A., LINDNER M., ABS C. & LASCH P., 2002: Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, 37: 17–32.
- FRELICH L. E., 2002: Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, 266 pp.
- GRASSI G., MINOTTA G., TONON G. & BAGNARESI U., 2004: Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 141–149.
- GRANHUS A., HANSEN K. H. & DE CHANTAL M., 2008: Emergence and seasonal mortality of naturally regenerated *Picea abies* seedlings: impact of overstory density and two site preparation methods. *New Forests*, 35: 75–87.
- HANSEN K. H., 2003: Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180: 199–213.
- HEURICH M., 2009: Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta*, 15: 49–66.

- HOFGAARD A., 1993: Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea-Abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4: 601–608.
- HOLEKSA J., 1998: Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest. *Monographiae Botanicae*, 82: 1–211.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S. & WODKA M., 2006: Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126: 303–313.
- HÖRNBERG G., OHLSON M. & ZACKRISSON O., 1997: Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1015–1023.
- HUNZIKER U. & BRANG P., 2005: Microsite pattern of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management*, 210: 67–79.
- CHYTRÝ M., EXNER A., HRIVNÁK R., UJHÁZY K., VALACHOVIČ M. & WILLNER W., 2002: Context-dependence of diagnostic species: A case study of the Central European spruce forests. *Folia Geobotanica*, 37: 403–417.
- ILISSON T., KÖSTER K., VODDE F. & JOGISTE K., 2007: Regeneration development 4–5 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. *Forest Ecology and Management*, 250: 17–24.
- JELÍNEK J., 1997: Historický průzkum – Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava [Historical research – Verification of the genofond of Norway spruce *P. abies* (L.) on selected localities of the Šumava National Park]. Nepublikováno, Ms., Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk (in Czech). (Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk)
- JONÁŠOVÁ M., 2004: Zmlazení dřevin v horských smrčínách odumřelých po napadení lýkožroutem smrkovým [Central-European mountain spruce forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak]. In: *Aktuality šumavského výzkumu II*, DVOŘÁK L. & ŠUSTR P. (eds) Srní, 4–7 October 2004, Správa NP a CHKO Šumava: 265–269 (in Czech).
- JONÁŠOVÁ M. & PRACH K., 2004: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15–27.
- JONÁŠOVÁ M. & MATĚJKOVÁ I., 2007: Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1907–1914.
- KOPÁČEK J., KAŇA J., ŠANTRŮČKOVÁ H., PORCAL P., HEJZLAR J., PICEK T. & VESELÝ, J., 2002: Physical, chemical, and biochemical properties of soils in watersheds of the Bohemian Forest lakes: I. Plešné Lake. *Silva Gabreta*, 8: 43–66.
- KORPEL Š., 1989: Pralesy Slovenska [Primeval forests of Slovakia]. Veda, Bratislava, 329 pp. (in Slovak).
- KORPEL Š., 1991: Pestovanie lesa [Silviculture]. Príroda, Bratislava, 465 pp. (in Slovak).
- KUBÁT K., HROUDA L., CHRTEK J., KAPLAN Z., KIRCHNER J. & ŠTĚPÁNEK J. (eds.), 2002: Klíč ke květeně České republiky [Key to the flora of the Czech Republic]. Academia, Praha, 928 pp. (in Czech).
- KULAKOWSKI D. & BEBI P., 2004: Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen*, 47–54.
- KUPFERSCHMID A.D., SCHÖNENBERGER W. & WASEM U., 2002: Tree regeneration in a Norway spruce snag stand after tree die-back caused by *Ips typographus*. *Forest Snow and Landscape Research*, 77(1/2): 149–160.
- KUPFERSCHMID A.D., BRANG P., SCHONENBERGER W. & BUGMANN H., 2003: Decay of *Picea abies* snag stands on steep mountain slopes. *Forestry Chronicle*, 79: 247–252.
- KUPFERSCHMID A.D. & BUGMANN H., 2005: Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 205: 251–265.
- KUPFERSCHMID A.D., BRANG P., SCHONENBERGER W. & BUGMANN H., 2006: Predicting tree regeneration in *Picea abies* snag stands. *European Journal of Forest Research*, 125: 163–179.
- KUULUVAINEN T., 1994: Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Annales Zoologici Fennici*, 31: 35–51.
- KUULUVAINEN T., SYRJANEN K. & KALLIOLA R., 1998: Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *Journal of Vegetation Science*, 9: 563–574.
- KUULUVAINEN T. & KALMARI R., 2003: Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 40: 401–413.
- LONSDALE D., PAUTASSO M. & HOLDENRIEDER O., 2008: Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*, 127: 1–22.
- LUNDQVIST L. & NILSON K., 2007: Regeneration dynamics in an uneven-aged virgin Norway Spruce forest in northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22: 304–309.
- MASER C., ANDERSON R.G., CROMACK K.J., WILLIAMS J.T. & MARTIN R.E., 1979: Dead and down woody material. In: *Wildlife Habitat in managed forests of the Blue Mountains of Oregon and Washington*, THOMAS, J.W. (ed.), USDA Forest Service, Agriculture Handbook 553, Portland, pp. 78–95.

- MATĚJKOVÁ I. & JONÁŠOVÁ M., 2004: Vliv managementu na obnovu šumavských lesů [Impact of management of forests regeneration on the Bohemian Forest]. In: *Aktuality šumavského výzkumu II*, DVORÁK L. & ŠUSTR P. (eds) Srní, 4–7 October 2004, Správa NP a CHKO Šumava: 270–274 (in Czech).
- MAYER P., ABS C. & FISCHER A., 2004: Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian Forest – key factors and relevance for forest dynamics. *Forest Ecology and Management*, 188: 279–289.
- MÍČAL I., 1983: Dynamika přírodního lesa I–VI [Natural forest dynamics I–VI]. *Živa*, 31 (69): 8–13, 48–53, 85–88, 128–133, 163–168, 233–238 (in Czech).
- MOTTA R., 2003: Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 181: 139–150.
- NEUHÄUSLOVÁ Z. & ELTSOVÁ V., 2003: Climax spruce forests in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 9: 81–104.
- NILSSON U., GEMMEL P., JOHANSSON U., KARLSSON M. & WELANDER T., 2002: Natural regeneration of Norway spruce, Scot pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 161: 133–145.
- OHLSON M. & ZACKRISSON O., 1992: Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 22: 1869–1877.
- PLÍVA K., 1991: *Funkčně integrované lesní hospodářství, 1. díl [Functionally integrated forestry, Volume 1]. Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, Brandýs nad Labem, 263 pp.* (in Czech).
- RAMMIG A., FAHSE L., BUGMANN H. & BEBI P., 2006: Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 222: 123–136.
- SIMARD M.J., BERGERON Y. & SIROIS L., 2003: Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 672–681.
- SCHÖNENBERGER W., 2002: Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first 10 years after the 1990 storm Vivian. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 61–80.
- STREIT K., WUNDER J. & BRANG P., 2009: Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 257: 1902–1909.
- SVOBODA M., 2005: Množství a struktura mrtvého dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezná [Amount and structure of the dead wood and its importance for spruce regeneration in Trojmezná old-growth spruce mountain forest]. *Zprávy lesnického výzkumu*, 50: 33–45 (in Czech).
- SVOBODA M., 2007: Les ve druhé zóně v oblasti Trojmezná není hospodářskou smrčínou: změní se management dřívě než vznikne rozsáhlá asanovaná plocha? [The origin of the forest in the second zone next to Trojmezná old-growth forest is natural: does the management change before it will be cut down?]. *Silva Gabreta*, 13: 1–18 (in Czech).
- SVOBODA M. & ZENÁHLÍKOVÁ J., 2009: Historický vývoj a současný stav lesních porostů v druhé zóně NP Šumava kolem „Kalamitní svážnice“ v oblasti Trojmezná [Past development and recent structure of forests stands in the Bohemian Forest National Park in the area of Trojmezná]. *Příroda*, 28: 71–122 (in Czech).
- VÁVROVÁ E., 2009: Dynamika přízemní vegetace a přirozená generativní obnova smrku ztepilého v horských smrčínách Krkonoš v období po výrazném snížení imisí SO₂ [Dynamic of ground vegetation and natural generative regeneration of Norway spruce in mountain spruce forests in the Krkonoše Mts. after a substantial reduction in SO₂ air pollution]. Ms., Ph.D. thesis, Charles University, Prague, 151 pp. (Library of the Institute for Environmental Studies, Charles university, Prague), (in Czech).
- WOHLGEMUTH T. & KULL P., 2002: Disturbance of microsites and early tree regeneration after catastrophic windthrow Vivian 1990 in Swiss mountain forests. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 17–47.
- ZIELONKA T., 2006a: Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2614–2622.
- ZIELONKA T., 2006b: When does dead wood turn into a substrate for spruce regeneration? *Journal of Vegetation Science*, 17: 739–746.

The regeneration pattern of mountain spruce forest ten years following stand replacing disturbance in Bohemian Forest NP, Czech Republic

Jitka Zenáhlíková*, Miroslav Svoboda & Jan Wild

*Katedra pěstování lesa, Fakulta lesnická a dřevařská, ČZU, Kamýcká 1176, CZ-16521
Praha, Česká republika
Botanický ústav AV ČR v.v.i., Zámek 1, 252 43 Průhonice, Česká republika*

**zenahlikova@fld.czu.cz*

Abstract

In 1997 and 1998, bark beetle (*Ips typographus*) outbreak caused a dieback of mountain spruce forests in Šumava National Park, which have been subsequently left without human interventions. The main goal of this study was to describe how forest regeneration was affected by the large-scale dieback of the parent stand. We analyzed the structure and composition of the mature stands and natural regeneration more than 10 years after the tree dieback. Nine square plots (1600 m²) on the gradient of the regeneration density were established in the field. Data on the structure and pattern of standing trees, snags, stumps and regeneration were recorded. Density of all seedlings and saplings, their height, age and microsite were recorded.

The tree layer was completely removed by bark beetle outbreak, and only standing stumps and snags were present, mostly without branches and lying logs. The dominant species was spruce (*Picea abies*), but meanly only 25 living trees per hectare higher than 3 m were found on the studied plots. The density of snags varied from 340 to 880 ha⁻¹. The average DBH (diameter at breast height) of dead spruce stems per plot ranged between 219 mm (plot P55) and 422 mm (plot P109). The trees died because of bark beetle in decay class 2 created 82 % of dead trees. The regeneration was dominated by spruce (96 % of the individual), rowan contributed with the remaining 4 %. The height of natural regeneration had unimodal distribution with mean 0.72 ± 0.43 m and median 0.65 m, which corresponded with the age of 12 years. The height structure differed between plots. There was significant preference of microsite for spruce regeneration, which favoured snag base and dead wood microsite. The height median of regeneration established in year of parent stand dieback ranged 51 – 116 cm. This indicates significant proportion of regeneration established before or in the time of the main stand decomposition (1997-2000). The estimated proportion of advanced regeneration was 34 %. The height increment increased with the height of the individuals. An increase in the height increment after the death of the mature stand was not statistically significant.

Key words: natural regeneration, bark beetle outbreak, height increment, microsites

INTRODUCTION

Mountain forests in Central Europe are affected by infrequent severe disturbances like windstorms and, in the case of spruce forests, also by bark beetle outbreaks (KULAKOWSKI & BEBI 2004). Disturbances are integral components of forest development and enable the creation of conditions for the start of a new forest generation (KULAKOWSKI & BEBI 2004). The intensity, frequency and spatial pattern of the disturbance regime greatly affect the forest regeneration dynamics (COATES 2000, TAKAHASHI et al. 2001).

Characteristics and development of natural regeneration are affected by a number of biotic and abiotic factors. The patterns of growing seedlings is a result of a wide range of

factors like the annual variation in seed production, number and spatial distribution of adult trees, the type and location of seedbeds, microclimate, abundance of seeds and seed predators (BRANG 1998, GREENE et al. 1999, KOZLOWSKI 2002). Many factors such as the light conditions under the canopy, temperature and soil organic matter mineralization are influenced by the stand structure. These factors affect seedling germination, their development and competition with vegetation (COATES 2002).

The natural regeneration is one of the key processes ensuring the forest recovery after disturbances. Its failure can be because of lack of seeds or suitable microsites. The dependence of regeneration on microsite type was proven in many studies (HOFGAARD 1993, KUULUVAINEN & KALMARI 2003, BAIER et al. 2007, JONÁŠOVÁ & MATĚJKOVÁ 2007, SVOBODA 2010). The positive effect of dead wood (lying logs, windthrows, stumps) on regeneration was proved (KORPEL 1989, KUULUVAINEN et al. 1998, HOFGAARD 1993, HOLEKSA 1998, JONÁŠOVÁ 2004, ZIELONKA 2006a, BAIER et al. 2007, BAČE et al. 2011), which play an important role in water availability (BAIER et al. 2007), in regeneration protection (SCHÖNENBERGER 2002, KUPFERSCHMID-ALBISETTI et al. 2003, MATĚJKOVÁ & JONÁŠOVÁ 2004) and in nutrients dynamic (ILISSON et al. 2007). Next factor influencing forest regeneration is process of vegetation succession (RAMMIG et al. 2006). The distribution and composition of vegetation can determinate the occurrence of seedlings (KUULUVAINEN 1994). The most suitable substrate for establishment and germination are mosses, which absorb well water, litter (HANSSEN 2003) and dead wood (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004).

The formation of a new stand following stand replacing disturbance can be accelerated by the presence of advance regeneration. This regeneration presented in the stand before the death of the tree layer can be of crucial importance for the stand development as it provides immediate replacement of dead trees, shade for new seedlings and soil protection (RUEL et al. 2000). Advance regeneration also form the „regeneration core“ with the highest individuals in the middle, which is gradually expanding. Younger seedlings tend to grow around older ones, which had established before the disturbance (GRASSI et al. 2004). The main factor influencing this regeneration dynamics is the relative ability of the regeneration to establish and survive under closed canopy (GRASSI et al. 2004). The success of advance regeneration depends on sufficient seedling numbers in the understorey and on their ability to successfully react on the competitive release following disturbance (FRELICH 2002). This success depends on the type of disturbance. Disturbance events, which do not completely destroy the forest floor, allow advance regeneration to gain competitive advantage and further expand into the newly available space (METS LAID et al. 2007). Species able to develop a new stand from

advance regeneration must be able to survive in the deep shade of the overstorey and to respond positively to the higher light intensity after the overstorey is disturbed.

The advanced regeneration overcomes the critical period when seedlings compete with fast growing vegetation so that the recovery process is better ensured (GRASSI et al. 2004). The role of advance regeneration in long-term forest development is, however, not fully understood. There are only few studies focused on it because most of forests are managed. It is not known how common is this event and how big is proportion of this regeneration on forest recovery.

Norway spruce seedling and saplings tolerate lack of light, and therefore can survive long period of shade; however unfavourable light conditions may be a limiting factor for their growth (HOLEKSA & CYBULSKI 2001, DIACI et al. 2005, METSLAID et al. 2005). Extremely high mortality of spruce seedlings is commonly observed under closed canopy in the first years after germination and mainly attributed to lack of light (LEEMANS 1991, DROBYSHEV 1999). Spruce regeneration responds to light conditions by changing the structure and function of needles to maximize the utilization of light sources (AMMER 1998). The high phenotypic plasticity is one of the most important characteristics of Norway spruce allowing it to survive at a variety of sites, but at the costs of reduced growth rates. Full height and diameter growth follow improvement of light conditions (GRASSI et al. 2004).

Bark beetle and windthrow are the most important types of disturbances influencing forest development in the Czech Republic (DOBROVOLNY & BRÁZDIL 2003, SVOBODA et al. 2010, 2011). In the 1990s, a bark beetle (*Ips typographus*) outbreak caused a dieback of mountain spruce (*Picea abies*) forests in Šumava National Park. The forest stands in the core zone were left without human interventions.

The aim of the study was therefore to evaluate the role of advanced regeneration in mountain spruce stands following bark beetle outbreak and also to characterize the stand structure of the dead tree layer, which influence the regeneration process. In this paper, we present the height structure of saplings as well as the height increment of individuals after the competitive release on the gradient of the regeneration density. The main questions of this study were: 1) How important is advance regeneration for stand recovery 2) What was the microsite preferences of established regeneration 3) How was the pattern of the regeneration height increment following the removal of the main canopy.

MATERIAL AND METHODS

Study site

The study site is located in the Bohemian Forest National Park, in Březník area (hereinafter referred to as Breznik) defined by Luzen valley in the east and Modrava and Roklan bogs in the west. It is a large non-intervention area affected in 1996-2000 by a dieback of the spruce forest in consequence of a bark beetle outbreak and damage by other bark insects. The altitude of the site ranges between 1175 and 1280 m. a. s. l. The climate is humid with average annual rainfall 1500 mm and average annual temperature about 4° C. The land use history of the study area is not fully known. Most probably there were semi-natural forest historically affected by wood extraction and probably also grazing. The origin of these stands could be dated back to windstorm 1868, but some of them were older with estimated age about 200 years. The amount of dead wood in the area was very low, because last 50 years the stand were subject of relative intense sanitary logging, which was supposed to decreased threat of bark beetle outbreak.

The stands are made up by a mosaic of mountain and waterlogged spruce forests. The forests are dominated by Norway spruce (*Picea abies*), accompanied by rowan (*Sorbus aucuparia*). Plant communities are mainly classified as *Calamagrostio villosae-Piceetum* and *Athyrio-Piceetum alpestris* or waterlogged spruce forests (*Sphagno Piceetum-and-Bazzanio Piceetum*) (NEUHÄUSLOVÁ & ELTSOVA 2003).

Data Collection

Electronic and laser measuring devices linked to a GIS (Field-Map®, Monitoring and Mapping Solutions, Ltd.; www.fieldmap.cz) were used to establish the nine square research plots (each 40x40 m) in 2008 and 2009 (Tab. 1). Five plots follow plots established by M. Jonášová (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004) in 1997 and 1998. Another four plots were established in 2009. The location of the plots was selected in way, that they cover gradient in regeneration density (from about 1 250 to 12 500 ind. ha⁻¹) (Tab. 1) and two main groups of sites (wet and dry) according to the dominant type of vegetation. The lowest abundance of regeneration was 1250 ind.ha⁻¹ with about 96 % of the individuals higher than 20 cm. The highest regeneration density was about ten times higher than the lowest one. The regeneration density was apparently higher on the moister plots (P 55 – P 70) as compared to the drier plots (P 30 a P 40). The regeneration density in the studied area corresponds to the results of regeneration monitoring in NP Šumava in 2008 (ČÍŽKOVÁ et al. 2011), when the mean and median regeneration density was 4 848 and 2960 ind.ha⁻¹, respectively. Similar results were

obtained by HEURICH (2009) in mountain spruce forests in NP Bayerischer Wald. In this study, the average densities of regeneration were 5240 and 4502 ind.ha⁻¹ in height classer over 10 cm and over 20 cm, respectively.

Tab. 1. Stand characteristics and abundance of regeneration on the individual plots. The numbers in parentheses indicate standard deviations.

Plot	P 30	P 40	P 55	P 60	P 70	P109	P209	P 309	P 409
Year of dieback	1997	1997	1999	1998	1998	1998	1998	1998	1998
Year of measurements	2008	2008	2008	2008	2009	2009	2009	2009	2009
Tree layer									
Basal area live trees (m ² . ha ⁻¹)	0.52	0.76	0.13	1.11	0.60	0.02	-	0.09	0.31
Basal area snags (m ² . ha ⁻¹)	63.6	57.2	44.2	62.4	49.8	51.9	57.6	47.5	52.3
Live trees (stems. ha ⁻¹)	13	44	19	50	44	6	0	19	25
Snags (>1.3m) (stems. ha ⁻¹)	694	375	1044	694	494	338	588	444	625
Stumps+Snags(<1.3m)(stems. ha ⁻¹)	356	231	625	288	219	313	406	256	150
Mean DBH of living trees (cm)	22.9 (2.7)	14.1 (4.6)	9.3 (2.1)	14.2 (4.7)	12.7 (3.3)	5.6 (0)	-	6.9 (3.6)	9.6 (8.2)
Mean DBH of snags (cm)	31.6 (12.9)	41.3 (15.4)	21.5 (12.5)	30.7 (14.3)	33.1 (13.8)	42.2 (13.3)	32.6 (13.6)	34.0 (14.4)	30.6 (11.2)
Mean height of living trees (m)	9.0 (4.4)	6.0 (2.3)	4.1 (1.0)	7.2 (2.1)	5.3 (2.0)	3.0 (0)	-	3.8 (0.6)	5.6 (4.0)
Regeneration (No. ha ⁻¹)									
Spruce ≤ 20 cm	138	56	238	300	513	544	563	125	194
Spruce >20 cm	2 031	1 100	3 238	3 663	2 400	4 663	11 825	2 425	4 613
Spruce in total	2 169	1 156	3 475	3 963	2 913	5 206	12 388	2 550	4 806
Rowan ≤ 20 cm	0	0	0	6	0	6	6	13	31
Rowan >20 cm	25	94	25	225	150	94	106	244	125
Rowan in total	25	94	25	231	150	100	113	256	156

The following parameters were determined on the plots: positions of standing living trees, dead trees, standing stumps (dead standing tree of up to 1.3 m in height) and all regeneration (individuals of up to 3 meters in height).

For each feature, we determined its species to which it belongs, measure its DBH and height. For dead trees, the species, height and degree of decomposition were recorded, the latter using a four-class scale based on the conditions of the crown, bark, trunk and degree of decomposition (MASER et al. 1979):

- 1 – fresh dead tree, recently fallen off needles or leaves
- 2 – older dead trees, without bark, initial stage of decomposition
- 3 – hard decay, advanced decomposition, wood is held together
- 4 – the highest degree of decomposition, soft decay

For regeneration, species, height (with 5 cm accuracy) and crown width were determined on all plots. Additionally, the regeneration microsite was recorded on the plots established in 2008 (P30 – P70). The microsite was defined by the dominant species of the vegetation or cover type next to the regeneration individual. The following microsities were distinguished: litter, dead wood (logs, snags, stumps), tree foot, windthrow and vegetation, which was further distinguished into the categories moss, fern, blueberry (*Vaccinium myrtillus*), reedgrass (*Calamagrostis vilosa*), wavy hairgrass (*Avenella flexuosa*) and wood-rush (*Luzula sylvatica*).

The dead wood was distinguished into five decay classes using the classification proposed by MASER et al. (1979):

- 1 – fresh log
- 2 – older log, hard, initial stage of decay
- 3 – advanced decomposition, high decay degree, wood is held together
- 4 – considerable decay degree, soft, crumbling, often covered with mosses, vegetation
- 5 - the highest degree of decomposition, hardly distinguishable in the terrain, not adherent, mostly covered with mosses, vegetation

The age structure of the regeneration was determined by counting the numbers of verticils and scars of verticils of ten individuals for each height class (by 10 cm) on the four plots established in 2009 (P109 – 409). For at least 100 individuals on each from four plots the height increment was recorded on 25 individuals of each height category (0-25 cm, 26-50 cm, 51-100 cm, 100-200 cm, 200 cm +). The height increment was measured for the last 15 years. The accuracy of the age determination using the number of verticils or scars was verified on 50 individuals, for which the height and the number of verticils were recorded. Subsequently, a part of the stem of each individual was cut at its base and used to count the number of tree rings using a binocular. The results of the two age determination approaches were compared. Good results using this method were recorded by NIKLASSON 2002 and BAČE et al. 2011.

Phytosociological relevés were determined for each plot. The cover of each species was visually estimated on whole plot. The cover degree was given according to Braun – Blanquet scale with divided degree 2.

Data analysis

The stand characteristics (No. of trees (=individuals higher than 3 m), snags, stumps, basal area, mean DBH and height) were used to calculate basic dendrometric plot parameters.

For the diameter distribution, dead trees were assigned to classes of 5 cm. The regeneration was assigned to height classes of 10 cm. The microsite preference of regeneration was tested by nonparametric Kruskal-Wallis test as the data did not have normal distribution.

We verified the accuracy of age determination by counting the number of verticils using the linear regression model describing the relationship between the number of verticils and the number of tree rings in the collected samples.

To approximate age of each sapling with counted verticils, we first explore the relationship between number of verticils and the number of tree rings counted on the same individuals. Then, we used the resulting linear model to calculate approximate age of each sampling from the number of its verticil.

The time since parent stand dieback ranged between 9 – 11 years according to plots – see Table 1. This age respectively height corresponding with this age was used to identify advanced regeneration. We calculated the median of height corresponding this age for each plot P109 – P409. For plots P30 – P70 mean median of plots P109-P409 was used according to time of death, because on these plots height of verticils was not measured.

