

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ

Katedra pěstování lesů



Dynamika horského smrkového lesa se zaměřením na vývoj přirozené obnovy

Dynamics of mountain spruce forest focused on natural regeneration development

Disertační práce

Obor: Pěstování lesa

Školitel: prof. Ing. Miroslav Svoboda, PhD.

Vypracoval: Ing. Jaroslav Červenka

Praha 2016

Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma:

Dynamika horského smrkového lesa se zaměřením na vývoj přirozené obnovy

vypracoval samostatně pod vedením prof. Ing. Miroslava Svobody, Ph.D. Zároveň stvrzuji, že jsem všechny použité literární prameny a publikace uvedl v seznamu použité literatury.

V Kašperských Horách dne 28. 5. 2016

podpis studenta

We only preserve what we love. We only love what we understand. We only understand what we study.

Baba Dioum

Poděkování:

Rád bych poděkoval všem, kteří mi během studia a psaní práce pomáhali. Velké díky patří mému školiteli prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D. za odborné vedení a užitečné rady během vzniku disertační práce. Dále bych chtěl poděkovat především Ing. Radkovi Bačemu, Ph.D. za spoustu času stráveného v terénu, cenné rady, časté diskuze a připomínky související s touto prací. Dále bych chtěl poděkovat Magdě Pospíšilové a Marianu Rojíčkovi za pomoc při sběru dat. V neposlední řadě patří velké díky Jitce Zenáhlíkové za morální podporu, podporu při sběru dat, podnětné připomínky a pomoc při finální úpravě textů. Děkuji celé svojí rodině za pochopení a vytvoření potřebného zázemí.

Abstrakt:

Disturbance hrají nezastupitelnou roli v dynamice lesních ekosystémů. Avšak jejich přesné důsledky nejsou v oblastech horských smrčín střední Evropy zcela objasněné. V roce 2007 se přes území Národního parku Šumava přehnal ničivý orkán Kyrill, který nastartoval kůrovcovou disturbancí a následné velkoplošné odumírání horního stromového patra v této oblasti. Tato práce využívá této skutečnosti a zabývá se rozpadem a strukturou porostů po disturbanci, početností a strukturou přirozené obnovy a dále řeší především dynamiku přirozené obnovy smrku ztepilého (*Picea abies*) na ležících kmenech. Porovnává narušené porosty (NP Šumava) s oblastí bez narušení (CHKO Jeseníky). Zaměřili jsme se na změnu početnosti zmlazení po disturbanci a vliv vlastností tlejících kmenů na tuto změnu. V oblasti Trojmezenského pralesa činila mortalita mateřského porostu 99 %, bylo nalezeno několik málo stromů, které kůrovcovou gradací přežily. Jednalo se především o potlačené stromy s průměrem kolem 10 cm. Živé stromy (DBH>7 cm) dosahovaly hustoty 16 ks/ha. Množství tlejícího dřeva se zvýšilo 2,5 násobně (v porovnání se stavem před 10 lety) a jednu třetinu tvořily ležící kmeny. V porostech byla nalezena pouze obnova smrku ztepilého (*Picea abies*) a jeřábu ptačího (*Sorbus acuparia*). Zmlazení se zde vyskytovalo v dostatečných počtech, především na mikrostanovištích mech (32 %), tlející dřevo (27 %) a pata stromu nebo souše (28 %). Zmlazení smrku uchycené před disturbancí (banka zmlazení) zaujímalo celkově 88 %. S rostoucí nadmořskou výškou se vyskytovala celkově nižší více homogenní obnova. Nejlepší podmínky pro obnovu poskytují kmeny velkých dimenzí, kmeny rozkládané bílou hnilobou způsobenou václavkou (*Armillaria spp*) nebo ohňovcem ohraničeným (*Phellinus nigrolimitatus*). Naopak kmeny rozkládané troudnecem pásovaným (*Fomitopsis pinicola*) nejsou pro obnovu příliš vhodné. Při porovnání změny početnosti obnovy na ležících kmenech v narušené a nenarušené lokalitě jsme pozorovali výrazný nárůst v narušené oblasti (o 33 %). Největší nárůst byl pozorován v nejnižších výškových kategoriích na kmenech větších dimenzí. Tři roky po odumření horního stromového patra se efekt silné disturbance na odrůstání a přežívání obnovy na ležících kmenech neprojevil.

Klíčová slova: Disturbance, přirozená obnova, tlející dřevo, smrk ztepilý, *Picea abies*, lýkožrout smrkový

Abstract

Disturbances have a major impact on the dynamic of forest ecosystems. However, there is lack of its exact consequences for mountain spruce forests in Central Europe. In 2007 heavy windstorm damaged a lot of stands in Šumava NP, subsequent bark beetle outbreak resulted in a large-scale dieback of spruce stands in this area. We took advantage of this opportunity. This study is focused on disintegration and structure of stands after the severe disturbance and in next step is focused on density and structure of natural regeneration in these stands. In addition we dealt with spruce regeneration (*Picea Abies* (L.) Karst.) on decaying logs. We compared two localities, disturbed (NP Šumava) and undisturbed site (CHKO Jeseníky). We concentrated on the change in saplings densities and on impact of decaying logs characteristic on this change. Finally we wanted to determinate impact of decaying logs characteristic on density of spruce regeneration. In area of Trojmezna we recorded 99 % mortality of parent stands. We founded only a few of adult tress which survived the disturbance, in addition we found several new trees, most of them with diameter about 10 cm. Live trees (DBH > 7 cm) reach density 16 trees per ha. The amount of dead wood was 2.5 times higher than before 10 years, one third were lying logs. Only natural regeneration of Norway spruce and rowan (*Sorbus acuparia* L.) was founded. Regeneration recruitments occurred in sufficient numbers, mostly on mosses (32 %), dead wood (27 %) and the nearest neighbourhoods of living mature trees or snags (28 %). Advance regeneration occupied 88 % of all regeneration. The density of individuals was similar along the elevation gradient. But in lower elevation of study area was situated higher regeneration recruitment then in the higher parts. With increasing elevation gradient regeneration was more homogenous in height and was lower. Best conditions for spruce regeneration provides logs with the largest diameters and logs with presence of white fungi *Armillaria spp.* or *Phellinus nigrolimitatus*. On the other hand logs with presence of *Fomitopsis pinicola* do not provide a suitable microsite for saplings. When we compare change in regeneration density on dead wood between the disturbed and undisturbed site, our results show significant increase in regeneration density at disturbed site (by 33 %). The increased regeneration density observed at the disturbed site was mostly associated with the smallest saplings on logs with the largest diameters. Three years after death of the parent stands no significant effect was recorded on the growth rate and survival of established spruce saplings on dead wood.

Key words: Disturbance, natural regeneration, dead wood, Norway spruce, *Picea abies*, Bark beetle

OBSAH

1. ÚVOD.....	7
2. LITERÁRNÍ REŠERŠE.....	8
2.1. Disturbance	8
2.2. Dynamika přirozené obnovy.....	8
2.3. Rozdíly ve vývoji na disturbované ploše a na vytěžené holině	11
2.4. Vhodnost jednotlivých mikrostanovišť pro obnovu smrku.....	12
2.5. Počty přirozené obnovy pro zachování funkcí lesa	14
2.6. Tlející odumřelé dřevo.....	15
2.6.1. Význam tlejícího dřeva pro přirozenou obnovu smrku.....	15
2.6.2. Význam tlejícího dřeva pro biodiverzitu.....	16
2.6.3. Kvantitativní a kvalitativní vlastností tlejícího dřeva.....	17
2.6.3.1. Stupeň rozkladu	17
2.6.3.2. Rozměr tlejícího dřeva.....	20
2.6.3.3. Mechy	20
2.6.3.4. Kůra	21
2.6.3.5. Typ hniloby a jejich vliv na početnost zmlazení	21
3. CÍLE PRÁCE	23
4. METODIKA.....	24
4.1. Popis zájmového území	24
4.2. Sběr dat	28
4.3. Zpracování dat	32
5. VÝSLEDKY.....	34
5.1. Článek 1	35
5.2. Článek 2	57
5.3. Článek 3	74
5.4. Článek 4	84
6. SHRNUTÍ VÝSLEDKŮ	93
7. LITERATURA.....	98