The relationship between height increment and total height of regeneration individuals was determined by linear regression. For the comparison of height increments among years, an increment index was calculated for each year as the quotient of determined increment to increment calculated using growth model. Thus, the factor height of regeneration was eliminated from the comparison. The difference between height increment before and after parent stand dieback was tested using the test for parallelism of two regression lines.

The statistical analyses were performed in Statistica (Statsoft, version 9); data from FieldMap were processed using ArcGIS 9.2 software. Vegetation nomenclature is according to KUBÁT et al. 2002.

RESULTS

Stand structure

The density of snags ranged between 338 and 1044 stems.ha⁻¹ (Table 1), with average DBH of 31.5 cm. The average DBH of dead spruce stems per plot ranged between 219 mm (plot P55) and 422 mm (plot P109). Majority of the snags were already in the advanced decay stage (Fig. 1). From the distribution of the dead trees in decay classes we can derive, that the trees died due to the bark beetle outbreak (decay class 2) contributed with 82 % to the total number of dead trees. DBH distribution of the dead trees in the decay classes further indicated

that the dead trees of decay class 2, which died in consequence of the bark beetle outbreak, reached larger diameters than the dead trees of decay classes 3-4, which died before the outbreak (Fig. 1).

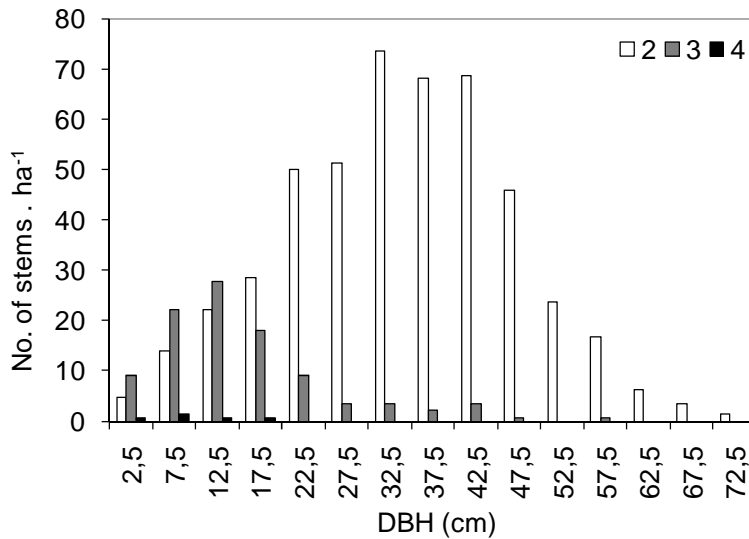


Fig. 1. Diameter distribution of dead trees in the decay classes 2, 3 and 4. The x axe shows the middle of 5 cm DBH interval. The data are for all plots together.

The number of living trees reached up to 50 stems.ha⁻¹ (Table 1), but most of them were trees of low height surviving under the main canopy layer or growing up regeneration. Meanly only 25 living trees per hectare were found on all the studied plots; most of them on plot P60. The living trees were in average 6 m high (Table 1).

Regeneration

The regeneration was dominated by Norway spruce. Rowan constitute only 4 % of individuals. The height structure of regeneration had unimodal distribution with the peak shifted to the left (Fig. 2). The range of height distribution indicated continuous recruitment. The lowest height classes had very small numbers of individuals. The mean height for all plots together was 0.72 ± 0.43 m, median 0.65 m. The height distribution differed between plots (Kruskal-Wallis H (8, N= 6370) = 603.21 p < 0.001). On plots P30, P40, P109, P209 and P309 regeneration was equally represented in each height classes and most individuals were around 0.8 m height. In contrast on P55 and P60 occurred more individuals of smaller heights, height distribution curve was shifted more to the left with the maximum at 0.5 – 0.6 m. Most, however, was shifted on P70, were the most regeneration was in height 0.2 – 0.3 m and the highest individuals reached only 1.2 m. Different height distribution had the plot P409, where individuals were equally presented in height classes up to height 2.6 m, the individuals higher classes accounted of a significant proportion.

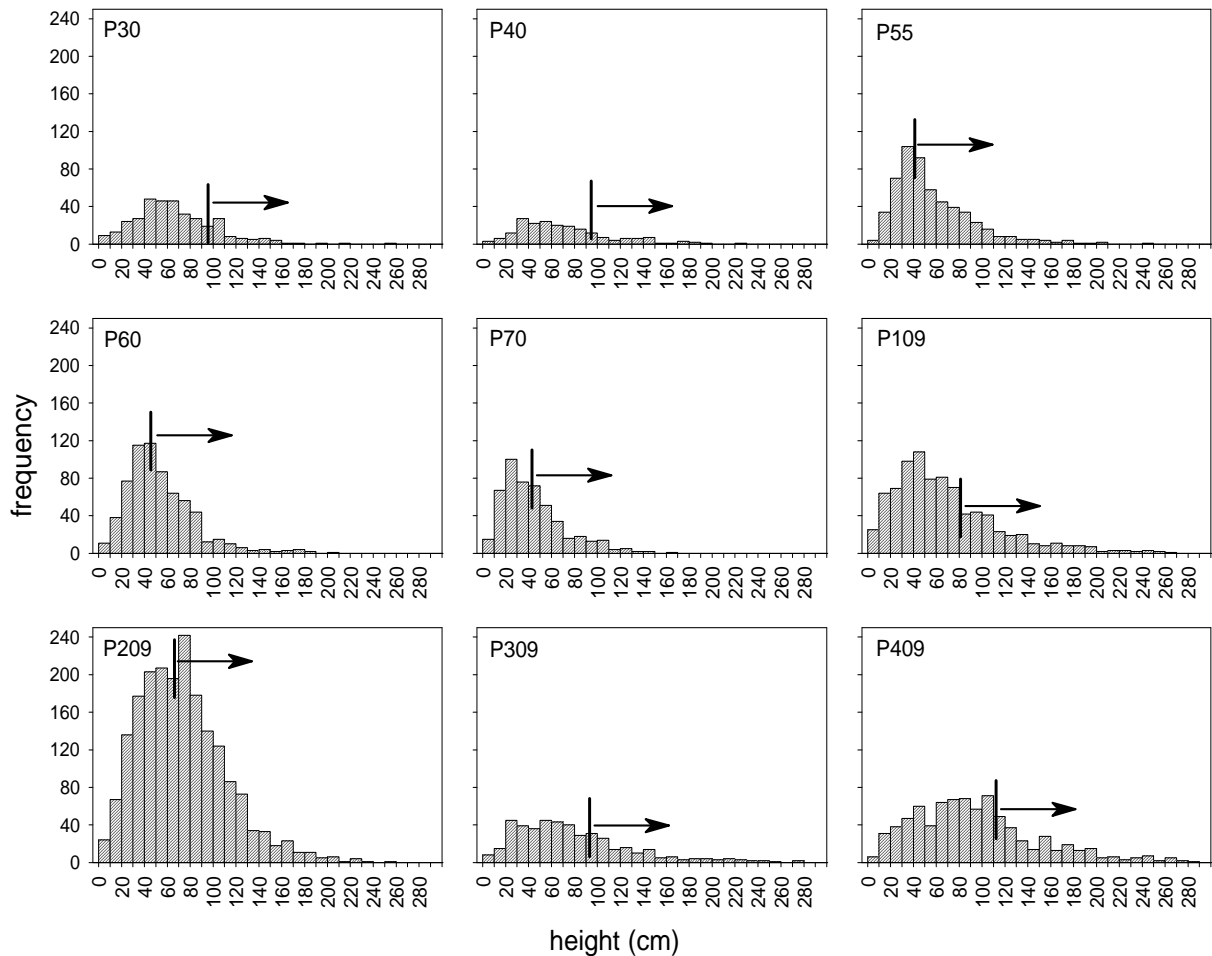


Fig. 2. Height distribution of regeneration. Vertical lines mark height classes containing the height median of age between stand death and data collection. This median was derived from regeneration height and age relationship. The arrows show advance regeneration, i.e. tree established in 1997 or 1998, the year of the parent stand dieback.

Vegetation on all plots was dominated by *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis villosa* and *Avenella flexuosa*. The total vegetation cover ranged between 85 and 90 %. Difference in preferences for the different microsites was statistically significant (Kruskal-Wallis, $H=19.916$; $df=5$; $p<0.01$). Spruce regeneration mostly preferred the microsite snag base and dead wood microsite (Fig. 3), while rowan mostly occurred in vegetation and at tree foot.

Age estimation of regeneration by the number of verticils or scars was significantly correlated with the age determined by the exact number of annual rings ($y = 0.879x$, $r = 0.684$, $p<0.001$). For regeneration up to 20 years, the number of verticils and scars was well correlated with the number of annual rings ($y = 1.032x$, $r = 0.748$, $p<0.001$, Fig. 4), and therefore age estimates based on verticils numbers is reliable.

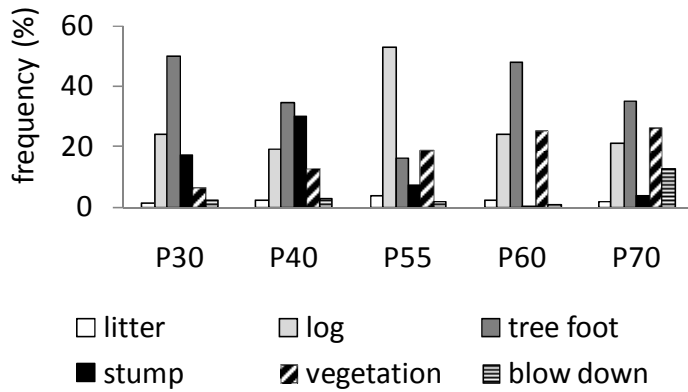


Fig. 3. Microsite preferences of regeneration.

Age and height distribution showed continual recruitment of the regeneration immediately after disturbance. Spruce regeneration grew on average 69 cm in 10 years. Comparing the approximated height of the individuals established during the parent stand dieback with the height distribution (Fig. 2) suggests that an important proportion of the regeneration established in the forest before the disturbance. The median for height of regeneration in age of time between death of parent stand and data collection (9-11 years according to plot) ranged for all plots between 51 and 116 cm (Tab. 2). The lowest was on plots P60, P70 and P55 with 51, 51 and 53 cm respectively. The highest was on P409 – 116 cm. Based on this value, the mean total proportion of advance regeneration for all plots was 34 %. The proportion of advance regeneration on each plot shows Tab. 2.

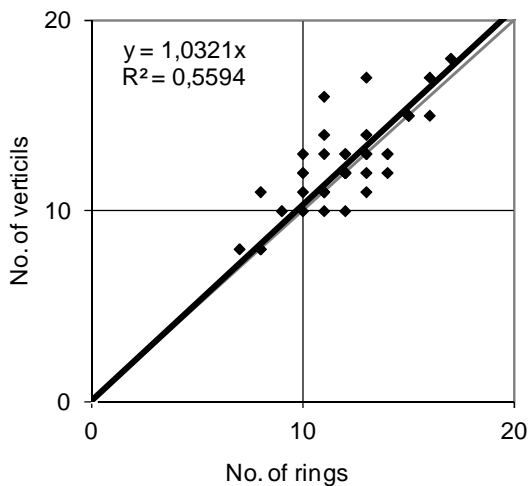


Fig. 4. Relationship between tree age determined as the number of tree rings and age determined by the number of verticils approach. The bold line marks regression curve of the relationship, the thin line indicates the same values for both methods of the seedling age estimate.

Tab. 2. Plot characteristics and proportion of advance regeneration on plots. The median of height for plots P30-P70 is derived from data for plots P109-P409 according to time between death of stand and data collection. The proportion of advanced regeneration indicates share of regeneration higher than determined median from total number of regeneration on plot.

Plot	Year of death	Time between death and data collection	\bar{x} of height for time since death [cm]	Proportion of advance regeneration [%]
P109	1998	11	84	29
P209	1998	11	76	44
P309	1998	11	96	27
P409	1998	11	116	30
P30	1997	11	98	20
P40	1997	11	98	25
P55	1999	9	53	46
P60	1998	10	51	49
P70	1998	10	51	34
Mean from all plots				34

Height increment increased with increasing height and age of the regeneration on all plots similarly (Fig. 5), but there was significant difference between plots P109 and P209 comparing with plots P309 and P409, respectively (Kruskal-Wallis: $H(3, N=431) = 17.61596$ $p=0.0005$). Fig. 6 shows the yearly time-course development of height increment of regeneration, which increased after 2005 on all plots, but most on plot P409. The difference between height increment before and after disturbance was not statistically significant.

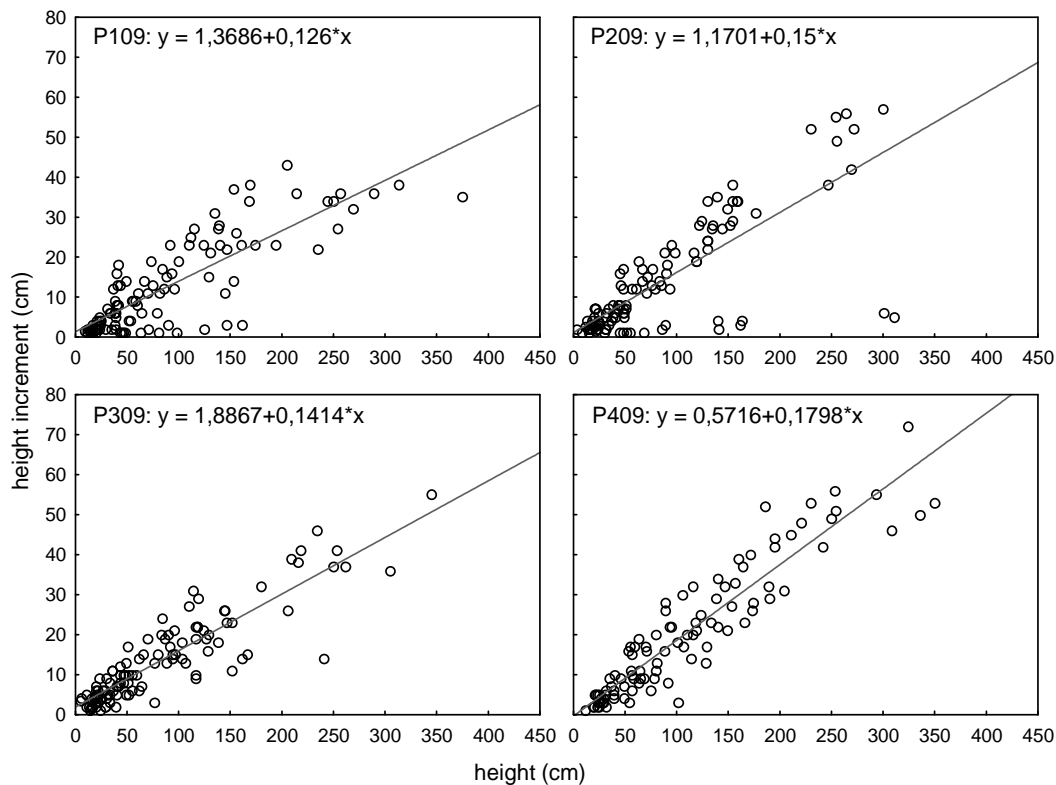


Fig. 5. Relationship between annual height increment and regeneration height in 2009.

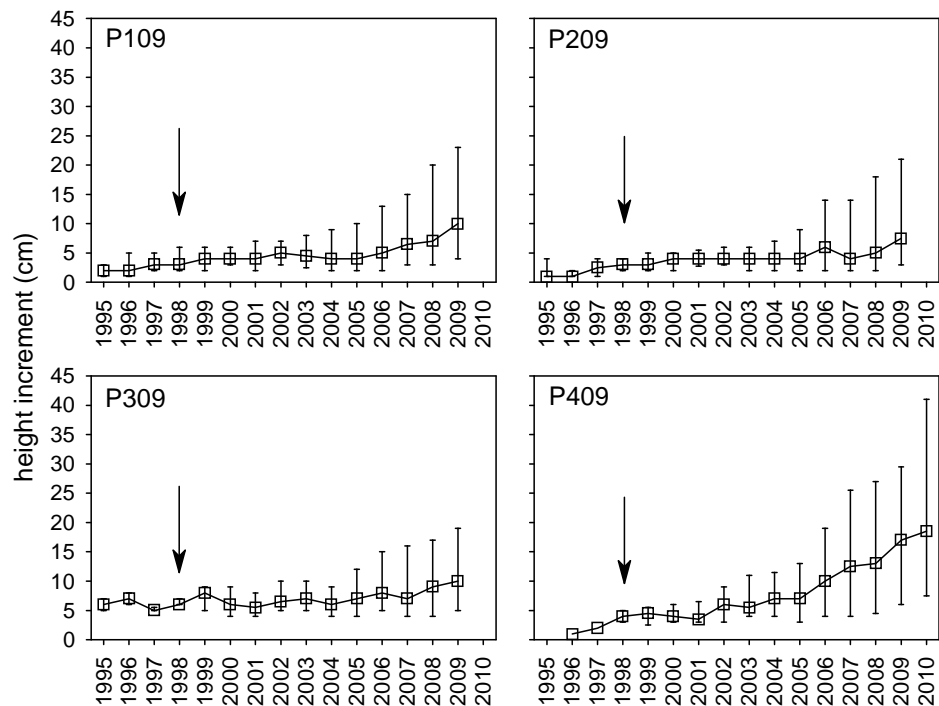


Fig. 6. Height increment of regeneration between 1995 and 2010 given as median (boxes) and the 45% and 75% quantil (whiskers). The arrow indicates year of forest dieback.

DISCUSSION

Stand structure

Two main factors are responsible for *P. abies* mortality in subalpine forests. The most important factor are wind and snow causing uprooting or stem breaking. Other causes of death are fungal pathogens and bark beetle leading to the formation of standing dead tree (ZIELONKA 2006b). DBH distribution in the decay classes showed that the dead trees are mainly of second decay degree, which means that the trees had died because of the bark beetle attack. Thinner tree accounted for only 18 %. The smaller size of these trees indicates earlier mortality due to self-thinning process caused by competition for light, which depends on stand density (ZIELONKA 2006a).

Bark beetle outbreaks are usually connected with the effects of others disturbances (KULAKOWSKI et al. 2003, KULAKOWSKI & VEBLEN 2002), in our country they mostly follow after strong wind disturbances. In the surveyed forest, the living biomass suddenly changed to dead biomass - dead trees and snags. In the course of time, the volume of decaying lying wood will increase due to degradation of the parent stand. Individuals of dead spruce can remain staying for 20 years (HOLEKSA 1998, SIITONEN 2001, STORAUNET & ROLSTAD 2002) and the length of this period can significantly slow down the wood decay (ZIELONKA 2006b).

Lying logs could provide suitable microhabitats for spruce regeneration in the future (KUPFERSCHMID & BUGMANN 2005).

Regeneration

Natural regeneration guarantees forest continuity in space and time (GRASSI et al. 2004). The regeneration was dominated by Norway spruce with 96 % of the individuals, which is in agreement with other studies from this area (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004, BAUER et al. 2008, BAČE et al. 2009, SVOBODA et al. 2010, ČÍŽKOVÁ et al. 2011). Rowan accounted for the remaining proportion and occupied thus a lower proportion of the regeneration than on the Bavarian side with up to 10 % (HEURICH 2009, JEHL 2001). The share of other pioneer species was insignificant. This may be attributed to the requirements on soil disturbance of these species, which did not take place after the bark beetle outbreak (HEURICH 2009). The low proportion not only of rowan indicates that forest development after bark beetle disturbance does not correspond to classical theories of forest development, when pioneer species are gradually replaced by climax species (KORPEL 1995). The very low presence of rowan was probably caused by browsing damage (KUPFERSCHMID & BUGMANN 2005, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011, ČÍŽKOVÁ et al. 2011). Rowan grows faster than spruce, but is completely absent in some areas. In the mountain spruce forests, spruce has a dual role as both pioneer and climax tree species (HEURICH 2009). Rowan occurs only disseminated with spruce not forming initial forest.

The height structure indicates continual regeneration recruitment even before the death of the main tree canopy. On average 93 % of the regeneration was higher than 20 cm, 61 % was over 50 cm. The regeneration structure has already been stabilized and reflects the structure of the future tree layer. Individuals of the lowest heights were rare, probably due to the high vegetation cover, which is not suitable for seedling establishment and growth and due to the lack of seed sources (CORNETT et al. 1998, RAMMIG et al. 2006). As saplings were growing up and supply of seeds and new seedlings was reduced, there was a gradual shift of individuals from the lowest to higher height classes. Spruce does not create persistent seed bank though this is questioned (GREEN et al. 1999). The tree layer has completely died in a vast area and new seeds have therefore to arrive from remote living stands. Some higher trees can survive the disturbance. This older trees of low heights were growing on the plots, which were growing under the tree layer shade until its death. These trees were able to spawn (personal observation). The development in the area shows a good adaptation of spruce and rowan to bark beetle disturbances. Rowan seeds are distributed by birds, spruce seeds are

spread by wind. LÄSSIG et al. (1995) recorded spread of spruce seeds to a distance of 1000 m from the source. It seems that high seed production and bark beetle outbreak occurrence are highly correlated. Both events are favoured by similar climatic conditions. Bark beetle attacks trees older than 70 years but spruces are able to produce seeds earlier (HEURICH 2009), in open areas already at the age of 40 years.

Low numbers of the smallest seedlings may be attributed to the lack of suitable microsite conditions such as mineral soil or decaying wood (SVOBODA et al. 2010). The dieback of the tree layer leads to improved light conditions and the development of herbaceous vegetation, dominated by the grasses *Calamagrostis villosa* and *Avenella flexuosa*. Vegetation succession is an important factor for forest regeneration (KUULUVAINEN 1994, RAMMIG et al. 2006). Vegetation competes with the seedlings for water, nutrients and light (HOLEKSA et al. 2007). It shades regeneration and suitable microsites for their establishment and growth.

The type of microsite is an important factor for spruce regeneration density (KUPFERSCHMID & BUGMANN 2005). In our study, regeneration was most abundant close to snags and stumps on the microsite tree foot. The creation of regeneration clusters around trees may have several causes. Light intensity is lower next to living trees, but on the other hand, competition with herbaceous vegetation is lower in between the root swellings, humidity is higher and nutrients conditions better due to the water running down the trunk (KOCH & MATZNER 1993, MANDERSCHIED & MATZNER 1995). Additionally, snow melts earlier close to trees and vegetation period is thus longer at these microsites. The possibility of seed deposition in the hollows, as seeds are drifted along the snow, is also hypothesised in relation to the earlier snow melting next to trunks. Trees that died before the disturbance and are in a more advanced stage of decomposition provide suitable substrate for seedlings in the form of tree breaks close to the ground, stumps or decaying roots). Decaying wood (stumps, snags, lying logs and windfalls) is considered suitable microsite for spruce regeneration (KORPEL 1989, KUULUVAINEN et al. 1998, HOFGAARD 1993, HOLEKSA 1998, ZIELONKA 2006a, BAIER et al. 2007, MOTTA et al. 2006, BAČE et al. 2009, SVOBODA et al. 2010). This is in accordance with our results on lying logs as the second most important microsite for regeneration. The coarse woody debris play an important role in water availability (BAIER et al. 2007), nutrition dynamics (ILISSON et al. 2007) and regeneration protection (SCHÖNENBERGER 2002, KUPFERSCHMID et al. 2003) providing a safe microsite especially in the first year of seedling life (MORI et al. 2004). Regeneration density and its proportion growing on dead wood increase significantly with altitude (HOLEKSA et al. 2007). The amount of dead wood is

therefore crucial for stand regeneration in mountain forests. Important factors that influence the amount of decaying wood are severe winds, fires, insects and pathogenic fungi. Depending on the mortality factor, the coarse woody debris volume changes suddenly, as is in the case of large disturbances (fire, windstorm), or slowly and continuously (ZIELONKA 2006a). Taking together the microsites tree foot, lying logs, stump and windfall, 80% of regeneration was linked to the dead wood in our study. HEURICH (2001) showed that 45% of regeneration was found on or near dead wood. The proportion of regeneration connected to death wood was very high even though the amount of dead wood was very low because of previous management of those forests.

Only a low proportion of regeneration was found in litter, which is in contrast to other studies (ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011, JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). This may be explained by the low proportion of this microsite on our plots. After the dieback of the mother stand, abundant herbaceous vegetation developed on the site. Litter is a suitable microsite for seedling establishment (HANSSEN 2003, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011), but it becomes overgrown with herbaceous vegetation in the course of progressive succession.