1. ÚVOD

V České republice potažmo ve střední Evropě se zachovalo pouze malé množství původních horských smrkových lesů. Dynamika a obnova těchto ekosystémů je v současné době velmi aktuálním tématem především proto, že většina předchozích studií se zabývala převážně dynamikou nenarušených porostů (VRŠKA et al. 2001, HOLEKSA et CYBULSKI 2001). V závislosti na nových poznacích se postupně mění celkové chápání a pohled na tuto problematiku.

Ve středoevropském kontextu byly rozsáhlé disturbance horských smrkových lesů hodnoceny jako nepřirozené, způsobené komplexním působením člověka. Větší důraz byl kladen na strukturu porostů a dlouhodobá dynamika a především role disturbancí byly často přehlíženy. V současné době jsou právě tyto náhledy na fungování jednotlivých ekosystémů kritizovány a tvrzení o dlouhodobé stabilitě daných ekosystémů jsou diskreditovány moderními přístupy, které říkají, že ekosystémy rozhodně nejsou statické a změna je jejich nedílnou a nepostradatelnou součástí (MORGAN et al. 1994, KULAKOWSKI et BEBI 2004). Disturbance jsou klíčovým faktorem v dynamice nejen přirozených lesů (FRELICH 2002), ale i ostatních ekosystémů po celém světě (SOUSA 1984). Zároveň jsou faktorem umožňujícím vznik důležitých biotopů pro četné druhy organizmů, jako je např. tlející dřevo (FRANKLIN et al. 2002).

Stále existují dohady, jak postupovat v případech managementu jednotlivých ekosystémů. Tyto dohady pramení z nedostatečné znalosti jejich dynamiky. Disturbance se liší jak ve svých četnostech, tak svých intenzitách (SOUSA 1984), proto nemůžeme s jistotou predikovat jejich výskyt a následný vývoj. Je však zřejmé, že tradiční lidské zásahy, jimiž se pokoušíme učinit ekosystémy více předvídatelnými a spolehlivějšími tím, že snížíme rozsah jejich přirozené variability, ve většině případů vedou ke snížení odolnosti a obvykle mohou způsobit nežádoucí a nepředvídatelné ekologické následky (KULAKOWSKI et BEBI 2004).

Tato práce si přeje přispět k lepšímu porozumění fungování dynamiky lesních ekosystémů v horských smrkových lesích centrální Evropy, podrobněji se zabývá problematikou přirozené obnovy a jejím vývojem před a po disturbanci.

2. LITERÁRNÍ REŠERŠE

2.1. Disturbance

Disturbance, neboli narušení lesních porostů přirozeného charakteru, v současné době již nechápeme jako něco škodlivého či nežádoucího. Naopak disturbance jsou brány jako hybná síla dynamiky přirozených ekosystémů (FRELICH 2002). Jejich intenzita, frekvence a prostorové uspořádání pak hrají klíčovou roli v dynamice obnovy horského smrkového lesa (TAKAHASHI et al. 2001).

Po celém světě existují různé typy disturbancí. V podmínkách střední Evropy ve větším měřítku absentuje výskyt takových disturbancí jako je oheň, mnohem častější je výskyt narušení v podobě větrných bouří (SCHELHAAS et al. 2003) a gradace podkorního hmyzu (KULAKOWSKI et BEBI 2004). Silný vítr hraje důležitou roli v dynamice původních lesů. Běžným jevem jsou vývraty, kdy se strom vyvrátí i s kořenem, a polomy, kde dochází ke zlomení kmene. Vítr také funguje jako spouštěcí mechanismus pro vznik gradace podkorního hmyzu, především lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*; GROMSTEV 2002). Gradace tohoto hmyzu je pak schopna narušit mnohem větší plochu, než která byla narušena bořivými větry.