The most common microsites were the grasses *Calamagrostis villosa* and *Avenella flexuosa*. In spite of their abundance, these microsites were not suitable for the spruce regeneration. Unsuitability of grasses and ferns for spruce regeneration is confirmed by other studies (KUPFERSCHMID & BUGMANN 2005, JONÁŠOVÁ & PRACH 2004, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). About one quarter of regeneration was found in vegetation on two plots, however, no small individuals were found on this microsite. This regeneration probably established in litter or moss before these microsites were overgrown by higher vegetation, where higher spruce individuals had higher survival rates (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). Plants of lower vegetation layers in the immediate vicinity of seedlings compete with them for water, light and nutrients (CORNETT et al. 1998). Grasses growing in dense carpets are big competitors of seedlings (HANSSEN 2003, DIACI et al. 2005). The strong link between regeneration and dead wood, as described in our study, proves that regeneration does not occur randomly, but its occurrence varies with substrate.

The regeneration age estimation was based on the number of verticils or their scars on the main stem. This method is very easy and allows a simple and non-destructive estimate for a large number of seedlings (NIKLASSON 2002). The age determined by this approach and age determined by ring numbers was well correlated for regeneration of up to 20 years in age. Verticils and scars are well noticeable in these individuals and the measurements are therefore

robust against mistakes. This method of age determination has been successfully used in previous studies (GRASSI et al. 2004, ZIELONKA 2006b, BAČE et al. 2009).

The age structure of spruce regeneration is greatly influenced by seed years (ZIELONKA 2006b), which in our conditions occur at intervals of 5 to 10 years. The interval increases with increasing altitude (HOLEKSA et al. 2007). The regeneration height structure had approximately normal distribution with a peak shifted to the left. The extremely low proportion of the smallest and also youngest individuals was remarkable, indicating lower generative regeneration in the years after the main canopy dieback. This can be attributed to the lack of sources of new seeds, seed years and in particular to competition with vegetation.

Based on the relationship between height and age, the recent height of the regeneration that established at the time of the stand dieback could be estimated to range between 51 and 116 cm. The weak relationship between the height and age of regeneration and increasing error in the age estimate with increasing height do not allow accurate estimation of the proportion of individuals established in each year. The current regeneration height structure and the relationship between age and height, however, enabled the approximate deduction that in average one third of the individuals belonged to advance regeneration. GRASSI et al. (2004) reported advance regeneration contributing with 25% to total recovery. Advance regeneration has its origin in the structural changes in canopy during forest development. The recruitment of new trees can occur immediately in response to the formation of any new gap (HOLEKSA et al. 2007).

Seedlings established before the disintegration of the main canopy play an important role in forest regeneration (GRASSI et al. 2004). The presence of advance regeneration reduces the risk of forest regeneration failure due to the lack of seeds after large disturbances of the tree layer. When herbaceous vegetation develops after the opening of the stand, the advance regeneration is higher and thus more successful in competition with the expanding vegetation. Additionally, it also constitutes a continuously expanding regeneration core with the highest individuals in the middle and the lowest on the periphery (GRASSI et al. 2004).

The positive linear relationship of height and height increment suggests good growth conditions. Height growth is influenced by the size of the individual, canopy, altitude, the course of the spring snow melting and the percentage of cover of high shrubs or herbs (KUPFERSCHMID & BUGMANN 2005, CUNNINGHAM et al. 2006a,b). Light conditions became favourable for the regeneration growth due to the disintegration of the upper tree layer, but no statistically significant increase in height increment was recorded in our study, in contrast to other authors (METS LAID et al. 2005, METS LAID et al. 2007, HEURICH 2009). This may be

attributed to the sudden change of conditions (temperature, light) after the disintegration of the canopy. This may have caused severe physiological stress to the present regeneration and favour the herb layer development, which later inhibited the establishment and development of the seedlings. Similar results, when the natural ground vegetation inhibited natural regeneration, were reported by OTT (1989) and DIACI (2002). METSLAID et al. (2007) found that spruce needs 4-5 years to adapt to the new conditions arising after release and the period is longer in older individuals. CUNNINGHAM et al. (2006b) confirmed that seedlings tend to grow better in open than in closed stands and optimal growth conditions were found under intermediate canopy. The positive response of seedlings to canopy reduction is based on higher availability of direct and diffuse radiation. On the other hand, seedlings prosper from partial shade, which provides protection against temperature extremes and fluctuations and potential drought (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). They therefore grow best under intermediate canopy, because this environment reduces climate extremes and simultaneously provides enough light for photosynthesis (CUNNINGHAM et al. 2006a). Standing snags provided partial shade of regeneration and of forest soil on the studied plots.

CONCLUSION

We described the pattern of spruce regeneration as related to stand structure and the importance of advance regeneration for the stand recovery following severe disturbance. Following the bark beetle outbreak in 1990s, a main tree layer was removed, when most of the snags show decay stage 2. Only few several small size trees survived the outbreak. Norway spruce is dominant species in young regeneration cohort, with only small share of Rowan (4 %). Norway spruce regeneration mostly occurred at two main microsites: Aggregated at the base of snags or stumps and on the dead wood microsites. Height structure of the regeneration showed left skewed distribution, with mean 0.72 m and median 0.65 m height, respectively. Low numbers of young seedlings show, that the regeneration recruitment is rather low. Probably as a result of low seed source and development of an herbaceous vegetation following death of main canopy. Advance regeneration had a crucial role in the forest regeneration and accounted for 34 %. Based on the age structure analysis, height of the 11 years seedling established during the year of death of the main canopy was estimated from 76 to 116 cm. Regeneration height increment increased during the study period, probably due to the increasing height of the regeneration. The age-height structure analyses showed high variability and relatively slow height development, therefore stand recovery following the

main canopy death. The height growth of regeneration showed also delay of several years following the death of the main canopy.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was funded by the grant of SP/2d2/111/08 of the Czech Ministry of Education, Youth and Sports and the grants IGA 2010 (43120/1312/3122) and IGA 2011 (43120/1312/3150) of Czech University of Life Sciences. We thank Martin Kopecký, Martin Macek, Tomáš Třeský, Ondřej Zikmund, Zdeňka Konopová, Josef Brůna for the assistance during field work. The authority of the Šumava National Park is thanked for the permission to collect data. We are grateful to Martina Janoušková for language revision and to Dan Zahradník for help with statistic.

REFERENCES

- Ammer C., 1998: Die Fichte in der natürlichen Verjüngung des Bergmischwalds. *Allgemeine Forst Zeitschrift*, 53: 396–399.
- Bače R., Janda P. & Svoboda M., 2009: Effect of microsite and upper tree layer on natural regeneration in the mountain spruce forest stand Trojmezna (Šumava National Park). *Silva Gabreta*, 15: 67–84.
- Bače R., Svoboda M., Janda P., 2011: Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of central Europe: Logs vs. Stumps as a favourable substrate. *Silva Fennica* 45(5): 1065 – 1078.
- Baier R., Meyer J. & Gottlein A., 2007: Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forest of the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research*, 126: 11–22.
- Bauer Von M. L., Fischer A, El Kateb H., Mosandl R., 2008: Verjüngungsdynamik nach grossflächigem Borkenkäferbefall in den Fichtenwäldern der Hochlagen des Bayerischen Waldes, Frankfurt am Main, *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* (German Journal of Forest Research) 2008 2/3, p. 43 – 51 (in German).
- Brang P., 1998: Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 626–639.
- Coates, K. D. 2000. Conifer seedling response to northern temperate forest gaps. *Forest Ecology and Management* 127: 249–269.
- Coates K. D., 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forests of interior British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 155, 387–398.
- Cornett M. W., Puettmann K. J. & Reich P. B., 1998: Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 196–205.
- Cunningham, C., Zimmermann, N.E., Stoeckli, V., Bugmann, H., 2006a. Growth of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in subalpine forests in Switzerland: does spring climate matter? *Forest Ecology and Management* 228, 19–32.
- Cunningham, C., Zimmermann, N.E., Stoeckli, V., Bugmann, H., 2006b. Growth response of Norway spruce saplings in two forest gaps in the Swiss Alps to artificial browsing, infection with black snow mold, and competition by ground vegetation. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 2782–2793.
- Čížková P., Svoboda M., Křenová Z., 2011: Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of Šumava National Park – the first results of the Biomonitoring project. *Silva Gabreta*, 17 (1): 19 – 35.
- Diaci J., 2002: Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, 161:27–38.
- Diaci J., Pisek R. & Boncina A., 2005: Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European Journal of Forest Reseserch*, 124: 29–36.

- Dobrovolny, P., Brazdil, R. 2003. Documentary evidence on strong winds related to convective storms in the Czech Republic since AD 1500. *Atmospheric Research* 67-68, 95-116.
- Drobyshev, I.V., 1999. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in Sphagnum-Myrtillus old-growth forests. *Forest Ecology and Management* 115, 71–83.
- Frelich L. E., 2002: Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen-deciduous forests. *Cambridge Studies in Ecology*. Cambridge University Press, 266 pp.
- Grassi G., Minotta G., Tonon G. & Bagnaresi U., 2004: Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 141–149.
- Greene, D.F., Zasada, J.C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., and Simard, M.J. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 824–839.
- Hanssen K. H., 2003: Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180: 199–213.
- Heurich M., 2001: Waldentwicklung im montanen Fichtenwald nach grossflächigem Buchdruckerbefall im Nationalpark Bayerischer Wald. In: HEURICH, M. (ed) *Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall*. Grafenau, Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald. 99–176.
- Heurich M., 2009: Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta*, 15: 49–66.
- Holeksa J., 1998: Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest. *Monographiae Botanicae*, 82: 1–211.
- Holeksa J., 2001: Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstw Cbl* 120:256–270
- Holeksa J., Cybulski M., 2001: Canopy gaps in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 120, 331-348.
- 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. *European Journal of Forest Research*, 126: 303-313.
- Ilisson T., Köster K., Vodde F. & Jogiste K., 2007: Regeneration development 4–5 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. *Forest Ecology and Management*, 250: 17–24.
- Jehl H., 2001: Die Waldentwicklung nach Windwurf in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. In: *Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall*. Nationalpark Bayerischer Wald, Wissenschaftliche Reihe, 14: 49–98.
- Jonášová M. & Matějková I., 2007: Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1907–1914.
- Jonášová M. & Prach K., 2004: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15–27.
- Koch A. S., Matzner E., 1993: Heterogeneity of soil and soil solution chemistry under Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) as influenced by distance from the stem basis. *Plant and Soil*, 151 (2): 227-237.
- Korpel Š., 1989: *Pralesy Slovenska* [Primeval forests of Slovakia]. Veda, Bratislava, 329 pp. (in Slovak).
- Korpel Š., 1995: *Die Urwälder der Westkarpaten*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart; Jena; New York, 310 pp.
- Kozłowski, T.T. 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 158: 195–221.
- Kubát K., Hroudá L., Chrtek J., Kaplan Z., Kirchner J. & Štěpánek J. (eds.), 2002: *Klíč ke květeně České republiky* [Key to the flora of the Czech Republic]. Academia, Praha, 928 pp. (in Czech).
- Kulakowski, D., Veblen, T.T., 2002. Influences of fire history and topography on the pattern of a severe wind blowdown in a Colorado subalpine forest. *J. Ecol.* 90, 806–819.
- Kulakowski D. & Bebi P., 2004: Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen*, 47–54.

- Kulakowski, D., Veblen, T. T., Bebi, P., 2003. Effects of fire and spruce beetle outbreak legacies on the disturbance regime of a subalpine forest in Colorado. *Journal of Biogeography* 30, 1445–1456.
- Kupferschmid A.D. & Bugmann H., 2005: Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 205: 251–265.
- Kupferschmid Albisetti A. D., Brang P., Schönenberger W. & Bugmann H., 2003: Decay of *Picea abies* snag stands on steep mountain slopes. *Forestry Chronicle* 79: 247–252.
- Kuuluvainen T., 1994: Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Annales Zoologici Fennici*, 31: 35–51.
- Kuuluvainen T. & Kalmari R., 2003: Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 40: 401–413.
- Kuuluvainen T., Syrjanen K. & Kalliola R., 1998: Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *Journal of Vegetation Science*, 9: 563–574.
- Lässig R, Egli S, Odermatt O, Schönenberger W, Stöckli B, Wohlgenuth T, 1995: Beginn der Wiederbewaldung auf Windwurfflächen. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 146(11):893–911
- Leemans, R., 1991. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio* 93, 157–165.
- Manderscheid B., Matzner E., 1995: Spatial heterogeneity of soil solution chemistry in a mature Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand. *Water, Air and Soil Pollution*, 85 (3): 1185–1190.
- Maser C., Anderson R.G., Cromack K.J., Williams J.T. & Martin R.E., 1979: Dead and down woody material. In: *Wildlife Habitat in managed forests of the Blue Mountains of Oregon and Washington*, Thomas, J.W. (ed.), USDA Forest Service, Agriculture Handbook 553, Portland, pp. 78–95.
- Metslaid, M., Ilisson, T., Nikinmaa, E., Kusmin, J., Jogiste, K., 2005. The recovery of advance regeneration after disturbances: acclimation of needle characteristics in *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20 (Suppl. 6), 112–121.
- Metslaid M., Jogiste K., Nikinmaa E., Moser W., Porcarcastell A., 2007: Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release. *Forest Ecology and Management*, 250: 56 – 63.
- Mori A., Mizumachi E., Osono T., Doi Y., 2004: Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 196: 287–297
- Motta, R., Berretti, R., Lingua, E., Piussi, P., 2006. Coarsewoodydebris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology and Management* 235, 155–163.
- Neuhäuslová Z. & Eltsová V., 2003: Climax spruce forests in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 9: 81–104.
- Niklasson, M. 2002. A comparison of three age determination methods for suppressed Norway spruce: implications for age structure analysis. *Forest Ecology and Management* 161: 279–288.
- Ott, P.D.E. 1989. Verjüngungsprobleme in hochstaudenreichen Gebirgswäldern. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 140: 23–42.
- Rammig A., Fahse L., Bugmann H. & Bebi P., 2006: Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 222: 123–136.
- Ruel, J.C., Messier, C., Doucet, R., Claveau, Y., Comeau, P., 2000. Morphological indicators of growth response of coniferous advance regeneration to overstorey removal in the boreal forest. *Forestry Chronicle* 76, 633–642.
- Schönenberger W., 2002: Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first 10 years after the 1990 storm Vivian. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 61–80.
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as a nexample. *Ecological Bulletins* 49, 11–41.
- Storaunet, K.O. & Rolstad, J. 2002. Time since death and fall of Norway spruce logs in old-growth and selectively cut boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1801–1812.

- Svoboda M., 2007: Les ve druhé zóně v oblasti Trojmezí není hospodářskou smrčínou: změní se management dřívě než vznikne rozsáhlá asanovaná plocha? [The origin of the forest in the second zone next to Trojmezí old-growth forest is natural: does the management change before it will be cut down?]. *Silva Gabreta*, 13: 1–18 (in Czech).
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bace, R. & Zenahlikova, J. 2010. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management* 260: 707–714.
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel T. A., Fraver S., Rejzek J., Bace, R., 2011. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science* 23(1): 86–97.
- Takahashi K., Homma K., Vetrova V. P., Florenzev S., Hara T., 2001: Stand structure and regeneration in a Kamchatka mixed boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 12: 627–634.
- Zenáhlíková J., Svoboda M., Wild J., 2011: Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava [The state and development of natural regeneration before and one year after a dieback in the tree layer of a mountain spruce forest in the Trojmezí area of the Šumava National Park]. *Silva Gabreta* 17(1): 37 – 54 (in Czech).
- Zielonka T., 2006a: Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2614–2622.
- Zielonka T., 2006b: When does dead wood turn into a substrate for spruce regeneration? *Journal of Vegetation Science*, 17: 739–746.

Dynamika přirozené obnovy horských lesů bezprostředně po odumření mateřských porostů vlivem působení lýkožrouta smrkového

Jitka Zenáhlíková*, Miroslav Svoboda & Jan Wild

Katedra pěstování lesa, Fakulta lesnická a dřevařská, ČZU, Kamýcká 1176, CZ-16521

Praha, Česká republika

Botanický ústav AV ČR v.v.i., Zámek 1, 252 43 Průhonice, Česká republika

Abstract

We analyzed characteristics and dynamic of natural regeneration in mountain spruce forests in National park Šumava after bark beetle disturbance. In 2009 we established 5 square plots 50 x 50 m and in each plot we analyzed every year natural regeneration in permanent squares 5 x 5 m. We recorded species, height, microsite, age, damage and because the individuals were target we could monitor individual development of seedlings. The amount of regeneration had a big variability. The main species of regeneration was spruce, rowan occurred only in few numbers and was very damaged by deers. We focused on spruce. During the period 2009 – 2011 the number of regeneration decreased on all plots similarly. Between 2009 and 2011 26 % of seedlings died. The mortality differed in height, small seedlings up to 10 cm have much higher mortality (35 and 22 % in 2009/2010 and 2010/2011 respectively) compared to larger seedlings (8 and 9 %). The highest density was on stumps, the lowest in mosses. The regeneration mortality differed according to microsite. The highest was in litter and mosses, the best survival was on stumps. The model showed that the survival probability of regeneration depends on its height and type of microsite. The stump is extraordinary microsite with low mortality for small seedlings. For higher individuals on stumps the mortality little bit decreased probably due to self-thinning caused by interspecies competition. This is confirmed by the dependence of height increment on type of microsite that has been found in regeneration up to 50 cm. The smallest height increment was recorded on the stump at a height of regeneration from 10 to 50 cm.

Key words: mortalita, disturbance, NP Šumava, microsite, height increment

ÚVOD

Předpokladem trvalosti a dynamické vyváženosti přírodního společenstva je přirozená obnova. Může však probíhat jen v místech, kde se podmínky pro tento proces vytvářejí odumřením nebo rozpadem jednotlivých složek starší generace lesa (Korpel 1995), ke kterým dochází vlivem různých druhů disturbancí. Po disturbancích se vyskytují rozdíly v uchycování, růstu, vývoji, přežívání a reprodukčních charakteristikách jedinců a populací (Landis et al. 2005). Znovu osídlení stanovišť je výsledkem kombinace několika faktorů, jako je opad semen, schopnost mikrostanoviště zachytit semena a schopnost jednotlivých rostlinných druhů uchytit se a růst v podmínkách daného mikrostanoviště (Simon et al. 2011). Nejdůležitější události, které obecně ovlivňují obnovení lesa, se vyskytují během období rozšiřování semen, klíčení a raného vývoje semenáčku (Mori et al. 2004). Obecně se udává, že pro úspěšnou přirozenou obnovu smrku musí být splněny tři hlavní podmínky: zdroj semen, vhodné přírodní podmínky a mikrostanoviště výskytu (Jonášova & Prach 2004). S tím souvisí mnoho dalších faktorů. Významnost jednotlivých faktorů pro obnovu se podle různých autorů liší. Mezi jejich obrovské množství ovlivňujících klíčení, uchycení, růst

a přežívání, resp. mortalitu zmlazení, jsou udávány: populační dynamika stromů (Rammig et al. 2006), charakter semenné banky (Mayer et al. 2004), vývoj vegetace (Mayer et al. 2004, Rammig et al. 2006), přítomnost a množství banky zmlazení (Brang 1998, Grassi et al. 2003, Rammig et al. 2006), charakteristika mateřských porostů (Sterba et al. 1997), historie vývoje porostů (Sterba et al. 1997), okus zvěří (Ott et al. 1997, Sterba et al. 1997, Hanssen 2003, Cunningham et al. 2006b), světelné podmínky (Mayer et al. 2004), faktory související s vlhkostí, alelopatie, dostupnost živin (Hanssen 2003), mráz a sníh (Vacek & Podrázský 2003, Cunningham et al. 2006b), vnitrodruhová kompetice (Jonášová & Prach 2004) a kompetice okolní vegetace (Canham et al. 1990, Grassi & Bagnaresi 2001, Vávrová 2009).

Tyto faktory působí v různých fázích vývoje jedinců zmlazení odlišně. V první fázi života jedince (klíčení) má na přežívání semenáčků největší vliv velikost semen, která má rozhodující vliv v prvních týdnech života jedince, dokud si nevytvoří pravé listy (Green et al. 1999). V této fázi typ mikrostanoviště nehraje žádnou roli. Největší mortalita obnovy je v prvním roce života jedinců, zejména v průběhu prvního léta (Lässig et al. 1995, Wohlgemuth et al. 2002). Mortalita je v tomto období obrovská (Granhus et al. 2008) a je způsobena zejména vysýcháním substrátu. Přežití semenáčků tedy závisí na kvalitě substrátu, v kterém klíčí, a hlavně na jeho schopnosti zajistit rostlině dostatek vody (Kozłowski 2002). Především hrabanka a mechové patro rychle vysychají. Nejlepší přežívání jedinců je proto na mikrostanovištích minerální půda, humus a tlející dřevo ve vyšším stupni rozkladu, kde je pórovitost nízká a voda může pronikat volně prostřednictvím vztlínání (Green et al. 1999).

V další fázi mají na přežívání semenáčků výrazný vliv další faktory, zejména světelné poměry, vnitrodruhová kompetice a konkurence ostatních nízkých rostlin, které vedou k vysoké úmrtnosti nejmladších stádií smrku do 4-5 let (Simard et al. 2003, Jonášová & Prach 2004). Období přežívání semenáčků do doby dosažení 10 cm je více kritické než období klíčení (Streit et al. 2009). Nejmladší jedinci mají největší prostorovou a časovou variabilitu. Největší mortalita je právě u nejmladších jedinců, tedy u jednoletých semenáčků (Lässig et al. 1995, Wohlgemuth et al. 2002). S rostoucí výškou mortalita zmlazení klesá (Hanssen 2003, Baier et al. 2007). Větší semenáčky jsou méně náchylné na sucho, lépe konkurují o světlo a živiny a mají větší šanci přežít po poškození (Hanssen 2003).

Tato práce se zabývá povahou a charakteristikami přirozené obnovy lesa po disturbanci způsobené přemnožením lýkožrouta smrkového. Cílem práce bylo zaznamenat a vyhodnotit především data o populační dynamice generativní obnovy horských smrkových lesů po jejich napadení lýkožroutem smrkovým a po následném odumření mateřského porostu. K tomu jsme kvantifikovali prostorové a časové změny ve výskytu semenáčků,

přežívání a růst zmlazení v porostech v okolí Březníku. Zaměřili jsme se především na početnost, mortalitu a růst zmlazení ve vazbě na různé typy mikrostanovišť a porostních podmínek. Specifickými cíli této práce bylo zodpovědět na následující otázky: (1) Jaká je mortalita zmlazení v prvních třech letech po odumření mateřského porostu? (2) Jaká je výšková struktura zmlazení a jak se během sledovaného období mění? (3) Liší se mortalita podle výšky jedinců? (4) Na jakém typu substrátu se zmlazení nejvíce vyskytuje a jaký vliv má mikrostanoviště na přežívání jedinců? (5) Má typ mikrostanoviště vliv na výškový růst jedinců? Tato práce přináší výsledky z prvních třech let sledování vývoje zmlazení.

METODIKA

Popis lokalit a přírodních poměrů

Výzkumné plochy byly založeny v oblasti Březníku, Pramenů Vltavy, Trampusova křížku a Javoří slatě v porostech čerstvě napadených lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*) v roce 2009. Rozmezí nadmořské výšky této oblasti je 1175-1280 m. Klima je zde vlhčí s průměrným množstvím srážek kolem 1500 mm za rok při průměrné roční teplotě kolem 4 °C. Plochy byly vybírány na základě podkladů managementových map v porostech s předpokladem bezzásahového hospodaření a v roce založení byly čerstvě napadené lýkožroutem smrkovým, bylo tak možné předpokládat jejich odumření během následující vegetační sezóny, ke kterému pak skutečně došlo.

Lesní porosty jsou tvořeny mozaikou horských smrčín. V lesních porostech dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*), méně je zastoupen jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Rostlinná společenstva jsou klasifikována převážně jako třtinové smrčiny (*Calamagrostio villosae-Piceetum*) a papratkové smrčiny (*Athyrio alpestris-Piceetum*), nebo podmáčené smrčiny (*Sphagno-Piceetum* a *Bazzanio-Piceetum*) (Neuhäuslová & Eltsova 2003). Z pohledu lesnické typologie převažují Kyselé smrčiny, méně ale přesto významně jsou zastoupeny Podmáčené a Podmáčené chudé smrčiny, Vrchovištní smrčiny a Podmáčené klenové smrčiny.

Jedná se o porosty, které se nacházejí v současných bezzásahových prvních zónách národního parku. Základní porostní charakteristiky ploch 50 x 50 m ukazuje Tab. 1. Původ těchto porostů není zcela znám. Jedná se o porosty, jejichž stáří se pohybuje v průměru kolem 120 let. V minulosti se zde těžilo, čímž došlo pravděpodobně ke snížení množství tlejícího dřeva v porostech. Podle historických map (Příloha 3.) byla většina zkoumaných porostů v roce 1862 starší 120 let. Následná vichřice poničila zcela pouze jednu plochu a jedna byla zasažena jen částečně.