Lýkožrout smrkový je považovaný za nejnebezpečnějšího škůdce pro dospělé smrkové porosty v celé Euroasii (WERMELINGER 2004), především však v lesích náchylnějších k narušení, tzn. v lesích využívaných, ovlivněných a pozměněných lidským faktorem (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004). Avšak z pohledu ekologických hodnot, v přírodních a nedotčených lesích, je *Ips typographus* považován za ekosystémového inženýra. V některých studiích je označován jako klíčový druh, kdy je nástrojem pro přirozenou obnovu lesa, navrácí porostům přirozený charakter a má pozitivní vliv na zvyšování biodiverzity v ekosystémech (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, MÜLLER et al. 2008).

2.2. Dynamika přirozené obnovy

Druhová skladba porostů horských smrčín v oblastech Střední Evropy je velmi jednoduchá, vyskytují se zde dvě hlavní dřeviny, dominantní dřevinou je smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) Karst.), vtroušeně se pak vyskytuje jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia* L.).

Procesy přirozené obnovy jsou velice pomalým, dlouhodobým a těžko předvídatelným fenoménem dynamiky lesa (SCHÖNENBERGER 2002). Tyto procesy jsou závislé na mnoha faktorech, mezi které se řadí stanovištní podmínky, charakteristiky mateřského porostu (DIACI et al. 2005), historický vývoj daného území a vliv býložravých savců (PALUCH 2005).

V oblastech středoevropských subalpínských smrčín je navíc situace ztížena podmínkami, které mohou být limitující pro přirozenou obnovu. Převládá zde drsné horské klima, jako jsou nízké teploty, velmi silné větry a vysoká vrstva dlouhotrvající sněhové pokrývky (BRANG et al. 2001, CUNNINGHAM et al. 2006). Úspěšnost přirozené obnovy v těchto porostech závisí na dostatečném počtu plodných stromů, dostatečně častém výskytu semenné úrody a vhodném stavu půdního povrchu pro vyklíčení a odrůstání semenáčků (KORPEL 1991). Klíčení semen není jednoduchým procesem, jen u malého procenta semen v subalpínských horských lesích dochází k vyklíčení a k možnosti vzniku nových semenáčků (NILSSON et al. 2002). Faktory potřebné pro úspěšné vyklíčení semen jsou především teplota a vlhkost. Teplota mezi 15-20°C je označována za optimální pro klíčení semen smrku, teplota pod 15°C pak může mít inhibiční účinky (OHLSON et ZACKRISSON 1992). Nedostatečná vlhkost má pak prokazatelně negativní vliv na klíčení semen (HANSEN 2002). Za dva nejdůležitější faktory pro následné odrůstání semenáčků v těchto podmínkách jsou považovány světlo a teplo (HOLEKSA et al. 2007). Nedostatek slunečního záření může být limitujícím prvkem úspěšné obnovy (DIACI et al. 2005). Množství dopadajícího světla a tepla na úroveň bylinného patra ovlivňuje především stupeň korunového zápoje (MAYER et al. 2004). Hustota mateřského porostu má pak selekční vliv na stav přirozené obnovy.

Výškové rozdělení spolu s malou hustotou přirozené obnovy v těchto oblastech naznačuje, že uchycování nových jedinců v subalpínských lesích není kontinuálním procesem ani ve velkém měřítku. Právě díky menší hustotě zmlazení, které se navíc nachází ve shlucích na příznivých mikrostanovištích (BAČE 2009, HEURICH 2009), nemusí vznik menších mezer v zápoji znamenat dostatečný přísun světla, který je nutný pro kvalitní odrůstání (BAIER et al. 2007). K úspěšnému růstu a přežívání smrku ve vyšších nadmořských výškách je nutný přímý dopad slunečního záření. Difuzní záření není v těchto podmínkách dostatečné (BRANG 1998). Tento fakt poukazuje na to, že vznik menších mezer v zápoji odumřením jednotlivých stromů má méně významnou roli pro tyto typy lesů (HOLEKSA et al. 2007). Subalpínské smrkové lesy se zdají být spíše formovány

systémem velkoplošných narušení, která zajistí dostatečný přísun světla pro odrůstání zmlazení, vzniklého před samotnou disturbancí (HOLEKSA et al. 2007).

Smrk ztepilý je dřevinou, která si není schopna vytvářet banku semen (GREEN et al. 1999). Na druhou stranu se velmi dobře uchycuje v zástinu, kde je schopen dlouhodobého přežívání pod vlivem mateřského porostu (ILISSON et al. 2007), i když se jedná o druh, který ke svému růstu potřebuje dostatek světla (BAIER et al. 2007). Díky této schopnosti si průběžně vytváří banku zmlazení, která je schopná v případě narušení mateřského porostu postupným vývojem zaujmout roli horní etáže (GREEN et al. 1999). S velkoplošným narušením se výrazně mění podmínky pro přirozenou obnovu. Vývoj zmlazení na plochách narušených větrnou disturbancí je především závislý na klimatických podmínkách a vývoji bylinné vegetace (RAMMIG et al. 2006). Tato banka zmlazení, která roste v zástinu mateřského porostu, má dostatečný čas k vytvoření potřebného růstového náskoku před nárůstem bylinné vegetace. K nárůstu bylinné vegetace dochází téměř okamžitě po otevření korunového zápoje (WOHLGEMUTH et al. 2002). Tato bylinná vegetace má negativní vliv především na úspěšné přežívání a odrůstání nově uchycených jedinců (KUPFERSCHMID 2003, JONÁŠOVÁ et PRACH 2004), semenáčky svádějí konkurenční boj o světlo, vodu, živiny a prostor (NILSSON et al. 2002). Kobercovité porosty travní vegetace, které v podmínkách subalpínského lesa vytváří především *Calamagrostis villosa*, jsou pak prakticky nepřekonatelnou překážkou pro úspěšný růst těchto nejmladších jedinců smrku (DIACI et al. 2005). Na mikrostanovištích, kde převládají vyšší trávy, se semenáčky nevyskytují vůbec, nebo pouze v malém množství (WOHLGEMUTH et al. 2002). Odrostlejší zmlazení je již mnohem více stabilní, s rostoucí výškou jsou semenáčky více odolné k přísušku, jsou více konkurenceschopné v boji o světlo a živiny a lépe se vyrovnávají s případným mechanickým nebo biologickým poškozením (HANSSEN 2003, GRASSI et al. 2004).

Jeřáb ptačí tvoří pouze minoritní část porostů horských smrčín, přesto má velký význam pro druhově chudé supalpínské lesy (HOFGAARD 1993, NOVÁKOVÁ et EDWARDS-JONÁŠOVÁ 2015). V minulosti byl velmi často považován za pionýrský druh využívající narušená stanoviště ke svému růstu. Současné studie však ukazují, že jeřáb se nechová úplně jako pionýrská dřevina. V subalpínských lesích je totiž závislý na uchycení dostatečného počtu jedinců obnovy před narušením horního stromového patra (ŽYWIEC et LEDWOŃ 2008), zmlazení jeřábu je stín tolerantní a často tvoří důležitou složku podrostu (ZEBRE 2001). Díky tomu jeřáb získává výškový náskok a je tak