Tab. 1. Základní porostní charakteristiky trvale výzkumných ploch 50 x 50 m.

	P10	P11	P12	P13	P14
Stromové patro (JR+SM)					
Výčetní kruhová základna živé stromy (m ² /ha)	4,8	55,2	37,1	50,7	46,3
Výčetní kruhová základna souše nad 1,3 m výšky (m ² /ha)	50,3	8,1	3,6	12,0	5,8
Výčetní kruhová základna souše pod 1,3 m výšky (m ² /ha)	36,2	16,9	17,0	14,2	15,0
Počet živých stromů na 1 ha	44	476	288	628	304
Počet souší nad 1,3 m výšky na 1 ha	460	272	88	460	136
Počet souší pod 1,3 m výšky na 1 ha	544	352	380	312	444
Průměr d _{1,3} živých stromů (mm)	358 (102)	370 (106)	388 (116)	301 (111)	428 (104)
Průměr d _{1,3} souší nad 1,3 m výšky (mm)	339 (160)	180 (74)	201 (111)	157 (92)	217 (93)
Zápoj z hemifoto (%)	71	87	82	82	78
Zmlazení					
SM zmlazení (nad 0,2 m výšky) (ks/ha)	7 732	3 448	4 384	7 592	2 024
JR zmlazení (nad 0,2 m výšky) (ks/ha)	44	452	2 572	4	172

Sběr dat

V roce 2009 byly založeny trvalé výzkumné plochy o rozloze 0,25 ha (50 x 50 m). Na plochách bylo pomocí technologie FieldMap zaměřeno stromové patro, mrtvé dřevo, zmlazení a vegetace. Na základě získaných údajů o zmlazení a vegetaci bylo vybráno na každé ploše 5 čtverců tak, aby pokrývaly variabilitu v počtu jedinců zmlazení a zastoupení dominantního typu vegetace. Jednotlivé čtverce byly vybírány záměrně podle výskytu dostatečného množství zmlazení různých výškových tříd. Na každém z pěti čtverců byla vytyčena permanentní síť plošek 0,5 x 0,5 m, ve kterých byly sledovány změny mikrostanovišť a populační dynamika zmlazení.

V každé plošce bylo zaznamenáno veškeré zmlazení, u něhož bylo zjištěno: druh, výška, mikrostanoviště výskytu. Byla rozlišována tato mikrostanoviště: hrabanka, ležící kmen, pahýl, pařez, mech a jednotlivé druhy vegetace. Zvlášť ještě byli zaznamenáni jedinci rostoucí v blízkosti paty stromu. U zmlazení o výšce menší 20 cm byl spočten věk pomocí přeslenů a jizev po přeslenech. Byl zaznamenán také výskyt již odumřelého zmlazení, u kterého byl určen druh, výška, věk a mikrostanoviště. Tito jedinci byli odstraněni z plochy. Všichni jedinci zmlazení větší 10 cm byli označeni kovovými štítky pro možnost sledování jejich dlouhodobého vývoje. Stejně šetření na těchto plochách proběhlo v letech 2010 a 2011, kdy bylo přeměřeno veškeré zmlazení, doštítkování jedinci i do výšky 10 cm a nově přirostlí a zaznamenána přítomnost a druh poškození zmlazení. V prvním roce měření (2009) byla pro

každý čtvereček 0,5 x 0,5 m odečtena pokryvnost mikrostanovišť. Toto odečtení bylo zopakováno v roce 2011.

Analýza dat

Počty zmlazení byly stanoveny jako součty počtu zmlazení na jednotlivých čtvercích 5 x 5 m na dané ploše dohromady. Mortalita byla vypočtena, jako podíl počtu přeživších jedinců z počátečního počtu živého smrkového zmlazení podle plochy, roku nebo výšky jedinců.

Celková plocha mikrostanoviště byla spočtena podle odečtené pokryvnosti jednotlivých substrátů. Hustota zmlazení na 1 m² daného mikrostanoviště byla pak spočtena podle počtu jedinců na daném mikrostanovišti a jeho plochy. Tato hustota zmlazení byla spočtena pro všechny tři roky sledování, kdy byla brána stále stejná plocha mikrostanoviště podle pokryvnosti z roku 2009. Mortalita zmlazení podle mikrostanovišť byla vypočtena pro veškeré zmlazení dohromady a dále zvlášť pro zmlazení do výšky 10 cm včetně a nad tuto výšku. Mortalita byla stanovena pro následující mikrostanoviště: hrabanka, ležící kmen, mech, pahýl a kategorie ostatní, kam byla sloučena stanoviště *Avenella flexuosa*, *Luzula sylvatica*, *Calamagrostis villosa* a vývrat. Její výsledná hodnota byla spočtena jako podíl počtu přeživších jedinců na konci a počtu živých jedinců na začátku období podle daného typu mikrostanoviště. Mortalita byla vypočtena pro období 2009/2010, 2010/2011 a 2009/2011.

Výšková struktura zmlazení byla rozlišována v intervalech po 5 cm. Odlišnost výškové struktury zmlazení mezi jednotlivými typy mikrostanoviště byla testována pomocí neparametrického Kruskal-Wallis testu z důvodu nenormality dat.

Ke stanovení průběhu pravděpodobnosti přežívání smrkového zmlazení byl použit zobecněný lineární model, kde byla testována závislost přežívání jedinců na jeho výšce a mikrostanovišti výskytu. Typ rozdělení byl zvolen binomický. K nalezení správného modelu jsme postupovali metodou backward selekce. Kategorie mikrostanovišť byla zjednodušena metodou posteriorního slučování. Průkazný byl model s interakcí mezi výškou zmlazení a mikrostanovištěm.

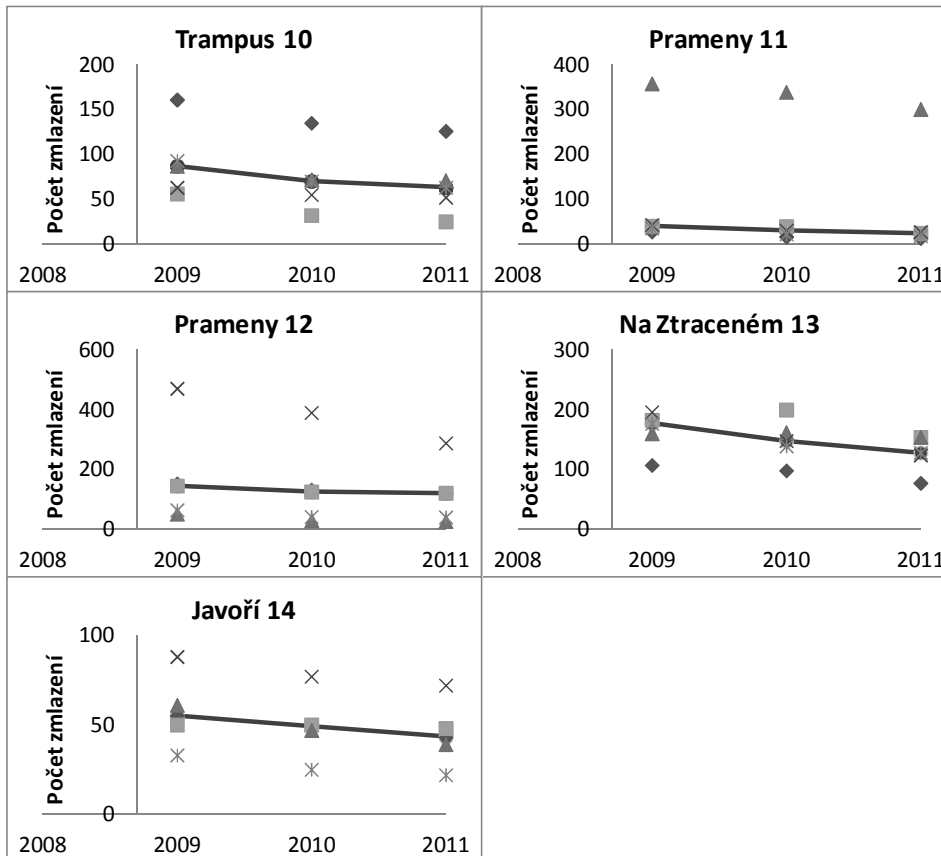
Pro stanovení vnitrodruhové konkurence na daném typu substrátu byl vypočten index vnitrodruhové kompetice I_k podle následujícího vzorce: $I_k = \log(\sum h_i^2/s)$, kde h_i je výška příslušných jedinců ve čtverečku, s je plocha mikrostanoviště v daném čtverečku. Odlišnost indexů kompetice mezi mikrostanovišti byla testována neparametrickým Kruskal – Wallis testem a specifikována pomocí mnohonásobného porovnávání.

Vliv typu mikrostanoviště na výškový přírůst zmlazení mezi roky 2010 a 2011 byl testován pomocí Kruskal – Wallis testu pro výškové kategorie: 0 – 10 cm, 10 – 20 cm, 20 – 50 cm a 50 cm a výše. Do analýzy byla zahrnuta stanoviště hrabanka, mech, pahýl, ležící kmen a *Avenella flexuosa*. Rozdílnost mezi konkrétními mikrostanovišti byla porovnána metodou mnohonásobného porovnání.

Statistické analýzy byly vypočítány pomocí programu Statistica (Verze 9, Statsoft) nebo v programu R for Windows GUI (R 2.14.1).

VÝSLEDKY

V průběhu období sledování došlo k poklesu počtu veškerého zmlazení na všech plochách (Obr. 1). K největší mortalitě smrkového zmlazení došlo na ploše P12 (Tab. 2), kdy mezi roky 2009 a 2011 odumřelo 34 % jedinců. K nejmenšímu úbytku za dva roky došlo na P13 a to o 22 %. Mortalita zmlazení se lišila podle jeho výšky. Jedinci do výšky 10 cm měli podstatně větší mortalitu než jedinci vyšší (Tab. 2). Hodnota meziroční mortality u těchto menších jedinců dosahovala hodnot 35 % mezi roky 2009 a 2010 a 22 % mezi roky 2010/2011. Průměrná mortalita zmlazení nad 10 cm ze všech ploch byla 11 a 8 % mezi sledovanými roky.

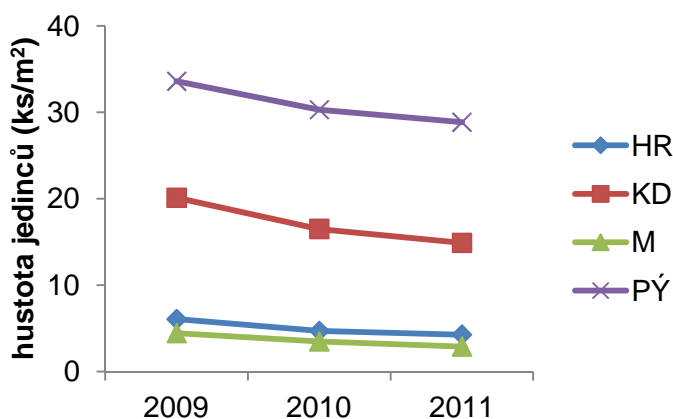


Obr. 1. Změna početnosti zmlazení (všechny druhy) na jednotlivých čtvercích 5 x 5 m (stejně symboly) podle ploch v jednotlivých letech měření. Spojitá čára značí medián ze všech pěti čtverců na ploše.

Tab. 2. Mortalita smrkového zmlazení na jednotlivých plochách mezi roky 2009/2010, 2010/2011 a 2009/2011 pro zmlazení do výšky 10 cm, nad 10 cm a pro veškeré zmlazení na plochách. Výsledné hodnoty jsou uvedeny v %. Poslední řádek jsou průměrné hodnoty vypočtené ze všech ploch dohromady.

plocha	2009/2010			2010/2011			2009/2011
	mortalita <=10 cm	mortalita >10 cm	mortalita celková	mortalita <=10 cm	mortalita >10 cm	mortalita celková	mortalita celková
P10	50	10	22	23	3	7	26
P11	26	11	19	17	9	14	24
P12	34	8	22	27	12	19	34
P13	26	8	17	21	6	15	22
P14	40	11	15	22	8	11	23
<i>průměr</i>	35	9	19	22	8	13	26

Výskyt zmlazení na plochách nebyl náhodný a významně se lišil podle typu mikrostanoviště. K nejvýznamnějším patřila mikrostanoviště mech, hrabanka, ležící kmen a pahýl. Podle jednotlivých mikrostanovišť se lišila i mortalita zmlazení. Změnu hustoty zmlazení na 1 m² daného typu mikrostanoviště ukazuje Obr. 2. Trend úbytku zmlazení byl na všech čtyřech hlavních typech mikrostanovišť obdobný, avšak odlišná je hustota zmlazení na stanovištích. Největší hustota zmlazení byla na pahýlu, nejmenší v mechu (Obr. 2).



Obr. 2. Změna hustoty zmlazení na čtyřech hlavních typech mikrostanovišť v jednotlivých letech měření. Údaje jsou ze všech ploch dohromady pro živé semenáčky v roce 2009. Vysvětlivky: M = mech, KD = ležící kmen, HR = hrabanka, PÝ = pahýl.

Za sledovaná tři měření došlo k největší mortalitě v kategorii ostatní, kam byly zahrnuty zbylé druhy substrátů (Tab. 3). Ze čtyř nejvýznamnějších mikrostanovišť došlo za první období k největšímu úbytku zmlazení u hrabanky a mechu (22 %), u mechu zůstala největší mortalita i během dalšího období (Tab. 3). Celkově mezi roky 2009 a 2011 byla největší mortalita v mechu (35 %), nejmenší na pahýlu (14,1 %). Mortalita podle

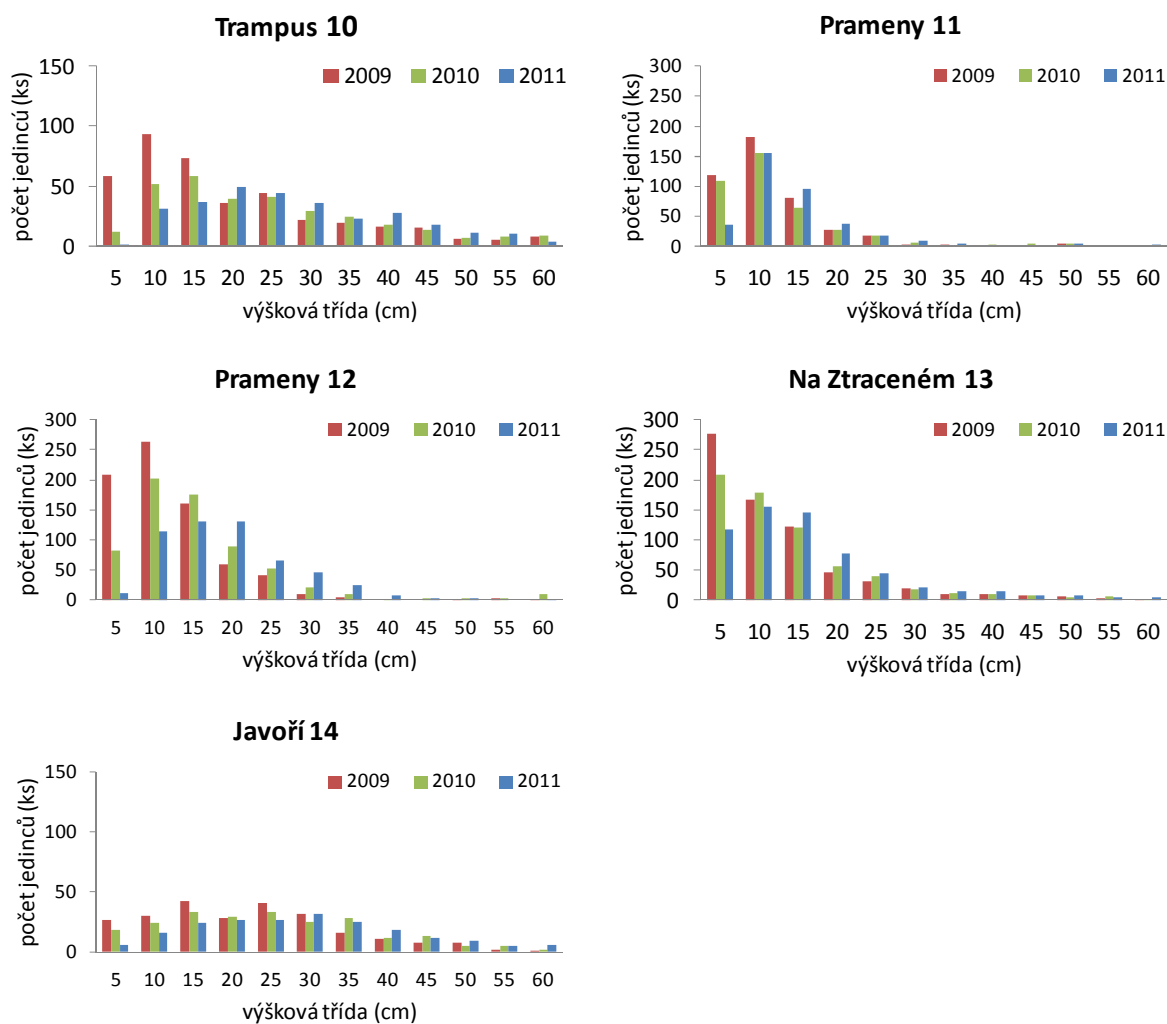
mikrostanovišť se lišila také podle výšky zmlazení. Rozdíly mezi mikrostanovišti byly však jen u nejmenších jedinců (do výšky 10 cm). U tohoto zmlazení byla nejvyšší mortalita na stanovišti ostatní, na hrabance, ležících kmenech a mechu byla velikost mortality obdobná (kolem 40 %, Tab. 3), výrazně se lišil pahýl, kde byla mortalita nejmenší, za sledované období 2009/2011 dosáhla mortalita pouze 14 %. U zmlazení vyššího než je 10 cm již nebyly rozdíly mezi mikrostanovišti veliké, mezi roky 2009/2011 se mortalita pohybovala podle typu substrátu v rozmezí 13 – 18 %. I v případě mortality podle mikrostanoviště byl úbytek mezi roky 2010/2011 podstatně nižší než mezi roky 2009/2010.

Tab. 3. Mortalita smrkového zmlazení podle typu mikrostanoviště pro veškeré zmlazení dohromady, pro jedince do výšky 10 cm a pro jedince nad 10 cm. Výsledné hodnoty jsou v %.

Mikrostanoviště	veškeré zmlazení			zmlazení ≤10 cm			zmlazení > 10 cm		
	2009/10	2010/11	2009/11	2009/10	2010/11	2009/11	2009/10	2010/11	2009/11
hrabanka	22	9	30	33	16	43	12	4	15
ležící kmen	18	10	26	25	16	37	11	5	15
mech	22	17	35	30	23	46	9	10	18
pahýl	10	5	14	9	4	13	10	6	16
ostatní	35	22	49	52	53	77	13	0	13

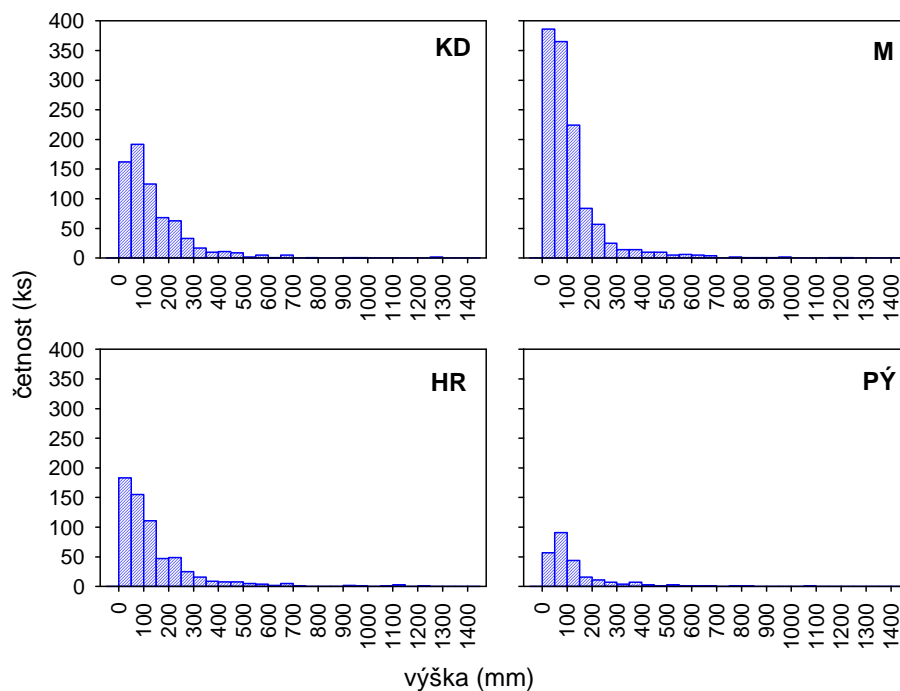
Během sledovaného období se změnila výšková struktura zmlazení (Obr. 3.). V prvním roce měření bylo nejvíce jedinců v nejnižších výškových třídách. Nejvíce jedinců bylo vysokých 5 – 10 cm, na ploše P 14 o výšce 10 – 15 cm. V průběhu však došlo v těchto třídách k úbytku a postupný nárůst početnosti byl zaznamenán ve vyšších výškových třídách. V roce 2011 byla nejpočetnější výšková třída 15 – 20 cm. Na ploše P14 až 25 – 30 cm.

Podle jednotlivých typů mikrostanovišť se lišila i výšková struktura zmlazení (Kruskal-Wallis: $H(4, N = 2864) = 40,32818$; $p < 0,001$). Statisticky významný rozdíl výškového rozdělení zmlazení byl mezi stanovišti ležící kmen a mech, mech a hrabanka. Výškové rozdělení zmlazení na čtyřech nejvýznamnějších stanovištích ukazuje Obr. 4. V mechu a hrabance převažovali nejnižší jedinci do výšky 5 cm, na ležících kmenech a pahýlech pak jedinci ve výškové kategorii 5 – 10 cm. Ke značnému poklesu početnosti zmlazení dochází kolem 20 – 30 cm. V mechu výrazně převažovali jedinci do výšky 10 cm. Nejvyšší jedinci dosahovali výšky 130 cm.



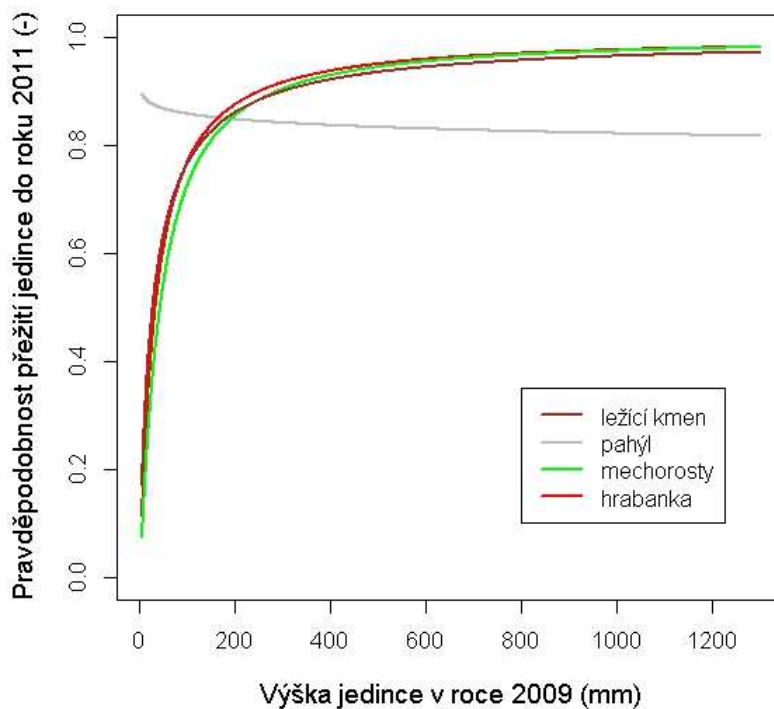
Obr. 3. Výšková struktura zmlazení na plochách v jednotlivých letech. Na ose x jsou hodnoty horní hranice výškových tříd, které byly v intervalu po 5 cm. Na ose y je počet jedinců zmlazení z pěti čtverců na ploše pro danou výškovou třídu. Plocha P10 a P14 mají poloviční měřítko osy y než zbývající plochy.