konkurence schopný oproti bylinné vegetace, která reaguje výrazným nárůstem po přísunu světla (FISCHER et al. 2002). Jeřáb je schopen tvořit rychle a poměrně často nové kořenové výhony, původní jedinec může být velmi rychle nahrazen novým (ŻYWIEC et LEDWOŃ 2008), díky tomu je schopen přečkat i delší období v zástínu. Prostorové rozmístění jeřábu je odlišné od smrku. Což je běžný jev u druhů, jejichž semena jsou roznášeny zvířaty, zejména ptáky (CLARK et al. 1998; McEUEEN et CURRAN 2004). Semena jeřábu jsou nečasteji roznášena skrze trávicí trakt ptáků, proto se nejvíce semen nachází u bází kmenů, na kterých ptáci řadují a kde je také nejmenší konkurence bylinné vegetace (ŻYWIEC et LEDWOŃ 2008).

Okus spárkatou zvěří je nejčastější příčinou poškození obnovy smrku, ale především jeřábu (STREIT et al. 2009). To je jedním z důvodů, proč tyto dřeviny, především jeřáb, přetrvávají v podrostu smrkových porostů bez výrazného výškového přírůstu. Po uvolnění dochází k rychlejšímu odrůstání smrku i jeřábu, obě dřeviny jsou tak schopné uniknout limitujícímu okusu spárkaté zvěře (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, ŻYWIEC et LEDWOŃ 2008).

2.3. Rozdíly ve vývoji na disturbované ploše a na vytěžené holině

Vývoj vegetace se liší podle typu disturbance, případně managementu. Jak už bylo zmíněno, rozvoj vegetace má velký vliv na rychlost obnovy lesa. Pokud se jedná o disturbance větrnou, tak na obou typech ploch (plochy ponechané bez zásahu X asanovaná holina), dochází k nárůstu pionýrských druhů (FISCHER et al. 2002). Na asanovaných holinách dochází na většině území do 5 let k dominanci přítomných pionýrských druhů (jak bylin, tak dřevin). Naopak na plochách ponechaných bez zásahu se po 5 letech stává opět dominantní smrk. V tomto případě se neprojeví změna ve složení bylinné vegetace, ale v jeho zastoupení a vitalitě (KOOIJMAN et al. 2000). Na vyklizené ploše z dřevin dominuje bříza, smrk se zde vyskytuje zřídka. Malé zastoupení smrku, je zde způsobeno tím, že při vyklizování dochází k poškození velké části banky zmlazení smrku. Rozdíl ve vývoji obou ploch je dán různým stupněm narušení půdy. Na nedotčené ploše nedochází k takovému narušení půdy, proto se zde udržuje původní vegetace (výjimku tvoří narušená půda po vývratech). Oproti tomu na plochách, kde byla půda narušena ve velké míře, může být otevřený půdní povrch obsazen rostlinami, které vyklíčí

z půdní banky semen právě v době, kdy pro ně nastaly příhodné podmínky (*Rubus*, *Juncus*), nebo se zde usídlí semena přenášená vzduchem (*Betula*, *Ephylobium*, FISCHER et al. 2002).

V případě odumření horního stromového patra po kůrovci není rozpad tak náhlý, stojící souše stále ještě cloní půdní povrch. BAUER (2002) zaznamenala během prvních třech let po odumření porostů jen malé změny ve složení a pokryvu vegetace. Na pokryvnost dominantních druhů (jako *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*) má pak vliv: půdní typ, poloha korun a tvar mikroreliefu. Přesto však po delším čase a zvýšeném přísunu světelného zářezení k rozvoji světlomilné vegetace dochází a to především trav. Mění se tak podmínky pro mezidruhovou kompetici. Při kůrovcové disturbanci nedochází k narušení půdy, proto pravděpodobně nedojde k rozvoji pionýrských druhů, jako je tomu při vichřicích nebo obnově na holinách. Podle studie VÁVROVÉ (2009) dochází na vlhčích stanovištích do tří let k poklesu pokryvnosti *Vaccinium myrtillus* a expanzi *Calamagrostis villosa*. Její dominance se však bude díky klesající půdní vlhkosti snižovat, až ji převezme *Avenella flexuosa*, která později začne ustupovat díky snižování mocnosti organického F horizontu. Na suchých stanovištích dojde k rychlejší dominanci druhu *Avenella*. Vlivem světla dojde i k zvýšenému přírůstu zmlazení, které postupně začne nad vegetací převládat, až ji zcela zastíní. Dominance trav je tedy pouze přechodným jevem (VAN ROON 1993, FISCHER et al. 2002, VÁVROVÁ 2009).