Průběh pravděpodobnosti přežívání semenáčků podle typu substrátu ukazuje Obr. 5. Průkazná vyšla interakce mezi výškou a mikrostanovištěm. Vysvětlená variabilita modelu je podle očekávání nízká (13 %). Z výsledku modelu je patrné, že u nejnižších jedinců je zpočátku mortalita extrémně vysoká, po dosažení výšky 20 cm pak klesá. Tento průběh je stejný pro všechna mikrostanoviště, pouze stanoviště pahýl má zcela jinou závislost. Mortalita je u nejnižších jedinců nízká, později se zvyšuje. I přesto je však procento přeživších jedinců vysoké. Metodou posteriorního slučování jsme získali následující tři kategorie mikrostanovišť: hrabanka + ležící kmen, mech, pahýl, to znamená, že mezi stanovišti hrabanka a ležící kmen nebyl významný rozdíl v průběhu pravděpodobnosti přežívání.



Obr. 4. Výškové rozdělení zmlazení podle typu mikrostanoviště ze všech studovaných ploch. Osa x ukazuje výškové třídy zmlazení z roku 2009, osa y pak frekvenci výskytu jedinců v příslušných třídách. M = mech, KD = ležící kmen, HR = hrabanka, PÝ = pahýl.

Pro zjištění vlivu vnitrodruhové kompetice na daném mikrostanovišti byl vypočten index kompetice (Obr. 6). Ten se mezi stanovišti významně lišil (Kruskal – Wallis: $H(3, N = 2720) = 164,9039$; $p < 0,001$). Při mnohonásobném porovnání se mezi sebou významně nelišily pouze ležící kmeny a pahýl, na kterých byla kompetice největší.



Obr. 5. Graf závislosti přežívání zmlazení mezi roky 2009 a 2011 na výšce a mikrostanovišti zmlazení.

Prokázán byl i vliv mikrostanoviště na výškový přírůst zmlazení a to pro zmlazení ve všech výškových kategoriích do 50 cm (0 – 10 cm: $H(4, N= 903) = 14,134, p < 0,01$; 10 – 20 cm: $H(4, N= 636) = 33,919, p < 0,001$; 20 – 50 cm: $H(4, N= 450) = 22,692, p < 0,001$; 50 cm +: $H(4, N= 103) = 1,676, p = 0,795$). Nad tuto výšku nebyl již významný rozdíl statisticky prokázán. U zmlazení do výšky 10 cm byl významný rozdíl pouze mezi mikrostanovišti mech a hrabanka, nejvyšší přírůst byl na pahýlu a hrabance, nejmenší v mechu (Obr. 7). V kategorii 10 – 20 cm se významně odlišoval pahýl od mikrostanovišť mech, ležící kmen a hrabanka a dále mech od hrabanky. Nejmenší výškový přírůst v této kategorii byl právě na pahýlu. V kategorii 20 – 50 cm se opět lišil přírůst na mikrostanovišti pahýl od ležícího kmenu, hrabanky a *Avenelly flexuosa*. Nejmenší byl opět na pahýlu, největší v *Avenelle*.

DISKUZE

Početnost zmlazení pokrývala velkou variabilitu i v rámci samotných ploch a čtverců. Tato velká variabilita nám umožňuje učinit z výsledků obecnější závěry. Odlišná byla i mortalita zmlazení, kdy se po prvním roce sledování pohybovala v rozmezí 22 – 34 %. Mortalita jedinců se lišila podle jejich výšky, kdy s rostoucí výškou klesala (Hanssen 2003, Baier et al. 2007, Streit et al. 2009, Vávrová 2009). U zmlazení do 10 cm byla téměř třikrát větší. Semenáčky smrku jsou nejvíce náchylné na odumírání do věku 4 – 5 let (Jonášová & Prach 2004) nebo zhruba do výšky 10 cm (Nilsson et al. 2002, Granhus et al. 2008, Streit et al. 2009). Největší mortalita je pak v prvním létě (Green et al. 1999, Mori et al. 2004), kdy tato mortalita přesahuje i 90 % (Leemans 1991, Zenáhlíková et al. 2011). Takových hodnot nebylo v našem případě dosaženo, protože jednoleté semenáčky se na plochách nevyskytovaly ve větším množství. Stabilní základ nové generace tvoří zmlazení větší než 20 cm (Gubka 2006). Větší semenáčky jsou lépe schopny konkurovat okolní vegetaci, lépe s ní bojují o světlo, vodu a živiny (Hanssen 2003). Mortalita zmlazení se snížila i s dalším měřením. To je pravděpodobně dáno tím, že semenáčky odrůstají a tím jsou méně náchylné k různým negativním vlivům způsobující jejich odumření. To souvisí se změnou výškové struktury zmlazení, kdy došlo během sledování k úbytku nejnižších tříd. Jedinci v těchto nejnižších třídách mají největší mortalitu, takže část jich odumřela a část se posunula do vyšších výškových tříd vlivem výškového přírůstu. K nárůstu došlo zhruba od výšky 20 cm. Semenáčky přesahující tuto výšku představují základ nové generace lesa. Nové semenáčky již nepřibývají, protože zde není zdroj nových semen a smrk nevytváří v půdě dlouhodobou semennou banku (Green et al. 1999). Nová semena by tak musela doletět z velké dálky, což

však není vyloučeno, protože semena smrku jsou schopná se šířit až na vzdálenost 50 m (Schmidt-Vogt 1986-1990 in Jonášová & Prach 2004), ale dále doletí většinou semena lehčí, čili slabší nebo prázdná (Hanssen 2003).

Výskyt zmlazení se lišil podle typu mikrostanoviště. K nejvýznamnějším substrátům patřil mech, hrabanka a tlející dřevo (ležící kmen a pahýl). Preference mikrostanovišť zmlazením potvrzují mnohé studie (Hofgaard 1993, Kuuluvainen & Kalmari 2003, Jonášová 2004, Baier et al. 2007, Jonášová & Matějková 2007, Svoboda 2007), stejně tak příznivý vliv tlejícího dřeva (Korpel 1989, Hofgaard 1993, Holeksa 1998, Kuuluvainen et al. 1998, Jonášová 2004, Zielonka 2006a, Baier 2007, Svoboda et al. 2010), jehož význam pro zmlazení roste s nadmořskou výškou (Kupferschmid & Bugman 2005, Holeksa et al. 2007). Na pahýlech a ležících kmenech byla největší hustota zmlazení vzhledem k ploše, kterou tyto substráty zaujímaly. Vliv typu mikrostanoviště na mortalitu zmlazení potvrzují četné studie (Ohlson & Zackrisson 1992, Hofgaard 1993, Jonášová & Prach 2004, Hunziker & Brang 2005, Kupferschmid & Bugman 2005, Kathke & Bruelheide 2010). Hlavní faktory, které ovlivňují příznivost mikrostanoviště jsou abiotické faktory, kompetice, výskyt predátorů, možné chemické interakce, mikrorelief, humusová vrstva, hloubka půdy, přízemní vegetace (Hanssen 2003, Kuuluvainen & Kalmari 2003, Diaici et al. 2005). K poklesu početnosti zmlazení došlo na všech mikrostanovištích s obdobným trendem. Pokles početnosti byl větší mezi roky 2009/2010 než rok následující, což je pravděpodobně dáno odrůstáním jedinců, jak bylo diskutováno výše.

Za sledovaná období došlo mezi jednotlivými roky k největší mortalitě na mikrostanovišti ostatní, pod které jsou zahrnuty především trávy. Ty jsou obecně považovány za nevhodné stanoviště pro zmlazení (Hanssen 2003, Jonášová & Prach 2004, Baier et al. 2007) a celkově se na tomto stanovišti vyskytovalo i minimum jedinců. Na těchto stanovištích jsou schopni přežít až větší jedinci (Jonášová & Prach 2004). Ze čtyř nejvýznamnějších typů substrátu došlo po prvním sledovaném období k největší mortalitě na hrabance a mechu. Mezi následujícími roky se mortalita u hrabanky snížila, ale u mechu zůstala stále nejvyšší. K odumření porostů došlo právě v roce 2009, kdy dospělé stromy ještě zaplodily, tudíž na plochách vyklíčily malé semenáčky, u kterých je obrovská mortalita (Mori et al. 2004). Klíčivost se mezi typy mikrostanovišť neliší, k rozdílu dochází až v prvním roce vývoje (Mori et al. 2004), kdy je rozhodujícím faktorem dostupnost vody (Greene et al. 1999, Mori et al. 2004). Právě hrabanka a mech jsou stanoviště náchylná k vysychání (Nilsson et al. 2002, Hanssen 2003, Simard et al. 2003), proto na nich došlo k největšímu úbytku zmlazení. Vysokou mortalitu v mechu i další rok lze vysvětlit tím, že některé druhy mechů rostou

horizontálně a zabraňují tak pronikání kořinek semenáčků do půdy (Kupferschmid et al. 2002) nebo tím, že zvýšením dostupnosti světla vlivem odumření mateřského porostu došlo k zvýšenému růstu mechů, především pak *Polytrichum formosum* (Kupferschmid et al. 2002). Na druhé straně Šerá et al. (2000) zjistila nejnižší mortalitu u mechů a nejvyšší, obdobně jako my, v porostech *Avenella flexuosa*. Nepříznivost mechů pro následné přežívání potvrzují také Jonášová & Prach (2004). Příznivost mechů však závisí na konkrétních druzích (Ohlson & Zackrisson 1992, Hörenberg 1997, Kupferschmid et al. 2002). Hanssen (2003) zjistil po pěti letech sledování lepší přežívání jedinců v hrabance než v mechu, což naznačuje i námi zjištěný vývoj mortality. Zmlazení nejlépe přežívalo na pahýlu, stejně tak Simard et al. (2003) zjistil nejlepší přežívání na tlejícím dřevě a nejnižší v hrabance. Mnoho autorů považuje hrabanku za příznivé stanoviště pro přežívání smrkového zmlazení (Hanssen 2003, Jonášová & Prach 2004, Hunziker & Brang 2005, Baier et al. 2007), avšak v případě výskytu silnější vrstvy hrabanky jsou podmínky pro semenáčky nepříznivé (Brang 1998, Hanssen 2003), inhibiční účinek na zmlazení může mít také alelopatie způsobená rozkladem jehličí (Gallet 1994). Příznivost hrabanky tedy závisí na stanovišti a klimatických podmínkách (Vávrová 2009).

Nejnižší mortalita byla v námi zkoumaném období u tlejícího dřeva, zejména pak na pahýlech. Tlející dřevo je obecně považováno za prospěšné, především ve vývoji menších semenáčků (Mori et al. 2004). Toto stanoviště snižuje konkurenci vegetace a vlivem vyvýšení a tím i teplejších podmínek snižuje riziko poškození mrazem (Diaci et al. 2005). Přežívání semenáčků na tlejícím dřevě může být pozitivně ovlivněno mykorhizou hub (Lepšová 2001), lepší dostupností živin a vyšší nasyceností vodou (Zimmerman et al. 1995, Baier et al. 2006, 2007). Szewczyk and Szwarzgrzyk (1996), Simard et al. (2003) také zaznamenali lepší přežívání semenáčků na mikrostanovištích tlejícího dřeva než na minerální půdě s bylinným patrem nebo v hrabance.

Vysvětlená variabilita námi použitého zobecněného modelu byla nízká. To je způsobeno tím, že na dynamiku zmlazení působí obrovské množství různých faktorů a my jsme v modelu zachytili jen dva. Pravděpodobnost přežívání jedinců podle modelu se mezi jednotlivými substráty lišila. Na hrabance, mechu a ležícím kmenu byl průběh přežívání ve vývoji zmlazení obdobný. Do výšky zmlazení 20 cm došlo k prudkému poklesu početnosti, po dosažení této výšky se mortalita snižovala a vzrostla již jen trochu. Zcela odlišná však byla situace u pahýlu. Kdy u nejmenších jedinců nedocházelo k velké mortalitě, ta vzrostla až u většího zmlazení. Nízká mortalita u malých jedinců může být způsobena tím, že výšková struktura zmlazení se liší mezi substráty. Na pahýlu neměli nejmenší jedinci takovou převahu

jako na ostatních substrátech a právě u nich je mortalita obecně nejvyšší (Mori et al. 2004). Na pahýlu a hrabance se vyskytovalo více odrostlejších jedinců. Nárůst mortality u těchto vyšších jedinců na pahýlech by mohl být způsoben tím, že na tomto substrátu je hustota zmlazení největší. Jak semenáčky odrůstají, mají větší nároky na světlo, vodu a živiny a vlivem vysokých hustot si začínají sami konkurovat, čímž dochází k tzv. samoproředování, jedinci odumírají vlivem vnitrodruhové kompetice (Szewczyk & Szwagrzyk 1996, Kathke & Bruelheide 2010). Dále může být mortalita jedinců rostoucích na vrcholu zejména vysokých pahýlů způsobena rozpadem pahýlů vlivem postupujícího rozkladu (Bače et al. 2011). I v jiných pracích byla potvrzena výjimečnost tohoto mikrostanoviště (Bače et al. 2011). Vyšší hustotu zmlazení na pahýlech než na ležících kmenech potvrzují studie Hofgaard (1993), Nakagawa et al. (2001), Kathke & Bruelheide (2010), Bače et al. (2011). Pahýly se oproti ležícím kmenům nacházejí výše nad terénem a jsou tak lépe schopny odrůstat a konkurovat okolní vegetaci, která jim nemůže tolik stínit (Zhou et al. 2007). Příznivé podmínky pro zmlazení poskytují o několik let dříve než ležící kmeny. Rozdíl mezi hustotou zmlazení na pahýlech a ležících kmenech roste s rostoucí nadmořskou výškou, kdy jsou pahýly více upřednostňovány (Bače et al. 2011). Zmlazení je na pahýlech tedy starší, větší a ve větších hustotách. Tento rozdíl můžeme vysvětlit několika faktory. Pahýl tvoří vhodný substrát pro semenáčky bezprostředně ihned po zlomení stromu. Shnilá část dřeva, která způsobila zlom, je dostatečně rozložená, aby umožnila úspěšné uchycení semenáček. Pahýly zakořeněné v půdě usnadňují rychlejší proces rozkladu a mají lepší tvar pro uchycení semen (Bače et al. 2011). Semenáčky na pahýlech jsou lépe chráněny proti konkurenci okolní vegetace, protože se nacházejí výše nad zemí (Holeksa 2003). Kromě toho se mohou vyskytovat na bázi pahýlů ještě před zlomením stromu nebo i na bázi živých stromů (Takahashi 1994).

Výškový přírůst se liší podle výšky zmlazení (Cunningham et al. 2006a) a s jeho rostoucí výškou velikost přírůstu roste (Metslaid et al. 2007). Obecně je růst zmlazení ovlivněn komplexem interakcí vnějších proměnných, zahrnujících typ mikrostanoviště. Naše výsledky potvrdily rozdílný výškový přírůst podle typu substrátu. U nejmenších jedinců do výšky 10 cm nebyly rozdíly ještě veliké a významně se lišil pouze mech a hrabanka, na kterých byl přírůst nejmenší a největší. U ostatního zmlazení do výšky 50 cm se nejvíce odlišoval pahýl, na kterém byl přírůst nejmenší. To by mohlo být způsobeno vysokou hustotou zmlazení na tomto stanovišti. Jedinci si s jejich rostoucí výškou čím dál více konkurují o vodu a živiny a větší jedinci zastíňují menší, čímž snižují jejich výškový růst. Velkou konkurenci na tomto stanovišti potvrdila i zjištěná mortalita. Nízký přírůst na

mikrostanovištích s odumřelým dřevem zjistili také v subalpínských lesích Kupferschmid & Bugmann (2005). Dále by to mohlo být způsobeno nízkou dostupností živin požadovaných pro růst (Harmon et al. 1986). U vysokého zmlazení (nad 50 cm) již nebyla prokázána závislost přírůstu na typu substrátu. Tito jedinci mají již dostatečnou výšku, jsou odrostlí nepříznivým vlivům vegetace, nejsou zastínění, mohou tedy profitovat z přísunu světla, které nejvíce stimuluje výškový přírůst (Kupferschmid & Bugmann 2005).

ZÁVĚR

Popsali jsme charakter a vývoj zmlazení v porostech čerstvě odumřelých po napadení lýkožroutem smrkovým a jeho vývoj v prvních letech po odumření mateřského porostu. Během sledování došlo k poklesu početnosti obnovy na všech sledovaných plochách, mezi roky 2009 a 2011 odumřelo v průměru 26 % jedinců. Mortalita zmlazení se lišila podle výšky, kdy byla největší u jedinců do 10 cm, jejichž průměrná meziroční mortalita dosahovala 35 a 22 %, u jedinců nad 10 cm nepřekročila 10 %. Výskyt zmlazení se lišil podle mikrostanoviště. Největší hustota zmlazení na jednotku plochy mikrostanoviště byla na pahýlech, nejmenší na mechu. Podle mikrostanoviště se lišila i mortalita zmlazení, kdy největší byla v kategorii ostatní, kam byly sloučeny především trávy a dále v kategorii mech. Nejmenší zjištěná mortalita byla na pahýlech, za období 2009/2011 odumřelo 14 % jedinců rostoucích na tomto stanovišti. Mortalita podle mikrostanovišť se lišila také podle výšky zmlazení. Rozdíly mezi mikrostanovišti byly však jen u nejmenších jedinců (do výšky 10 cm). Výjimečnost pahýlů byla potvrzena i modelem přežívání jedinců v závislosti na výšce a mikrostanovišti. Na hrabance, mechu a ležících kmenech byl průběh obdobný, obrovský úbytek byl u zmlazení do 20 cm, pak se mortalita výrazně snížila. U pahýlů tomu bylo zcela odlišně. Malí jedinci přežívali velmi dobře na pahýlech, jejich mortalita se zvýšila až u větších jedinců, což je pravděpodobně způsobenou konkurenčními boji díky značné hustotě zmlazení na tomto substrátu. Právě na mikrostanovišti pahýl a ležící kmen byl index vnitrodruhové kompetice největší. To potvrzuje i závislost výškového přírůstu na typu mikrostanoviště, která byla prokázána u zmlazení do výšky 50 cm. Nejmenší výškový přírůst byl zaznamenán na pahýlu u zmlazení o výšce 10 – 50 cm.

LITERATURA

- Bače R., Svoboda, M. & Janda P., 2011: Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of Central Europe: logs vs. stumps as a favourable substrate. *Silva Fennica*, 45(5): 1065 - 1078.
- Baier R., Ettl R., Hahn C. & Gottlein A., 2006: Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps - a bioassay. *Annals of Forest Science*, 63: 339–348.
- Baier R., Meyer J. & Gottlein A., 2007: Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forest of the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research*, 126: 11–22.
- Brang P., 1998: Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 626–639.
- Canham C. D., Denslow J. S., Platt W. J., Runkele J. R., Spies T. A. & White P. S., 1990: Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 620-631.
- Clark J. S., Silman M., Kern R., Macklin E. & HilleRisLambers J., 1999: Seed Dispersal Near and Far: Patterns Across Temperate and Tropical Forests, *Ecology*, 80: 1475–1494.
- Cunningham C., Zimmermann N.E., Stoeckli V. & Bugmann H., 2006a: Growth of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in subalpine forests in Switzerland: does spring climate matter? *Forest Ecology and Management*, 228: 19–32.
- Cunningham C., Zimmermann N.E., Stoeckli V. & Bugmann H., 2006b: Growth response of Norway spruce saplings in two forest gaps in the Swiss Alps to artificial browsing, infection with black snow mold, and competition by ground vegetation. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2782–2793.
- Diaci J., Pisek R. & Boncina A., 2005: Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European Journal of Forest Research*, 124: 29–36.
- Gallet C., 1994: Allelopathic potential in bilberry-spruce forests – influence of phenolic-compounds on spruce seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 1009 – 1024.
- Granhus A., Hanssen K. H. & de Chantal M., 2008: Emergence and seasonal mortality of naturally regenerated *Picea abies* seedlings: impact of overstory density and two site preparation methods. *New Forests*, 35: 75–87.
- Grassi G. & Bagnaresi U., 2001: Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient, *Tree Physiology*, 21: 959–967.
- Grassi G., Minotta G., Giannini R. & Bagnaresi U., 2003: The structural dynamics of managed uneven-aged conifer stands in the Italian eastern Alps, *Forest Ecology and Management*, 185: 225–237.
- Greene D.F., Zasada J.C., Sirois L., Kneeshaw D., Morin H., Charron I. & Simard M.J., 1999: A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 824–839.
- Gubka K., 2006: Effects of the altitude change on the structure of the soil protective and anti-erosive function. In: *Stabilization of forest functions in biotopes disturbed by anthropogenic activity*, Proceedings of conference in Opočno. - pp. 537-544.
- Hanssen K. H., 2003: Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180: 199–213.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K & Cummins K. W., 1986: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15: 133-302.

- Hofgaard A., 1993: Structure and Regeneration Patterns in a Virgin Picea-Abies Forest in Northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4: 601–608.
- Holeksa J., 1998: Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest. *Monographiae Botanicae*, 82: 1–211.
- Holeksa J., 2003: Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology*, 168: 57–67.
- 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. *European Journal of Forest Research*, 126: 303–313.
- Hörnberg G., Ohlson M. & Zackrisson O., 1997: Influence of bryophytes and microrelief conditions on Picea abies seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1015–1023.
- Hunziker U. & Brang P., 2005: Microsite pattern of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management*, 210: 67–79.
- Jonášová M., 2004: Zmlazení dřevin v horských smrčínách odumřelých po napadení lýkožroutem smrkovým [Central-European mountain spruce forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak]. In: *Aktuality šumavského výzkumu II*, Dvořák L. & Šustr P. (eds) Srní, 4–7 October 2004, Správa NP a CHKO Šumava: 265–269 (in Czech).
- Jonášová M. & Prach K., 2004: Central-European mountain spruce (Picea abies (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15–27.
- Jonášová M. & Matějková I., 2007: Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1907–1914.
- Kathke S. & Bruelheide H., 2010: Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of Picea abies. *Forest Ecology and Management*, 259(8): 1597–1605.
- Korpeľ Š., 1989: Pralesy Slovenska [Primeval forests of Slovakia]. Veda, Bratislava, 329 pp. (in Slovak).
- Korpeľ Š., 1995: Die Urwälder der Westkarpaten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 310 pp.
- Kozłowski T. T., 2002: Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 158: 195–221.
- Kupferschmid A. D., Schönenberger W. & Wasem U., 2002: Tree regeneration in a Norway spruce snag stand after tree die-back caused by Ips typographus. *Forest Snow and Landscape Research*, 77(1/2): 149–160.
- Kupferschmid A.D. & Bugmann H., 2005: Effect of microsites, logs and ungulate browsing on Picea abies regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 205: 251–265.
- Kuuluvainen T., Syrjanen K. & Kalliola R., 1998: Structure of a pristine Picea abies forest in northeastern Europe. *Journal of Vegetation Science*, 9: 563–574.
- Kuuluvainen T. & Kalmari R., 2003: Regeneration microsites of Picea abies seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 40: 401–413.
- Landis et al. 2005
- Lässig R., Egli S., Odermatt O., Schönenberger W., Stöckli B. & Wohlgemuth T., 1995: Beginn der Wiederbewaldung auf Windwurfflächen. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 146(11):893–911.
- Leemans, R., 1991: Canopy gaps and establishment patterns of spruce (Picea abies (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio*, 93: 157–165.

- Lepšová A., 2001: Význam ektomykorhiz v přirozené obnově smrku na lokalitách s různým dopadem po žíru kůrovce [Importance of ectomycorrhiza for natural regeneration on localities with different impact after bark beetle outbreak]. In: *Aktuality šumavského výzkumu*, Mánek J. (ed.) Sborník z konference, Srní 2. – 4. dubna 2001, pp. 138–142 (in Czech).
- Mayer P., Abs C. & Fischer A., 2004: Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian Forest - key factors and relevance for forest dynamics. *Forest Ecology and Management*, 188: 279–289.
- Metslaid M., Jogiste K., Nikinmaa E., Moser W. & Porcarcastell A., 2007: Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release. *Forest Ecology and Management*, 250: 56 – 63.
- Mori A., Mizumachi E., Osono T. & Doi Y., 2004: Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 196: 287–297
- Nakagawa M., Kurahashi A., Kaji M. & Hogetsu T., 2001: The effects of selection cutting on regeneration of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* in the sub-boreal forests of Hokkaido, northern Japan. *Forest Ecology and Management*, 146(1–3): 15–23.
- Neuhäuslová Z. & Eltsová V., 2003: Climax spruce forests in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 9: 81–104.
- Nilsson U., Gemmel P., Johansson U., Karlsson M. & Welander T., 2002: Natural regeneration of Norway spruce, Scot pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 161: 133–145.
- Ohlson M. & Zackrisson O., 1992: Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 22: 1869–1877.
- Ott E., Frehner M., Frey H. U. & Lüscher P., 1997: Gebirgsnadelwälder. In: *Ein praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung*, Paul Haupt, Bern, Stuttgart, Wien, 287 pp.
- Rammig A., Fahse L., Bugmann H. & Bebi P., 2006: Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 222: 123–136.
- Simard M. J., Bergeron Y. & Sirois L., 2003: Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(4): 672–681.
- Simon A., Gratzler G. & Sieghardt M., 2011: The influence of windthrow microsites on tree regeneration and establishment in an old growth mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 262: 1289–1297.
- Sterba H., Monserud R.A., 1997: Applicability of the forest stand growth simulator PROGNAUS for the Austrian part of the Bohemian Massif. *Ecological Modelling*, 98, 23–34.
- Streit K., Wunder J. & Brang P., 2009: Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 257: 1902–1909.
- Svoboda M., 2007: Les ve druhé zóně v oblasti Trojmezí není hospodářskou smrčinou: změní se management dřívě než vznikne rozsáhlá asanovaná plocha? [The origin of the forest in the second zone next to Trojmezí old-growth forest is natural: does the management change before it will be cut down?]. *Silva Gabreta*, 13: 1–18 (in Czech).
- Svoboda M., Fraver S., Janda P., Bace R. & Zenahlikova J., 2010: Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260: 707–714.
- Szewczyk J. & Szwargrzyk J., 1996: Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Plant Ecology*, 122(1): 37 – 46.
- Šerá B., Falta V., Cudlín P. & Chmelíková E., (2000): Contribution to knowledge of natural growth and development of mountain Norway spruce seedlings. *Ekológia*, 19: 420–434.