Holiny jsou optimálním stanovištěm pro trávy (KOOIJMAN et al. 2000), proto zde probíhá obnova lesa přes pionýrskou fázi dřevin. V porostech ponechaných samovolnému vývoji, pokud je přítomna ve větším množství banka zmlazení, může zcela potlačit rozvoj travinné vegetace a přeskočit tak pionýrskou fázi v obnově nového lesa (FISCHER et al. 2002).

2.4. Vhodnost jednotlivých mikrostanovišť pro obnovu smrku

Ve vyšších nadmořských výškách není obnova smrku pravidelná, hustota zmlazení je zde podstatně nižší (WOHLGEMUTH et al. 2002, STREIT et al. 2009) a ve větší míře má spíše hloučkovitý charakter (BAIER et al. 2007, BAČE 2009, HEURICH 2009). To se vysvětluje tím, že různé stanovištní faktory mají významný vliv na regeneraci smrku. V těchto oblastech dochází k menšímu vzcházení semen a semenáčky potřebují hodně

světla ke svému růstu, zvláště na nepříznivých stanovištích (BAIER et al. 2007). Proto je smrk především v mladších fázích svého růstového vývoje fixován na taková mikrostanoviště, která mu poskytují příhodné podmínky pro jeho vývoj (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, ZIELONKA 2006b, BAIER et al. 2007, SVOBODA et al. 2010). Mikrostanoviště shrnuje jednotlivé nezaměnitelné charakteristiky prostředí s podmínkami a vlastnostmi stanoviště, na kterém se daný jedinec vyskytuje. Skládá se z nejbližšího okolí semen nebo semenáčků a jeho hlavními složkami je mikrorelief, humusová vrstva a přizemní vegetace (DIACI et al. 2005).

MORI et al. (2004) ve svých závěrech uvádí, že typ mikrostanoviště nemá vliv na klíčení semen. Nepravidelná struktura zmlazení pak vzniká s ohledem na to, že semena jsou sice schopna vyklíčit za příhodných teplotních a vlhkostních podmínek téměř na všech mikrostanovištích, avšak pouze na některých jsou schopna úspěšně přežít a odrůstat. Druh mikrostanoviště má tak zásadní vliv na počty, uchycování, odrůstání a mortalitu semenáčků smrku (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). Jako mikrostanoviště s největšími počty jedinců lze jednoznačně označit tlející dřevo a blízké okolí dospělých stromů, převážně v prostoru kořenových náběhů, toto mikrostanoviště se velmi často označuje jako pata stromu. V subalpinském lese se na tlejícím dřevě vyskytuje v mnohých případech více jak 40 % semenáčků z celkového nalezeného počtu, kdy tento substrát zabírá pouze zlomek celkové plochy (ZIELONKA 2006a, SVOBODA et al. 2010, BAČE et al. 2011). Velké množství semenáčků nalezených v blízkosti paty stromu si lze vysvětlit tím, že toto mikrostanoviště se nachází přímo pod zdrojem semen, dospělé stromy fungují jako tepelný akumulátor a svým nahříváním způsobují rychlejší odtávání sněhu v okolí. Semena vátá větrem po sněhové pokrývce se velmi snadno zachytávají a klíčí ve vzniklých prohlubních. V depresích často uvíznou i semena nesená proudem povrchové vody. Nově vzniklí jedinci jsou zde umístěni výše nad terénem, díky stínu mateřského stromu je zde menší konkurence okolní vegetace a zároveň jsou zde semenáčky zvýhodněny prodlouženou vegetační dobou, právě díky brzkému odtávání sněhu (MANDERSCHIED et MATZNER 1995). Dalšími vhodnými substráty pro uchycování semen smrku jsou hrabanka a mech (HANSEN 2003, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011), avšak po narušení korunového zápoje, dochází k velkému úbytku těchto substrátů v důsledku přísunu většího množství světla a s tím spojeným nárůstem bylinné vegetace (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). HARMON et FRANKLIN (1989) ve svých závěrech poukazují na schopnost smrku odrůstat v mechovém porostu mnohem lépe než ostatní dřeviny a bylinné druhy. Prospěšnost mechů pro uchycování potvrzuje i IJIMA