- Takahashi K., 1994: Effect of size structure, forest floor type and disturbance regime on tree species composition in a coniferous forest in Japan. *Journal of Ecology*, 82(4): 769–773.
- Vacek S. & Podrázský V., (2003): Forest ecosystems of the Šumava Mts. and their management. *Journal of Forest Science*, 49: 291-301.
- Vávrová E., 2009: Dynamika přízemní vegetace a přirozená generativní obnova smrku ztepilého v horských smrčínách Krkonoš v období po výrazném snížení imisí SO₂ [Dynamic of ground vegetation and natural generative regeneration of Norway spruce in mountain spruce forests in Krkonoše mountains after a substantial reduction in air pollution SO₂]. Doktorská disertační práce, dep. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, Praha, 151 pp. (in Czech).
- Wohlgemuth T., Kull P. & Wüthrich H., 2002: Disturbance of microsites and early tree regeneration after catastrophic windthrow Vivian 1990 in Swiss mountain forests. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 17–47.
- Zenáhlíková J., Svoboda M., Wild J., 2011: Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava. *Silva Gabreta*, 17(1): 37 – 54.
- Zhou L., Dai L., Gu H. & Zhong L., 2007: Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research*, 18: 48–54.
- Zielonka T., 2006a: Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2614–2622.
- Zimmerman J. K., Pulliam W. M., Lodge D. J., Quinones-Orfila V., Fetcher N., Guzman-Grajales S., Parrotta J. A., Asbury C. E., Walker L.R. & Waide R. B., 1995: Nitrogen immobilization by decomposing woody debris and the recovery of tropical wet forest from hurricane damage. *Oikos*, 72(3): 314–322.

SVOBODA M., FRAVER S., JANDA P., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J., 2010: Natural development and regeneration of a Central European mountain spruce forest. *Forest Ecology and Management* 260: 707-714.



Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest

Miroslav Svoboda^{a,*}, Shawn Fraver^b, Pavel Janda^a, Radek Bače^a, Jitka Zenáhlíková^a

^a Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, Praha 6 Suchbát 16521, Czech Republic

^b U.S. Forest Service, Northern Research Station, 1831 Highway 169 East, Grand Rapids, MN 55744, USA

ARTICLE INFO

Article history:

Received 15 March 2010

Received in revised form 12 May 2010

Accepted 17 May 2010

Keywords:

Bark beetle

Competition

Dendrochronology

Dead wood

Stem-mapped plots

Wind disturbance

ABSTRACT

Montane Norway spruce forests of Central Europe have a very long tradition of use for timber production; however, recently there has been increasing concern for their role in maintaining biological diversity. This concern, coupled with recent severe windstorms that led to wide-spread bark beetle outbreaks, has brought the management of montane spruce forests to the forefront of public policy discussions in Central Europe. In order to shed light on the natural development and current structure of mature montane spruce forests, we established four 0.25 ha research plots in a semi-natural montane spruce forest in the Šumava Mountains (The Bohemian Forest), Czech Republic. We mapped all trees, extracted increment cores for age and growth-pattern analyses, and inventoried all current tree regeneration, including the substrates on which it was found. Stands were characterized by uni-modal tree diameter distributions and high basal areas (56.6 m² ha⁻¹ on average), indicating a natural transition from the stem exclusion phase towards the understory reinitiation phase. The stands showed largely single-cohort recruitment age structures, however, with recruitment spanning seven decades. Our analyses suggest that this cohort existed as advance regeneration prior to major disturbances in the late 1800s, which included post-bark beetle salvage logging. Spatial pattern analyses of living and dead stems combined, showed an increase in uniformity of living trees, pointing to the role of natural density-dependent mortality. However, past growth patterns and historical documentation suggest that low intensity canopy disturbances (wind and snow) also caused mortality and diversified canopy structure. Because the stands developed naturally over the past 120+ years and thus escaped thinning operations, high volumes of coarse woody debris (94 m³ ha⁻¹) and snag densities (546 stems ha⁻¹) have accrued. Advance spruce regeneration was quite abundant and existed primarily on deadwood substrates, even though these occupied only a small percent of stand area. Because of salvage logging in the late 1880s, these stands do not qualify, according to the traditional paradigm, as natural spruce forests. As a result, they are recently subject to active management practices including salvage logging that remove dead and dying trees. Given the importance of deadwood for forest regeneration and recovery from disturbance, as demonstrated in this study, we argue that dead wood removal may limit future natural regeneration in these stands. Thus, the purported benefits of removing dead and dying trees from semi-natural forests must be carefully weighed against the potential detrimental impacts on natural spruce forest regeneration and biodiversity.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Forests dominated by Norway spruce (*Picea abies*) cover a significant area of Central Europe's mountainous region. These forests have a very long history of human use, including timber

production and the protection of human populations and infrastructures from avalanches and flooding (Kräuchi et al., 2000; Brang, 2001; Spiecker, 2003). Recent concerns, however, have shifted forest management objectives to address biodiversity conservation (Kräuchi et al., 2000). As a result, two national parks have recently been created – one in the Czech Republic (Šumava National Park), the other in Germany (Bayerischer Wald National Park) – to protect montane spruce forests. Together, these two adjacent parks cover more than 100 000 ha of forested landscape. The formation of these parks has raised many scientific and practical questions regarding forest management and conservation practices in this region (Jonášová and Prach, 2004, 2008; Jonášová and Matějková, 2007; Müller et al., 2008; Hais et al., 2009).

* Corresponding author at: Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Department of Silviculture, Kamýcká 129, Praha 6 Suchbát 16521, Czech Republic. Tel.: +420 224 383 405; fax: +420 234 381 860.

E-mail addresses: svobodam@fld.czu.cz (M. Svoboda), sfraver@fs.fed.us (S. Fraver), janda@fld.czu.cz (P. Janda), bace@fld.czu.cz (R. Bače), zenahlikova@fld.czu.cz (J. Zenáhlíková).

One prerequisite for the proper management of montane spruce forests is an understanding of their natural disturbance dynamics at both the stand and landscape level (Kuuluvainen, 2002; Lindenmayer et al., 2006). Such information provides the foundation on which sustainable forestry practices can be developed (Bergeron and Harvey, 1997; Seymour and Hunter, 1999). Management practices developed in the absence of such information may be unnecessarily controversial, inefficient, or counterproductive.

A number of studies from Central Europe have addressed natural dynamics of mixed mountain beech-fir forests (e.g., Nagel et al., 2006; Nagel and Svoboda, 2008; Šamonil et al., 2009). Yet few studies in this region have addressed natural dynamics of subalpine or montane Norway spruce forests (Motta et al., 1999; Holeksa et al., 2007; Zielonka et al., 2010). To date, most of the studies on the natural dynamics of Norway spruce forests have come from Fennoscandinavia (Hofgaard, 1993; Kuuluvainen et al., 1998; Wallenius et al., 2005; Fraver et al., 2008). Such studies are scarce in Central Europe because (1) large areas of unmanaged spruce forests in which to evaluate natural disturbances are quite rare, and (2) the long history of human land use makes it difficult to disentangle natural from anthropogenic influences (Motta et al., 2002). Given the differences in climate and primary disturbance agents, it is unlikely that inferences drawn from studies outside this region apply to forests of Central Europe. For example, the research focus on large wildfires in Fennoscandinavian spruce systems (e.g., Engelmark et al., 1994) has little relevance to Central Europe. Here, convective windstorms and spruce bark beetle (*Ips typographus*) outbreaks represent the potential large-scale disturbances (Dobrovolný and Brázdil, 2003; Wermelinger, 2004). Historically, these disturbances have received little research attention, in part because they were thought to play a minor role in forest dynamics and biodiversity (Korpel, 1995; Leibundgut, 1987), and in part because the amount of damage they caused was thought to be the result of previous forest management practices. However, a recent chain of events – severe windstorms in 1986, 1999, 2007, and 2008 that caused widespread forest damage leading to extensive bark beetle outbreaks – has called attention to such disturbances, suggesting their role may be greater than had been previously thought. These events have brought the management of montane spruce forests, particularly the practice of salvage logging, to the forefront of public policy discussions in Central Europe.

Thus, the general objective of this study was to reconstruct the disturbance history and development of a semi-natural montane Norway spruce forest in order to determine how these events have shaped its current structure and composition. The study site, located in the Šumava Mountains of the Czech Republic, represents the largest and best preserved natural (origin and development without human intervention) and semi-natural (minimal human intervention) spruce forests in the country. A previous study concluded that the forest structure differed throughout an old-growth portion of this site, probably as a result of the past disturbances and changing site conditions (Svoboda and Pouska, 2008). In this current study we examine an additional portion of this site that possesses a number of features characteristic of mature semi-natural forest, despite the known history of disturbance and salvage logging, which took place 130–140 years ago. In central Europe, where true old-growth forests (forests that have escaped harvest and reached an advanced stage of development) are quite rare, information on regeneration, stand development, and stand structure from such semi-natural forests is the best alternative for informing management decisions intended to emulate natural processes (Kulakowski and Bebi, 2004; Motta and Edouard, 2005). Our specific objectives were to (1) determine the stand origin and disturbance history of this site using historical documents and methods of dendrochronology, (2) assess the role of density-dependent mortality in shaping current forest structure using spatial pattern analyses,

and (3) evaluate seedling substrate preferences to further elucidate stand origin and development. Results from this study can inform management decisions in light of the recent establishment of national parks and subsequent major disturbances.

2. Methods

2.1. Study area and land-use history

This study was conducted in Šumava National Park (the Bohemian Forest), southern Czech Republic. The study area is immediately adjacent to a 600-ha tract of what is considered the best example of an old-growth spruce forest in the Czech Republic. The area lies on a gentle north-facing slope (elevation about 1100–1200 m) below the old-growth site on the ridge between Třístoličník and Trojmezna (48°47'N, 13°49'E). The mean annual precipitation at this altitude is about 1200–1400 mm, and the mean annual temperature is about 4 °C (Svoboda et al., 2006b). The soil substrate in this area consists of Lithic Leptosols, Hyperskeletal Leptosols (Humic and Dystric), and Dystric Cambisols. These soils are derived from biotitic coarse grained granite. The forest is dominated by Norway spruce (*P. abies*), with rowan (*Sorbus aucuparia*) forming a minor component (Svoboda et al., 2006a; Svoboda, 2007; Svoboda and Zenáhlíková, 2009). The Bohemian Forest was in the past affected by acid deposition and has been recovering during last decade (Šantrůčková et al., 2007).

We selected the study area in part by using historical forestry management plans that contained age structures, species composition, logging intensity, and areas disturbed by wind, bark beetle and salvage logging, with data extending back to 1856 (Jelínek, 2005). These plans were digitized and linked with aerial photos (historical and recent), and recent forestry plans in a GIS. Based on these GIS overlays, we selected an area of about 300 ha that had been classified as old-growth forest before 1868. Documented windstorms in 1868 and 1870 led to wide-spread outbreaks of the spruce bark beetle in this area, which began around 1869 and persisted at least through 1880–1890 (Jelínek, 2005). The salvage logging that followed transformed the area into a young post-disturbance stand. Maps from 1902 show the area to be in the 0–20 year age class (Jelínek, 2005). There were no records of tree planting in management plans.

The forest developed naturally (i.e., without human intervention) in subsequent decades. Canopy disturbances from snow and wind damage between 1922 and 1933 (Jelínek, 2005) caused patchy tree mortality, which no doubt affected competitive interactions and growth rates in surviving trees. As of 1948 the study area formed part of the large no-entry military zone, and no major management measures were undertaken until 1989 when the military zone was abolished. In 1991, Šumava National Park was established, and the study area became part of the park's core protected zone. However, patchy wind damage and bark beetle outbreaks in the early 1990s created controversy regarding management, and the area was ultimately withdrawn from the core zone in 1995, at which time about half of the area was salvage logged.

2.2. Data collection

Four 0.25 ha (50 m × 50 m) permanent sampling plots (plots A–D) were established in the study area in 2006 and 2007. Plot locations were selected according to the following constraints: (1) plots must be centered within the larger remnants of closed-canopy forest to avoid edge effects; (2) plots must be dispersed as regularly as possible across the study area; (3) plots could not include anomalous site conditions such as stream corridors, rock outcrops, or evidence of recent salvage logging.

Electronic and laser measuring devices linked to a GIS (Field-Map®, Monitoring and Mapping Solutions, Ltd.; www.fieldmap.cz) were used to establish the plots, map all trees and down woody debris (DWD), map and measure tree crown projection areas, and establish a grid for regeneration surveys. The areas of individual tree crowns were summed in a GIS to calculate the percent canopy openness for each plot. For each tree ≥ 5 cm diameter at breast height (1.3 m, DBH), we recorded DBH and height; for each stump (≤ 1.3 m height, ≥ 10 cm basal diameter), we recorded top diameter; and for each piece of DWD ≥ 10 cm diameter and ≥ 2 m length, we recorded large and small end diameters, length, and decay class (using a five-class system as per Maser et al., 1979). The volume of each DWD piece was calculated using the conic-paraboloid formula, which has greater accuracy than traditional formulae (Fraver et al., 2007). Volumes of pieces in decay classes IV and V were multiplied by cross-sectional height–width ratios (0.86 and 0.50, respectively) to adjust for collapse during decay (ratios determined from decayed Norway spruce in Sweden, unpublished data).

To analyze tree age structure and radial growth patterns, we divided the plot into twenty five 10-by-10 m cells and extracted one increment core at breast height from the canopy tree nearest the cell center. We then conducted a complete inventory of tree regeneration by dividing each plot into hundred 5-by-5 m cells. Within each cell, we recorded the number and heights (in 10-cm classes) of spruce and rowan saplings >20 cm height, but less than 5 cm DBH. We also recorded the substrates occupied by each, using the following four categories: down logs, tree stumps, leaf litter and vegetation. Spruce and rowan seedlings <20 cm were surveyed in this same way, but only in the central 16 cells in each plot.

2.3. Data analysis

2.3.1. Stand origin and disturbance history

Increment cores were attached to wooden mounts and shaved with a scalpel before analyses. The cores were visually cross-dated by identifying narrow marker years (Yamaguchi, 1991). Ring widths were measured to the nearest 0.01 mm using a stereomicroscope and a Time-Table sliding-stage measuring device in conjunction with PAST32 software. Following measurement, cross-dating was verified with COFECHA software (Holmes, 1983). For cores that missed the pith, we used Duncan's (1989) method to estimate the number of years missed, based on the mean growth rate of the innermost five complete rings. Because Norway spruce seedlings can become established and persist for decades under shade, we consider an individual to be recruited into the stand only when it surpasses breast height. Thus no attempt was made to estimate tree ages since germination; we simply refer to the number of annual rings at breast height as the recruitment age (we return to this topic in Section 4).

We evaluated each tree-ring series (i.e., growth pattern derived from each core) for evidence of rapid early growth, as such evidence indicates the tree experienced open, free-to-grow conditions at the time it reached breast height (Lorimer and Frelich, 1989). Trees were considered to be open-recruited if the mean ring width for the first 5 years in the series exceeded 1.93 mm (determined by binary logistic regression of sapling growth in open and closed-canopy positions, Janda et al., in press), and the subsequent growth pattern was declining, parabolic, or flat (Frelich, 2002).

To further shed light on stand development, we produced standardized growth chronologies, using all properly dated cores, to evaluate stand-level growth patterns through development. We separated the data into two groups: trees forming members of a large cohort established in the 1890s, and those that existed, presumably as advance regeneration, prior to that large cohort. The

chronologies were developed using the ARSTAN program (Cook and Krusic, 2005) by first fitting a horizontal line through the mean ring width for each tree-ring series, then dividing ring widths by the fitted values, resulting in a unit-less index for each year in the series (Fritts, 1978). Individual indexed series were then averaged to produce the two standardized chronologies. Using the horizontal line, as opposed to a curve-fitting technique, does not detrend the series, and thus maintains low- to medium-frequency growth trends, assumed to be largely the result of disturbance (Veblen et al., 1991).

2.3.2. The role of density-dependent mortality

We used spatial pattern analyses of living and dead trees to shed light on the role of density-dependent mortality in past stand development. First, we tested for a shift from aggregation toward uniformity through stand development, which would suggest density-dependent thinning from competition (Kenkel, 1988). Second, we tested if the pattern of living trees was more uniform than that of the living and dead trees combined, also implicating competition as a driving factor (Duncan, 1991; Shackleton, 2002).

A pair-correlation function (Wiegand and Moloney, 2004) was used for analysis of the spatial patterning. This function is analogous of the widely used Ripley's $K(r)$ function (Ripley, 1981; Diggle, 1983), but is considered to be more powerful at detecting spatial patterns across scales (Wiegand and Moloney, 2004). Approximate 95% confidence envelopes were determined using the 5th lowest and 5th highest value of 99 Monte Carlo simulations under the complete spatial randomness null model. Note that this is not a goodness-of-fit test with exact confidence intervals (Loosmore and Ford, 2006; Getzin and Wiegand, 2007). All analyses were performed using the Programita software (Wiegand and Moloney, 2004).

To address the first question, we assessed the spatial pattern of live and dead trees (pre-mortality pattern), testing against a heterogeneous Poisson process. A heterogeneous Poisson process was chosen because our plots were influenced by first-order heterogeneity (Fig. 1). Using methods proposed by Wiegand and Moloney (2004), a circular moving window with a fixed radius R was used to estimate intensity (i.e., mean number of events per unit area). Therefore, our results may be interpreted only up to a radius of $R = 10$ m.

To address the second question, we compared the spatial pattern of live trees (post-mortality pattern) to that of live and dead trees combined. We reasoned that a shift from a random distribution of live and dead trees (reflecting the pattern of early tree establishment) to a uniform distribution of live (i.e., surviving) trees would suggest density-dependent mortality from competition. We then determined if the live trees formed a uniform spatial distribution using univariate random labeling as the null model (Wiegand and Moloney, 2004). Specifically, this test assesses whether the surviving trees are a random subset of the joined (live and dead spatial) pattern. This was accomplished by computing the function $g(r)$ from the observed data, then randomly re-sampling sets of dead trees from the joined pattern and generating the appropriate confidence limits. A similar approach was used by Getzin et al. (2006).

2.3.3. Tree regeneration and substrate preferences

We used the χ^2 statistic to test the null hypothesis that tree regeneration density was independent of substrate type. The area occupied by litter and vegetation substrates (i.e., microsites) was visually estimated in each 5-by-5 m cell. For down-log and tree-stump substrates, the area was calculated as a trapezoid (logs) or a circle (stumps) projected onto the ground. Data were pooled from all cells and plots for analysis.

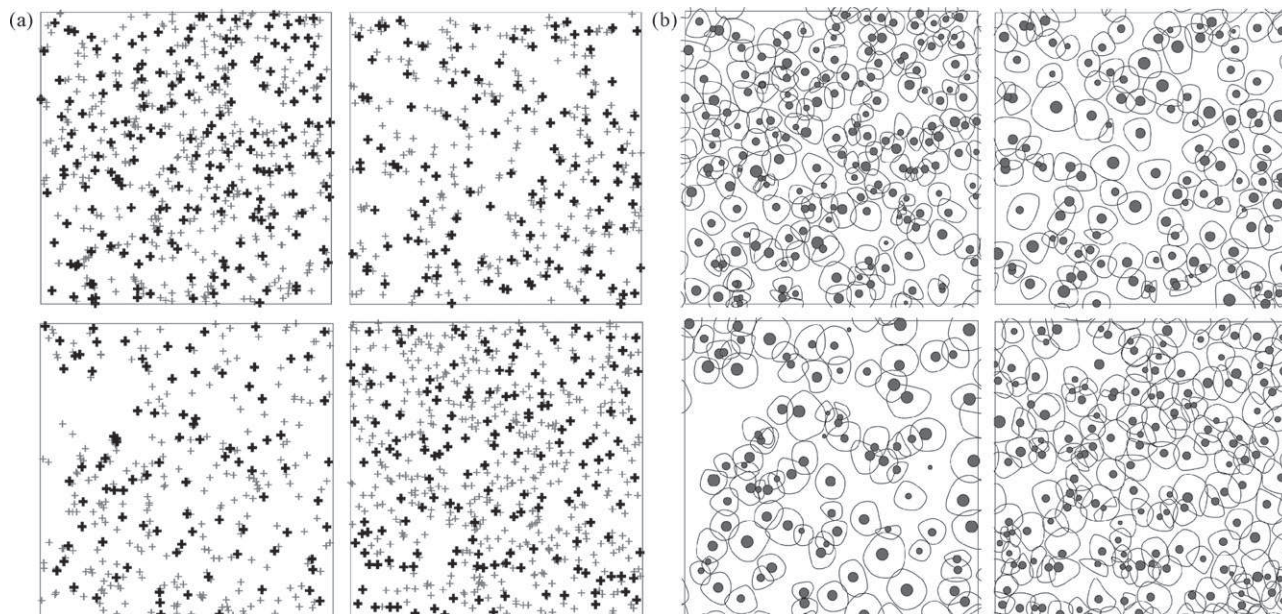


Fig. 1. (a) Stem maps of living (bold dark cross) and dead (grey cross) trees, showing a general trend toward spatial uniformity in living trees when compared the combined pattern of living and dead trees, suggesting density-dependent mortality. (b) Maps of living trees and crown projection areas (dot size proportional to tree diameter), showing considerable canopy patchiness, even though these sites have not reached the old-growth stage. In both panels, Plots A and B are in the upper left and right, and Plots C and D are in the lower left and right.

Table 1
Structural characteristics of the study plots. BA = basal area ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$); DWD = down woody debris; seedlings are tree stems <20 cm height; saplings are ≥ 20 cm height.

	Live trees		Snags		Saplings Stems ha^{-1}	Seedlings Stems ha^{-1}	DWD vol. $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$	% Canopy Openness
	BA ha^{-1}	Stems ha^{-1}	BA ha^{-1}	Stems ha^{-1}				
Plot A	63.8	732	19.2	868	3600	52,225	51.3	30.7
Plot B	60.2	480	20.7	548	5664	35,325	61.8	36.6
Plot C	49.3	364	10.5	276	13,404	20,650	123.6	41.6
Plot D	52.6	628	11.8	492	24,560	62,925	141.0	19.0
Mean	56.5	551	15.6	546	11,807	42,781	94.4	32.0

3. Results

3.1. Stand structure

Norway spruce accounted for nearly 100% of basal area, with rowan the remainder. Data pooled across plots revealed a mean live-tree basal area of $56.5 \text{ m}^2 \text{ha}^{-1}$ and density of $551 \text{ trees ha}^{-1}$, with snag basal area at $15.6 \text{ m}^2 \text{ha}^{-1}$ and density of $546 \text{ snags ha}^{-1}$.

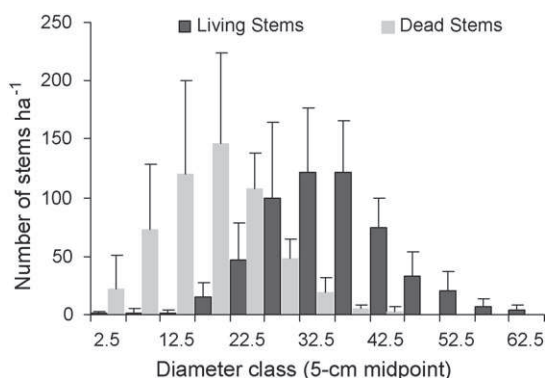


Fig. 2. Diameter distribution of the living and dead trees (plots pooled) showing the living trees to be larger than the dead trees, suggesting competition as the mortality agent as stands developed through the stem exclusion stage. Errors bars represent standard deviations.

The mean seedling density was $42\,781 \text{ ha}^{-1}$, of which 100% were Norway spruce. The mean sapling density was $11\,807 \text{ ha}^{-1}$ of which 91% were Norway spruce, the remainder being rowan. The mean DWD volume was $94.4 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1}$, after adjusting for collapse of advanced decayed pieces (see Section 2.2). Though the current vertical canopy structure is rather homogenous within a site (i.e., canopies occurring in one strata), the horizontal canopy structure is quite patchy, as shown in Fig. 1. In addition to this within-site patchiness, canopy openness varied quite a bit from plot to plot, with a mean of 32% openness ($\text{SD} = 9.7$). Coarse woody debris existed across the range of decay classes; however, it had highest abundance and volume in classes III and IV (sites pooled). Table 1 provides additional plot-level structural data. Both living and dead spruce trees showed unimodal bell-shaped diameter distributions (Fig. 2, sites pooled), with the peak in dead-stem diameters about 15–25 cm, and the peak for the live stems about 30–40 cm.

3.2. Stand origin and disturbance history

Age structures clearly show a major cohort being recruited in the 1890s and the two decades that followed (Fig. 3). However, numerous trees had become recruited in the decades prior to 1890, resulting in a prolonged recruitment period spanning seven decades (Fig. 3). Analyses of growth patterns suggest open conditions during four of these early decades, as sizeable percentages of trees recruited in the 1870s, and 1890s through 1910s met the radial-growth criteria for open-grown conditions (Fig. 3). Further,

sphere (Hofgaard, 1993; Kuuluvainen, 1994; Fraver and White, 2005). The combination of these successive events – establishment of advance regeneration, windstorm, bark beetle outbreak, and salvage logging, all occurring during early stand development – explains the prolonged recruitment period, which spans seven decades.

Several lines of evidence reveal that this forest has undergone natural developmental processes following its initiation in the late 1800s. The relatively high density and basal area of living trees (56.5 m² and 551 trees ha⁻¹), the high density of dead trees (546 snags ha⁻¹), coupled with the unimodal diameter distributions depict a mature stand in transition from stem exclusion to understory re-initiation development stages (Oliver and Larson, 1996). The declining stand-level growth pattern, following an initial period of rapid growth, is also indicative of this stage of stand development (Veblen et al., 1991), as is the relatively uniform, single-strata canopy structure. This uniformity existed despite the prolonged recruitment period (spanning seven decades), which is consistent with Korpel's (1995) finding that Central European spruce forests in favorable site conditions develop more or less homogenous closed canopies, even if within-stand age diversity reaches 100 years or more.

Competitive interactions, in part mediated by low-severity canopy disturbances, have also played an important role in the natural development of this forest. The post-mortality spatial pattern of living spruce stems, compared to the pre-mortality pattern of living and dead trees, was more uniform in three of the four plots, which suggests density-dependent mortality as a result of competition for resources (He and Duncan, 2000; Shackleton, 2002; Castagneri et al., 2010). Perhaps not coincidentally, the plot on which this general pattern was not seen (Plot C) had the highest percent canopy openness and correspondingly lowest density of living trees, suggesting that canopy disturbances have played a larger role, thereby disrupting the spatial pattern that would have developed primarily from competition. The sheer number of snags seen on all plots (exceeding that of trees) further attests to the strong influence of past competition in this forest. Canopy disturbances, however, alter these competitive interactions by selectively removing trees, thereby increasing resource availability to surviving neighbors. Documented canopy disturbances from snow and wind in the 1920s (Jelínek, 2005) can explain the stand-level variability in growth during that time (Fig. 1), and such disturbances likely explain further variability in the 1940s and 1960s. Additional evidence for such disturbances were seen as abrupt and sustained increases in growth (i.e., growth releases) on a number of individual trees during these decades (data not shown). Finally, the high growth variability seen in the 1990s is attributed to documented wind storms at that time (Fig. 3). The patchiness in canopy structure caused by these disturbances can be seen in maps of canopy projections for each plot (Fig. 1). Thus both competition and low-severity disturbance by wind and snow influence growth rates and mortality, and they contribute to horizontal structural diversity at the stand level.

However, competition and low-severity disturbances alter stand structure in quite different ways. In this case of competition, smaller stems are more likely to die because of poor resource acquisition (Kozłowski et al., 1991; Oliver and Larson, 1996). This result was borne out in the diameter distributions of living and dead trees: although both had uni-modal distributions, the peak in the dead-tree distribution was about 40 cm lower than that of the living trees. In the case of disturbances, larger trees with exposed crowns are more likely to be killed by wind or snow loads (Brokaw et al., 2004; Canham et al., 2001). Indeed, in these stands we observed numerous large trees with damaged crowns and broken tops.

By affecting larger and smaller trees differently, competition and wind disturbance, in combination, create an abundance and

diversity of deadwood sizes. The volumes of coarse woody debris reported here fall within the natural range of variability for true old-growth spruce forests from throughout the northern hemisphere (e.g., Kuuluvainen et al., 1998; Jonsson, 2000; Siitonen et al., 2000; Fraver and White, 2005). The snag volumes reported here are unusually high, even for old-growth, owing to the transition from stem exclusion to understory re-initiation.

4.2. Tree regeneration and substrate preferences

The current abundance of spruce seedlings and saplings was strongly and positively linked to the presence of coarse woody debris. Even though coarse woody debris substrates occupied only several percent of the total plot area, the proportion of spruce saplings growing on such sites ranged from 50 to 80%. The importance of these fallen logs and decayed stumps as 'nurse logs' for spruce regeneration has been well recognized in Central Europe (Hunziker and Brang, 2005; Motta et al., 2006; Zielonka, 2006; Baier et al., 2007; Bače et al., 2009). Because of this strong link between spruce regeneration and coarse woody debris, the pattern of regeneration was not spatially random and varied according to substrate. In particular, regeneration often formed strikingly linear patterns (not shown), reflecting the presence of fallen logs. This linearity can also be seen in the current tree strata, at times in conjunction with stilt roots, both reflecting the existence of former suitable nurse logs, which would have been present during stand establishment in the late 1800s.

The extremely high density of advance regeneration (Table 1) is attributable to a combination of abundant suitably decayed nurse logs and the presence of small canopy openings, which have led to current canopy openness ranging from about 19–42% among plots, as well as considerable patchiness in canopy cover (Fig. 1). Contrary to our results, relatively lower densities of advance spruce regeneration have been reported in montane forests in this same geographical region (Jonášová and Prach, 2004; Kupferschmid et al., 2006; Rammig et al., 2007; Heurich, 2009). However, in contrast to our study, most sites included in these studies had been repeatedly thinned to control bark beetle outbreaks as well as other pests, which removed the source of dead and dying trees that ultimately become suitable nurse logs. Thus, our results highlight the importance of coarse woody debris, as well as partial canopy openings, for the regeneration of spruce in these forests.

5. Conclusions and implications for forest management

Results from this mature, semi-natural montane spruce forest show that, in the absence of human intervention, natural processes such as density-dependent mortality and low-severity canopy disturbances have created ample deadwood, both as snags and down woody debris, even though this forest has currently not reached the old-growth stage where such structures might be expected. These processes have also created considerable horizontal patchiness, further adding to the overall structural heterogeneity of the site. The high coarse woody debris volumes, which lie within the natural range of variability of true old-growth spruce forests (above), as well as the occurrence of coarse woody debris in various sizes and states of decay, also highlight the conservation value of these stands for maintaining deadwood-dependent organisms (Martikainen et al., 1999; Siitonen, 2001; Kuuluvainen et al., 2002; Penttilä et al., 2004; Pouska et al., 2010). Our results also show that these abundant downed logs serve as the primary substrates for successful spruce seedling establishment. The ability of this forest to accrue advance regeneration, even at the end of the stem exclusion stage, is critical for forest recovery following future disturbances, such as windthrow or bark beetle outbreak.

In Central Europe, removing dead, dying or damaged trees during thinning or salvage operations is a common practice in montane spruce stands. The practice is justified on the grounds that it will reduce their susceptibility to attack by various pests or their vulnerability to damage once attacked (Wermelinger, 2004). Repeated entries of these types have led to dramatic reductions in coarse woody debris abundance in central Europe (Bütler et al., 2004; Lachat and Bütler, 2009). As a result, the quality and quantity of nurse logs suitable for spruce regeneration is correspondingly low, which dramatically reduces the density of advance regeneration. Recent concerns over the failure of natural spruce recruitment following stand-replacing disturbances in Central Europe (Kupferschmid et al., 2006; Rammig et al., 2007) might be most easily attributed to the absence of nurse logs owing to these past management practices. Because dead wood requires several decades to decay to the point of providing suitable seedbeds (Zielonka, 2006), these practices compromise spruce regeneration for decades beyond their initial occurrence. Without dead wood to support spruce regeneration, we must rely on artificial regeneration (i.e., planting), which is especially expensive and laborious in mountain regions, and may not be feasible over large areas. Thus, the purported benefits of removing dead and dying trees from semi-natural forests must be carefully weighed against the potential detrimental impacts on natural spruce forest regeneration and biodiversity.

Because of salvage logging in the late 1800s the fairly homogeneous vertical canopy structure, these stands do not qualify – according to the traditional paradigm – as natural spruce forests (Korpel, 1995). By not qualifying, they are thought to have limited conservation value, and are thus subject to active management practices, including salvage logging. However, recent studies suggest that this paradigm should be at least partly reconsidered (Kulakowski and Bebi, 2004; Holeksa et al., 2007; Svoboda and Pouska, 2008; Zielonka et al., 2010), because semi-natural stands may also contain significant structural elements that support biodiversity. Infrequent moderate- to high-severity disturbances such as windstorms and bark beetle outbreaks in semi-natural forests may diversify these stands, thereby enhancing these structures (Müller et al., 2008). The stands and stand structures evaluated in the current study are ideal examples of semi-natural forests that developed following this type of high-severity disturbance. In fact, Svoboda and Wild (2007) showed that in the Bohemian Forest region several thousand hectares of forests similar to the one evaluated here may exist.

The conservation value of semi-natural, maturing spruce forests has been documented elsewhere in northern Europe. For example, both Storaunet et al. (2000) and Jönsson et al. (2009) found that spruce forests 100–150 years post-disturbance (i.e., comparable in age to stands in the current study) contained many, but not all, the important structures of true old growth. This fact forms the basis of the *woodland key habitat* programs of Nordic and Baltic countries, in which areas are voluntarily set aside, regardless of their management histories, because they support structures and species important for biodiversity protection. Adopting such a view in Central Europe may be timely given the demonstrated structural attributes of semi-natural stands, as well as the scarcity of true old-growth forests in this region.

Acknowledgements

This study was supported by the Czech Science Foundation, project no. P504/10/1644 and project no. P504/10/0843. We would like to thank A. Husník, K. Nechuta, L. Bílek, and Š. Hofmeister for assistance in the field. We are especially grateful to J. Wild, M. Jonášová, M. Kopecký, T. Nagel, D. Hardekopf, and K. Edwards for

providing valuable comments on earlier drafts of the manuscript. Comments by anonymous reviewers have greatly improved the manuscript. We thank the Šumava National Park authorities for administrative support.

References

- Bače, R., Janda, P., Svoboda, M., 2009. Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezí. *Silva Gabreta* 15, 67–84.
- Baier, R., Meyer, J., Göttlein, A., 2007. Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *Eur. J. For. Res.* 126, 11–22.
- Bergeron, Y., Harvey, B., 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *For. Ecol. Manage.* 92, 235–242.
- Brang, P., 2001. Resistance and elasticity: promising concepts for the management of protection forests in the European Alps. *For. Ecol. Manage.* 145, 107–119.
- Brokaw, N.V.L., Fraver, S., Grear, J.S., Thompson, J., Zimmerman, J.K., Waide, R.B., Everham III, E.M., Hubbell, S.P., Foster, R.B., 2004. Disturbance and canopy structure in two tropical forests. In: Losos, E.C., Leigh Jr., E.G. (Eds.), *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Large-Scale Plot Network*. University of Chicago Press, pp. 177–194.
- Bütler, R., Angelstam, P., Ekelund, P., Schlaefter, R., 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biol. Conserv.* 119, 305–318.
- Canham, C.D., Papaik, M.J., Latty, E.F., 2001. Interspecific variation in susceptibility to windthrow as a function of tree size and storm severity for northern temperate tree species. *Can. J. For. Res.* 31, 1–10.
- Castagneri, D., Lingea, E., Vacchiano, G., Nola, P., Motta, R., 2010. Diachronic analysis of individual-tree mortality in a Norway spruce stand in the eastern Italian Alps. *Ann. For. Sci.* 67, 304.
- Cook, E.R., Krusic, P.J., 2005. Program ARSTAN: A Tree-ring Standardization Program Based on Detrending and Autoregressive Time Series Modeling with Interactive Graphics. Lamont-Doherty Earth Observatory, Columbia University, Palisades, NY.
- Diggle, P.J., 1983. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic Press, London.
- Dobrovolný, P., Brázdil, R., 2003. Documentary evidence on strong winds related to convective storms in the Czech Republic since AD 1500. *Atmos. Res.* 67–68, 95–116.
- Duncan, R.P., 1989. An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in kahikatea (*Dacrydium dycrydioides*). *N. Z. Nat. Sci.* 16, 31–37.
- Duncan, R.P., 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed Podocarp stand. *J. Ecol.* 79, 1073–1084.
- Engelmark, O., Kullman, L., Bergeron, Y., 1994. Fire and age structure of Scots pine and Norway spruce in northern Sweden during the past 700 years. *New Phytol.* 126, 163–168.
- Fraver, S., Jonsson, B.G., Jönsson, M., Esseen, P.-A., 2008. Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.* 19, 789–798.
- Fraver, S., Ringvall, A., Jonsson, B.G., 2007. Refining volume estimates of down woody debris. *Can. J. For. Res.* 37, 627–633.
- Fraver, S., White, A.S., 2005. Disturbance dynamics of old-growth *Picea rubens* forests of northern Maine. *J. Veg. Sci.* 16, 597–610.
- Frelich, L.E., 2002. *Forest Dynamics and Disturbance Regimes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fritts, H.C., 1978. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, New York.
- Getzin, S., Dean, C., He, F.L., Trofymow, J.A., Wiegand, K., Wiegand, T., 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography* 29, 671–682.
- Getzin, S., Wiegand, K., 2007. Asymmetric tree growth at the stand level: random crown patterns and the response to slope. *For. Ecol. Manage.* 242, 165–174.
- Hais, M., Jonášová, M., Langhammer, J., Kučera, T., 2009. Comparison of two types of forest disturbance using multitemporal Landsat TM/ETM plus imagery and field vegetation data. *Remote Sens. Environ.* 113, 835–845.
- He, F.L., Duncan, R.P., 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *J. Ecol.* 88, 676–688.
- Heurich, M., 2009. Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta* 15, 49–66.
- Hofgaard, A., 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea-Abies* forest in northern Sweden. *J. Veg. Sci.* 4, 601–608.
- Holeksa, J., Saniga, M., Szwańgrzyk, 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. For. Res.* 126, 303–313.
- Holmes, R.L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurements. *Tree-Ring Bull.* 44, 69–75.
- 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.
- Janda, P., Bače, R., Svoboda, M., Starý, M., 2010. Věková a prostorová struktura horského smrkového lesa v I. zóně “Trojmezí” v NP Šumava. *Silva Gabreta*.

- Jelínek, J., 2005. Od jihočeských pralesů v hospodářských lesích Šumavy. Ministerstvo zemědělství ČR, Úsek lesního hospodářství, Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem, Prague.
- Jonášová, M., Matějčková, I., 2007. Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Can. J. For. Res.* 37, 1907–1914.
- Jonášová, M., Prach, K., 2004. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecol. Eng.* 23, 15–27.
- Jonášová, M., Prach, K., 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biol. Conserv.* 141, 1525–1535.
- Jonsson, B.G., 2000. Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.* 11, 51–56.
- Jönsson, M.T., Fraver, S., Jonsson, B.G., 2009. Forest history and the development of old-growth characteristics in fragmented boreal forests. *J. Veg. Sci.* 20, 91–106.
- Kenkel, N.C., 1988. Pattern of self-thinning in jack-pine—testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69, 1017–1024.
- Korpel, Š., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- Kozłowski, T.T., Kramer, P.J., Pallardy, S.G., 1991. The Physiological Ecology of Woody Plants. Academic Press, Inc., San Diego.
- Kräuchi, N., Brang, P., Schonenberger, W., 2000. Forests of mountainous regions: gaps in knowledge and research needs. *For. Ecol. Manage.* 132, 73–82.
- Kulakowski, D., Bebi, P., 2004. Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen* 2004, 47–54.
- Kupferschmid, A.D., Brang, P., Schonenberger, W., Bugmann, H., 2006. Predicting tree regeneration in *Picea abies* snag stands. *Eur. J. For. Res.* 125, 163–179.
- Kuuluvainen, T., 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland—a review. *Ann. Zool. Fenn.* 31, 35–51.
- Kuuluvainen, T., 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fenn.* 36, 97–125.
- Kuuluvainen, T., Aapala, K., Ahlroth, P., Kuusinen, M., Lindholm, T., Sallantausta, T., Siitonen, J., Tuki, H., 2002. Principles of ecological restoration of boreal forested ecosystems: Finland as an example. *Silva Fenn.* 36, 409–422.
- Kuuluvainen, T., Syrjänen, K., Kalliola, R., 1998. Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *J. Veg. Sci.* 9, 563–574.
- Lachat, T., Büttler, R., 2009. Identifying conservation and restoration priorities for saproxylic and old-growth forest species: a case study in Switzerland. *Environ. Manage.* 44, 105–118.
- Leibundgut, H., 1987. Europäische Urwälder der Bergstufe. Haupt, Bern.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., Fischer, J., 2006. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 131, 433–445.
- Loosmore, N.B., Ford, E.D., 2006. Statistical inference using the G or K point pattern spatial statistics. *Ecology* 87, 1925–1931.
- Lorimer, C.G., Frelich, L.E., 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Can. J. For. Res.* 19, 651–663.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P., Rauh, J., 1999. Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *For. Ecol. Manage.* 116, 233–245.
- Maser, C., Anderson, R.G., Cromack, K.J., Williams, J.T., Martin, R.E., 1979. Dead and down woody material. In: Thomas, J.W. (Ed.), *Wildlife Habitats in Managed Forests: The Blue Mountains of Oregon and Washington*. Agriculture Handbook No. 553. U.S.D.A., Portland.
- Motta, R., Berretti, R., Lingua, E., Piussi, P., 2006. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *For. Ecol. Manage.* 235, 155–163.
- Motta, R., Edouard, J., 2005. Stand structure and dynamics in a mixed and multi-layered forest in the Upper Susa Valley, Piedmont, Italy. *Can. J. For. Res.* 35, 21–36.
- Motta, R., Nola, P., Piussi, P., 1999. Structure and stand development in three sub-alpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Paneveggio (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.
- Müller, J., Bussler, H., Gossner, M., Rettelbach, T., Duelli, P., 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers. Conserv.* 17, 2979–3001.
- Nagel, T.A., Svoboda, M., 2008. Gap disturbance regime in an old-growth *Fagus-Abies* forest in the Dinaric Mountains, Bosnia-Herzegovina. *Can. J. For. Res.* 38, 2728–2737.
- 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.
- Oliver, C.D., Larson, B.C., 1996. *Forest Stand Dynamics* 1996. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Penttilä, R., Siitonen, J., Kuusinen, M., 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biol. Conserv.* 117, 271–283.
- Pouska, V., Svoboda, M., Lepšová, A., 2010. The diversity of wood-decaying fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. *Eur. J. For. Res.* 129, 219–231.
- Rammig, A., Fahse, L., Bebi, P., Bugmann, H., 2007. Wind disturbance in mountain forests: simulating the impact of management strategies, seed supply, and ungulate browsing on forest succession. *For. Ecol. Manage.* 242, 142–154.
- Ripley, B.D., 1981. *Spatial Statistics*. John Wiley and Sons, New York.
- Šamonil, P., Antolík, 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.
- Seymour, R.S., Hunter Jr., M.L., 1999. Principles of ecological forestry. In: Hunter Jr., M.L. (Ed.), *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shackleton, C., 2002. Nearest-neighbor analysis and the prevalence of woody plant competition in South African savannas. *Plant Ecol.* 158, 65–76.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P., Rauh, J., 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *For. Ecol. Manage.* 128, 211–225.
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* 49, 11–41.
- Spiecker, H., 2003. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *J. Environ. Manage.* 67, 55–65.
- Storaunet, K.O., Rolstad, J., Groven, R., 2000. Reconstructing 100–150 years of logging history in coastal spruce forest (*Picea abies*) with special conservation values in central Norway. *Scand. J. For. Res.* 15, 591–604.
- Svoboda, M., Matějka, K., Kopáček, J., 2006a. Biomass and element pools of understorey vegetation in the catchments of Certovo Lake and Plesne Lake in the Bohemian Forest. *Biologia* 61, S509–S521.
- Svoboda, M., Matějka, K., Kopáček, J., Žaloudík, J., 2006b. Estimation of tree biomass of Norway spruce forest in the Plesne Lake catchment, the Bohemian Forest. *Biologia* 61, S523–S532.
- Svoboda, M., 2007. Les ve druhé zóně v oblasti Trojmezí není hospodářskou smrčinou: změní se management dřívě než vznikne rozsáhlá asanovaná plocha? *Silva Gabreta* 13, 171–187.
- Svoboda, M., Zenáhlíková, J., 2009. Historický vývoj a současný stav lesa v NP Šumava kolem "Kalamitní svážnice" v oblasti Trojmezí. *Příroda* 28, 71–120.
- Svoboda, M., Wild, J., 2007. Historical reconstruction of the disturbance regime in a mountain spruce forest landscape. In: Lingua, E., Marzano, R. (Eds.), *Natural Hazards and Natural Disturbances in Mountain Forests—Challenges and Opportunities for Silviculture*, IUFRO: Trento, Italy, p. 50.
- Svoboda, M., Pouska, V., 2008. Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *For. Ecol. Manage.* 255, 2177–2188.
- Šantrůčková, H., Šantrůček, J., Šetlík, J., Svoboda, M., Kopáček, J., 2007. Carbon isotopes in tree rings of Norway spruce exposed to atmospheric pollution. *Environ. Sci. Technol.* 41, 5778–5782.
- Veblen, T.T., Hadley, K.S., Reid, M.S., Rebertus, A.J., 1991. The response of sub-alpine forests to spruce beetle outbreak in Colorado. *Ecology* 72, 213–231.
- Wallenius, T.H., Pitkanen, A., Kuuluvainen, T., Pennanen, J., Karttunen, H., 2005. Fire history and forest age distribution of an unmanaged *Picea abies* dominated landscape. *Can. J. For. Res.* 35, 1540–1552.
- Wermelinger, B., 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research. *For. Ecol. Manage.* 202, 67–82.
- Wiegand, T., Moloney, K.A., 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104, 209–229.
- Yamaguchi, D.K., 1991. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Can. J. For. Res.* 21, 414–416.
- Zielonka, T., 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce regeneration? *J. Veg. Sci.* 17, 739–746.
- Zielonka, T., Holec, J., Fleischer, P., Kapusta, P., 2010. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *J. Veg. Sci.* 21, 31–42.

7. OBECNÉ ZÁVĚRY

Hlavním tématem této práce byla přirozená obnova horských smrkových lesů po velkoplošných disturbancích. V tomto konkrétním případě se jednalo o lesy na území NP Šumava, které byly napadeny lýkožroutem smrkovým, jehož důsledkem odumřelo horní stromové patro. Dynamika a charakteristiky přirozené obnovy smrku po disturbancích byly zkoumány v čerstvě napadených porostech a dále v porostech odumřelých přibližně před deseti lety, tedy již rozpadlých. Výsledky doplňují současné studie o nové znalosti o vývoji a především mortalitě přirozeného zmlazení horských smrkových lesů bezprostředně po napadení porostů lýkožroutem smrkovým, jak se mění početnost zmlazení po disturbanci a čím je mortalita jedinců nejvíce ovlivněna.

Na základě získaných výsledků můžeme odpovědět na stanovené cíle v kapitole 2:

- *Jaký charakter mají mateřské porosty těsně před rozpadem a deset let po odumření stromového patra? Jaký je charakter obnovy v již rozpadlých porostech?*

Porosty nedávno odumřelé (2008-2010) na Trojmezné mají charakteristické znaky přirozených lesů. Věková struktura je různorodá, průměrný věk se pohyboval kolem 120 let, maximum bylo 155 let. Zkoumané lesní porosty se vyznačovaly relativně stejnorodou a jednovrstevnou strukturou horního stromového patra. To je dáno tím, že tyto porosty vznikly následkem kombinace přírodních disturbancí (vítr lýkožrout smrkový) a následné asanační těžby v druhé polovině 19. století. V posledních desetiletích zde nebylo výrazně hospodářsky zasahováno, proto se zde nachází značné množství tlejícího dřeva v různých stupních rozpadu. Porosty nedávno odumřelé v okolí Březníku jsou také ve věku kolem 120 let, jejich původ a historie však nejsou zcela známy. V minulosti se zde těžilo, na tento fakt ukazuje i množství tlejícího dřeva, kterého je zde podstatě méně než na Trojmezné.

Porosty na Březníku odumřelé přibližně před deseti lety mají horní stromové patro již zcela rozpadlé. Disturbanci přežilo jen několik málo stromů středních výšek. V obnově převažuje smrk ztepilý, zastoupení jeřábu činí pouze 4 %. Celkové počty obnovy dosahovaly mezi plochami velké variability, nejmenší početnost byla 1 200 ks/ha, nejvyšší hodnota dosahovala 12 000 ks/ha (jedinci nad 20 cm). Zmlazení se zde vyskytuje již odrostlé, jeho průměrná výška je 72 cm, nové semenáčky se již neuchycují. Po úplném

odumření horního stromového patra je uchycování dalšího zmlazení limitováno jak intenzivní konkurencí lesního podrostu (především trav *Callamagrostis villosa* a *Avenella flexuosa*), tak i omezeným přísunem nových semen. Zmlazení se zde nachází ve shlucích, které vznikly již před narušením na místech s příhodnými podmínkami. Tedy především tam, kde bylo přítomno tlející dřevo a dostatek světla. Tyto faktory jsou klíčové pro úspěšný růst a přežívání semenáčků. Zmlazení nejvíce preferovalo mikrostanoviště pata stromu a právě tlející dřevo, ať už ve formě pařezů, pahýlů nebo ležících kmenů. Současné prostorové uspořádání smrkového zmlazení na plochách postižených disturbancí způsobenou přemnožením lýkožrouta smrkového odráží především stav porostu před vlastním rozpadem stromového patra.

- *Jaká je hustota stávajícího přirozeného zmlazení a jeho charakteristiky (druhové složení, výšková struktura, mikrostanoviště výskytu) a jaké je druhové složení a pokryvnost vegetace v porostech v prvních letech po odumření?*

Dominantní dřevinou byl smrk, jeřáb tvořil max. 4 %. Na všech analyzovaných plochách byla nalezena početná banka obnovy smrku, která na plochách odrostla ještě před odumřením horní etáže. Mezi plochami panovala značná variabilita. Početnost zmlazení většího než 20 cm se pohybovala na Trojmezné v rozmezí od 3 000 až po 21 000 jedinců na hektar, na Březníku pak od 2 000 do necelých 8 000 jedinců na hektar. Na Trojmezné, v roce odumření mateřských porostů, tvořily největší podíl jednoleté semenáčky smrku. Jejich početnost se lišila i mezi jednotlivými plochami. Mezi plochami se lišila i výšková struktura zmlazení. Obecně lze říci, že převažovali jedinci malých výšek do 30 cm, početnost vyšších jedinců výrazně klesala. Výjimku tvořila plocha P5, kde byl značný podíl i vyšších jedinců nad 1 m. Zmlazení na plochách nebylo rozmístěno rovnoměrně, ale tvořilo shluky na příznivých mikrostanovištích. Na Trojmezné byly nejvíce preferovanými stanovišti ležící kmeny a mechorosty. V oblasti Březníku se nejvíce jedinců nacházelo v okolí stromů a pahýlů (mikrostanoviště pata stromu) a také na ležících kmenech a v mechorostech. Preference mechorostů byla největší právě u jednoletých semenáčků, které na některých plochách v roce odumření porostů zcela dominovaly. Největší hustota zmlazení s ohledem na pokryvnost substrátu byla na tlejícím dřevě, na Trojmezné se jednalo o ležící kmeny, v oblasti Březníku převažovala především na pahýlech. V těchto porostech došlo totiž v minulosti k těžbě a nenachází se zde tolik ležících kmenů jako na Trojmezné.

Složení vegetace odpovídala typickým kyselým horským smrččinám, kdy největší pokryvnost tvořily mechy, dále se vyskytovaly druhy *Vaccinum myrtillus*, *Luzula sylvatica*, *Oxalis acetosella*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis villosa* a kapradiny *Athyrium alpestre* a *Dryopteris dilatata*.

- *Jak se mění početnost a charakter obnovy v prvních letech po odumření mateřských porostů? Jaká je jejich mortalita mezi jednotlivými roky měření? Jak se mění mortalita zmlazení podle jednotlivých typů mikrostanovišť a podle věku a výšky zmlazení?*

V průběhu sledování došlo k poklesu početnosti zmlazení na všech plochách, avšak mortalita se během sledování měnila, nejvyšší byla v prvním roce sledování, kdy odumřelo nejvíce jednoletých semenáčků, které měly na obnově na některých plochách značný podíl. Mortalita zmlazení se významně lišila podle jeho výšky. Na Trojmezne dosahovala mortalita zmlazení v kategorii do 10 cm 66%, toto vysoké číslo je dáno velkým podílem jednoletých semenáčků, u kterých byla mortalita 95%. Oproti tomu na Březníku, kde malé semenáčky neměly takový podíl, dosahovala mortalita menších hodnot (35 a 22 % mezi roky 2009/2010 a 2010/2011). U jedinců nad 10 cm se mortalita pohybovala kolem 5 % na Trojmezne, na Březníku pak kolem 10 %. Rozdíl je způsoben tím, že na Trojmezne se vyskytovalo více odrostlejších jedinců, kteří odumírají jen minimálně. Mortalita se lišila také podle mikrostanoviště a to zejména u nejmenších jedinců (do 10 cm). Největší úbytek byl v kategorii ostatní (49 % za období 2009/2011), kam byly sloučeny především trávy, a dále v kategorii mech a hrabanka. Nejmenší zjištěná mortalita byla na pahýlech, za období 2009/2011 odumřelo 14 % jedinců rostoucích na tomto stanovišti. Výjimečnost pahýlů byla potvrzena i modelem přežívání jedinců v závislosti na výšce a mikrostanovišti. Na hrabance, mechu a ležících kmenech byl průběh přežívání obdobný, obrovský úbytek byl u zmlazení do 20 cm, pak se mortalita výrazně snížila. U pahýlů tomu bylo zcela odlišně. Malí jedinci přežívali velmi dobře na pahýlech, jejich mortalita se zvýšila až s postupující výškou, což je pravděpodobně způsobenou konkurenčními boji díky značné hustotě zmlazení na tomto substrátu. Právě na mikrostanovišti pahýl a ležící kmen byl index vnitrodruhové kompetice největší.

- *Jaký je podíl banky zmlazení, která se uchytila ještě před odumřením mateřských porostů, na současné obnově v porostech deset let po odumření mateřského porostu.*

Banka zmlazení uchycená ještě před rozpadem porostů má významnou roli pro následnou obnovu lesů. V námi zkoumaných porostech tvořilo toto zmlazení 34 %. Na základě analýzy věku zmlazení, výška jedinců, kteří se uchytili v roce odumření porostu, tedy před 11 lety, se pohybovala v rozmezí 76 – 116 cm. Vytváření banky zmlazení je součástí dynamiky horského smrkového lesa. Pokud v kontinuálním vývoji dojde k rozpadu původního porostu, banka zmlazení má náskok před konkurencí bylinné vegetace a zajišťuje tak včasnou obnovu porostu.

- *Má typ mikrostanoviště vliv na výškový přírůst zmlazení a jak se mění výškový přírůst vlivem rozpadu horního stromového patra?*

Naše výsledky potvrdily rozdílný výškový přírůst podle typu substrátu. S rostoucí výškou zmlazení se také zvyšovala velikost přírůstu. Závislost výškového přírůstu na typu mikrostanoviště byla prokázána u zmlazení do výšky 50 cm. U nejmenších jedinců do výšky 10 cm se statisticky významně lišil pouze přírůst u zmlazení mezi mikrostanovišti mech a hrabanka (největší přírůst na mikrostanovišti hrabanka). Nejmenší výškový přírůst u zmlazení o výšce 10 – 50 cm byl zaznamenán na pahýlu. To by mohlo být způsobeno vysokou hustotou zmlazení na tomto stanovišti. Jedinci si s rostoucí výškou více konkurují o vodu a živiny a větší jedinci zastíňují menší, čímž snižují jejich výškový růst. Tím se vysvětluje i fakt, že s rostoucí výškou se zvyšuje i mortalita na tomto mikrostanovišti.

Vlivem rozpadu horního stromového patra došlo ke zlepšení světelných podmínek příhodných pro růst zmlazení, avšak v našem případě nebylo zaznamenáno žádné statisticky významné zvýšení výškového přírůstu. To by mohlo být způsobeno náhlou změnou podmínek (teplota, světlo) po rozpadu zápoje, která může vyvolat silný fyziologický stres na přítomnou obnovu a zvýhodnit tak rozvoj bylinného patra.

Analýza struktury čerstvě odumřelých porostů prokázala jejich vysokou biologickou hodnotu, přestože se textura a struktura liší od všeobecného modelu přirozeného lesa. Zkoumané porosty mají čistě mimoprodukční funkci, nachází se v prvních zónách národního parku, proto produkce dřeva není jejich cílem. Ve studovaných porostech se nachází relativně vysoký objem tlejícího dřeva v různých formách a fázích rozpadu. Pokud ponecháme porosty

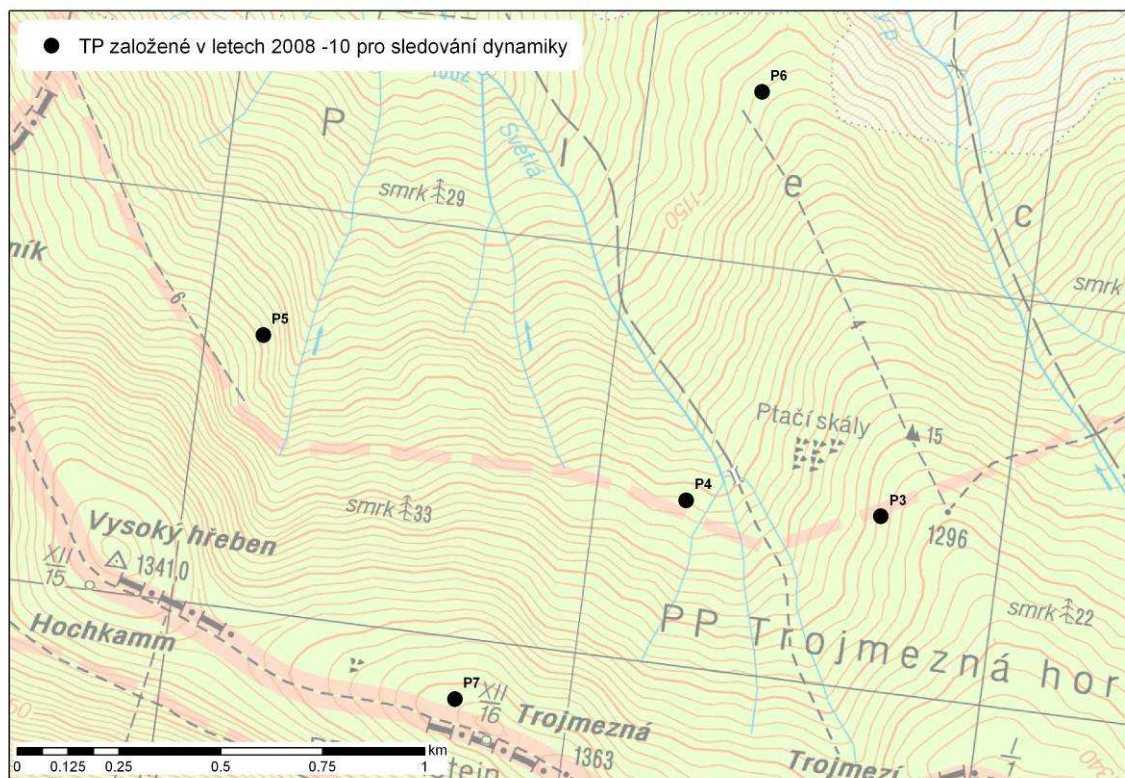
samovolnému vývoji, přirozenými procesy, jako jsou například samoproředování a menší narušení korunového zápoje, se vytváří různorodější struktura a vzniká tak dostatečné množství tlejícího dřeva, které se postupem času stává vhodným substrátem pro přirozenou obnovu. Naše výsledky potvrzují význam tlejícího dřeva pro úspěšnou obnovu lesů po velkoplošných disturbancích. Tlející dřevo hraje významnou roli při uchycování, růstu i přežívání jedinců obnovy. Zajišťuje přítomnost banky zmlazení ještě před rozpadem porostů a urychluje tím tak obnovu porostů a zaručuje kontinuitu vývoje lesa v případě narušení vichřicí nebo lýkožroutem smrkovým a následného rozpadu horního stromového patra. Průběh obnovy po disturbanci ovlivňován stavem porostů ještě před narušením.

Příklad vývoje zkoumaných porostů za posledních několik let uvedený v této práci by mohl být použit k úpravě plánů hospodaření zejména v lesích, kde produkce dřeva není primárním a dlouhodobým cílem. Způsob hospodaření by tak lépe vyhovoval požadavkům ochrany přírody. V těchto plánech by měl být les chápán, jako komplexní ekosystém nikoliv pouze jako živé stromy. Pokud porosty necháme jejich přirozenému vývoji, podpoříme tak struktury a druhy důležité pro ochranu biodiverzity. Přirozené disturbance vedou k heterogenitě porostů na rozdíl od asanačních zásahů, které představují pro lesní ekosystém mnohem větší zásah a vytvářejí homogenní umělé podmínky rozsáhlých holých ploch.

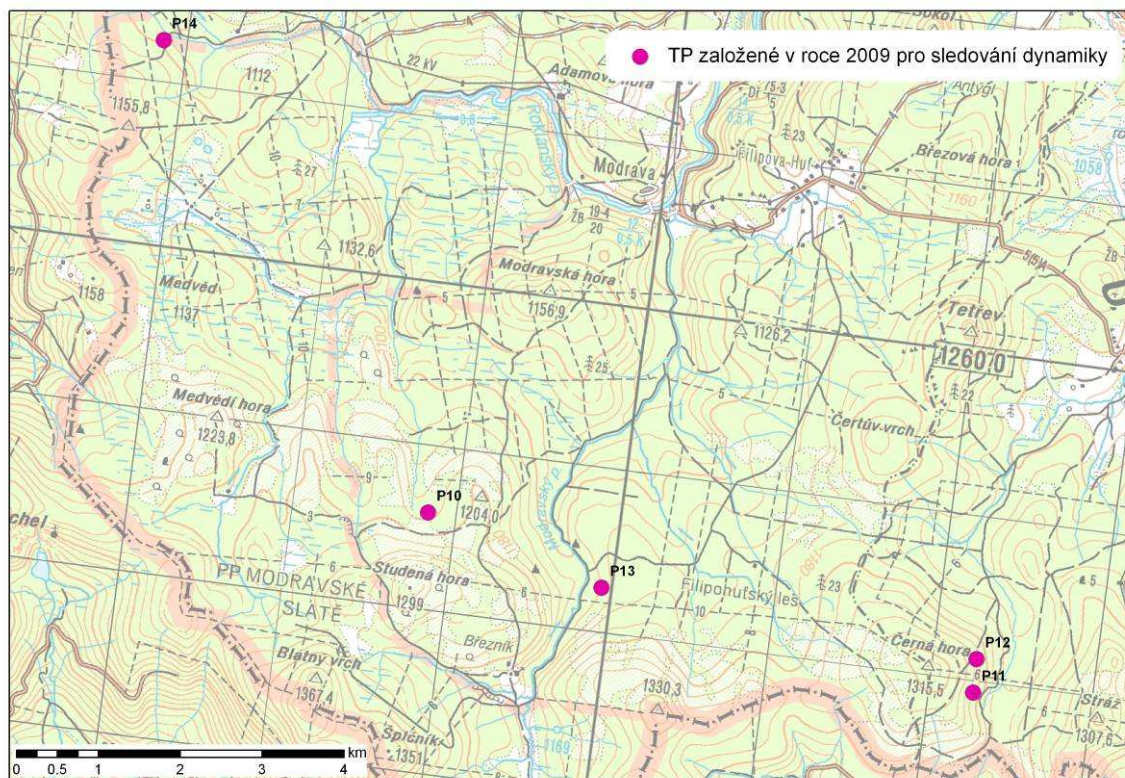
Při tradičních postupech hospodaření v horských lesích dochází k odstraňování tlejícího dřeva, které má velký význam pro úspěšnou obnovu lesa. Dobrým příkladem jsou rozdíly v početnosti obnovy na našich dvou lokalitách. Na Březníku, kde bylo tlejícího dřeva podstatně méně (těžba v minulosti), byla i výrazně nižší početnost zmlazení než v případě Trojmezne. Tlející dřevo značně zvyšuje biodiverzitu ekosystému. Při odstranění tohoto substrátu z porostu se hodnota biodiverzity snižuje o obrovské množství organismů přímo či nepřímo na něj vázaných. Nízké množství tlejícího dřeva výrazně snižuje početnost banky zmlazení, která má zásadní význam pro úspěšnou obnovu lesů po disturbancích. Lépe se obnovovaly porosty, v kterých v minulosti nedocházelo k intenzivním hospodářským zásahům. Studované porosty a porostní struktura jsou ideálním příkladem lesů s přirozeným charakterem, které se samovolně obnovily po velkoplošné disturbanci. Deset let po odumření horního stromového patra probíhá v těchto lesích kontinuální vývoj s dostatečným počtem jedinců zmlazení. Naše výsledky napovídají, že smrk i jeřáb jsou na vývoj po velkoplošných disturbancích adaptováni.

8. PŘÍLOHY

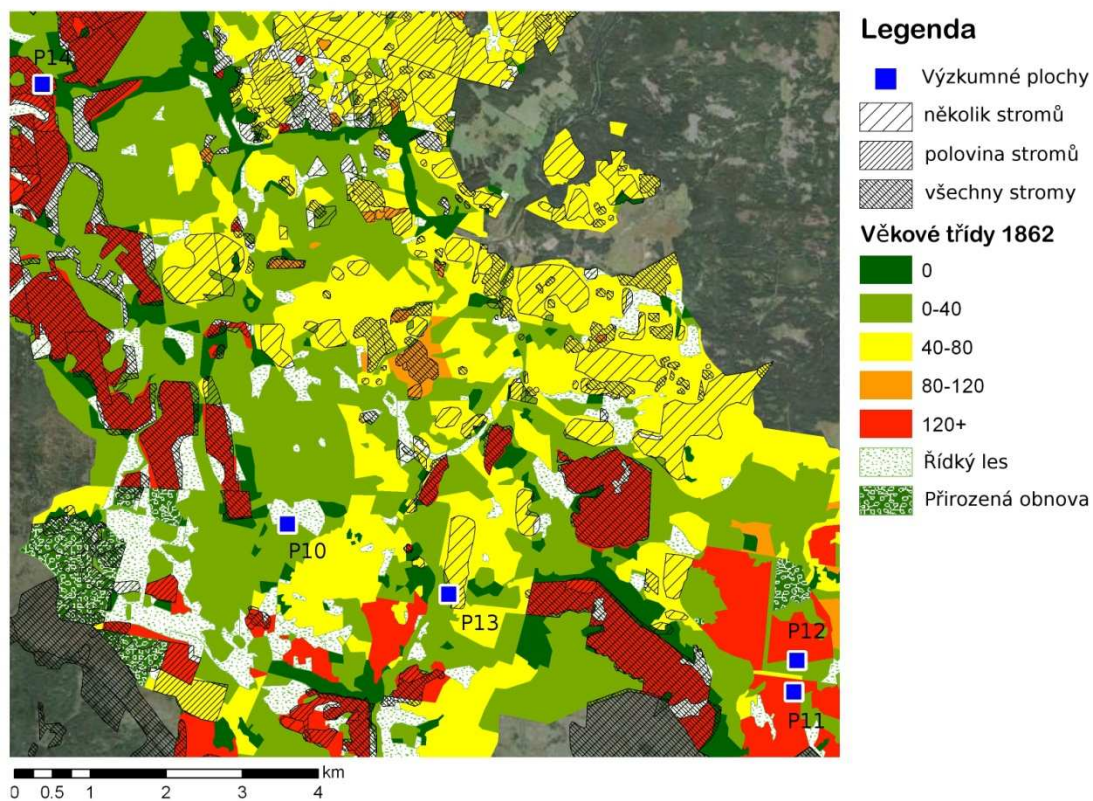
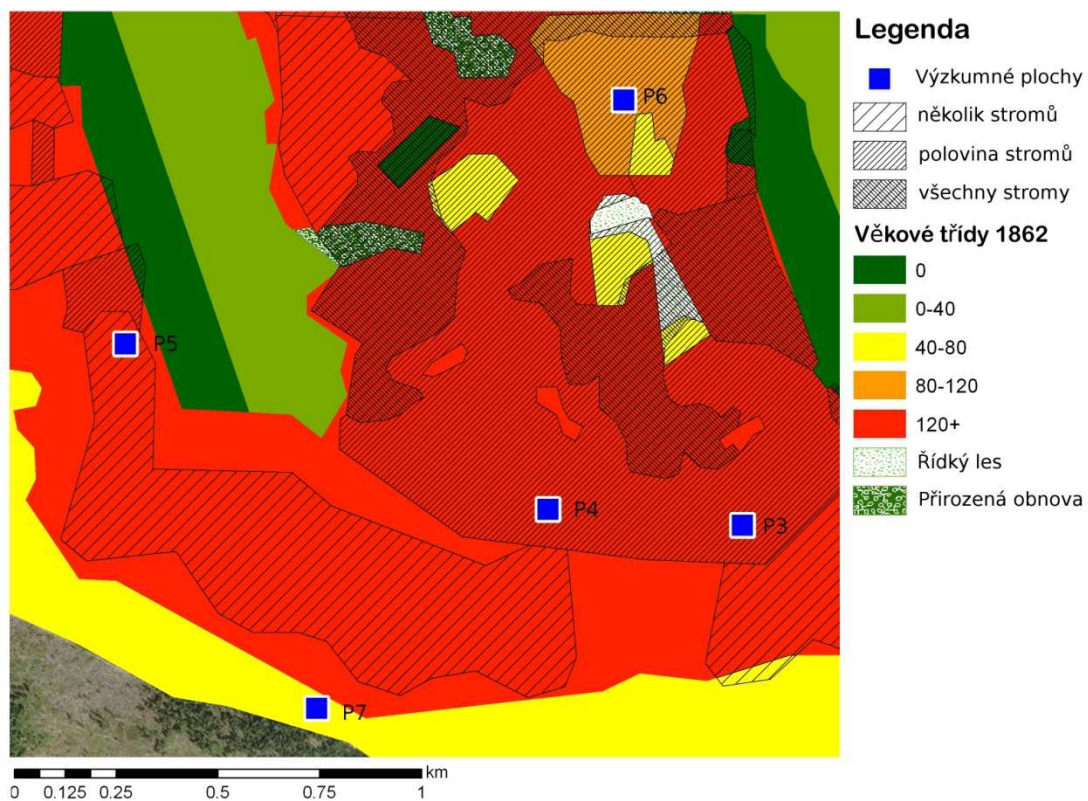
Příloha 1: Plochy založené v oblasti Trojmezí. Plochy P3-6 byly založeny v roce 2008, plocha P7 byla založena v roce 2009.



Příloha 2: Plochy založené v roce 2009 v oblasti Břežníku.



Příloha 3. Historická mapa věkového rozdělení porostů v roce 1862 (barvy) a se stupněm poškození porostů následujícím po vichřici 1862 (šrafy). První mapa je pro oblast Trojmeznou, druhá pro Březník. Výzkumné plochy 50 x 50 m jsou zobrazeny modrými čtverečky.



Příloha 4. Plocha P5, Trojmezna 2007.



Příloha 5. Plocha P6, Trojmezna 2007.



Příloha 6. Vyznačení trvalé sítě 0,5 x 0,5 m pro sledování dynamiky obnovy, plocha Trampus 10, 2009.



Příloha 7. Přirozené zmlazení na ležícím kmeni, Březník 2008.



Příloha 8. Plochy deset let po odumření způsobeném lýkožroutem smrkovým, Březník, 2008.



Příloha 9. Měřicí tým, Březník, 2008.