et al. (2007). Hrabanka je sice stanoviště vhodné pro uchycování semen smrku, ale na druhou stranu je třeba říci, že zde dochází k největší mortalitě zmlazení (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011), podobně jako je tomu u hustě rostoucích trav, kde se zmlazení nevyskytuje vůbec nebo v zanedbatelném množství (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, WOHLGEMUTH et al. 2002). V hustém travním porostu nejsou nově vzniklí jedinci zmlazení konkurenceschopní, mají zde nedostatek světla, kyslíku, prostoru a živin (NILSSON et al. 2002). Hrabanka je obecně považována za nepříliš příznivé stanoviště pro přežívání přirozeného zmlazení. Hlavními důvody může být rychlá evaporace a vysoké teploty, které v hrabance převažují zejména pod otevřeným zápojem (HANSEN 2003). Paradoxní je, že semenáčky smrku se velmi často uchycují právě na hrabance, chudé půdě bez humusové vrstvy, nebo na obnažených kamenech pokrytých vrstvou mechu. Tato mikrostanoviště jsou sice vhodná pro uchycování zmlazení, ale absolutně nevhodná pro následný růst a přežívání (TAKAHASHI 1994).

2.5. Počty přirozené obnovy pro zachování funkcí lesa

To, že horské smrkové lesy jsou schopné úspěšné obnovy po velkoplošné disturbanci, dokazuje mnoho studií (např. HEURICH 2009, JONÁŠOVÁ et PRACH 2004). V otázce množství přirozeného zmlazení nejsou důležité pouze samotné počty jedinců, ale především jejich výška a věk. Nejvíce náchylní k odumírání jsou totiž nejmenší a nejmladší jedinci zmlazení (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). Semenáčky přesahující výšku 0,2 m mohou být považovány za relativně dobrý základ pro novou generaci lesa (GUBKA 2006, HEURICH 2009). Na druhou stranu je třeba říct, že dokud semenáčky nedosáhnou výšky obvyklé sněhové pokrývky, stále může docházet k jejich odumírání (OTT et al. 1997). Zatloukal (2001) uvádí minimální počty jedinců vyšších než 0,2 m, které jsou potřebné pro zachování horského smrkového lesa, mezi 300-500 jedinci na ha. Data z monitoringu NPŠ mapující oblasti horských smrčín (Polom, Plesná, Třístoličník, Ždánidla, Plechý Smrčina, Kvildské a Modravské pláně) udávají průměrný počet 3 220 nalezených jedinců na ha (>0,2 m; ČÍŽKOVÁ et al. 2011). Heurich (2009) zjistil podobné počty v oblastech NP Bavorský les, který přímo navazuje na NP Šumava. Udává průměrnou hustotu zmlazení 4 502 jedinců hektar (>0,2 m). Je třeba zdůraznit, že se jedná o průměrné počty, tzn., že na některých místech se může nacházet zmlazení podstatně více, ale samozřejmě existují i místa, kde se zmlazení vyskytuje sporadicky. Počty nalezeného zmlazení by měly zaručit bezproblémovou obnovu těchto porostů bez lidského zásahu. Místa s menším počtem zmlazení, která budou zarůstat

podstatně pomaleji, pak mají nedocenitelnou váhu pro biodiverzitu světlomilných a saproxylických druhů hmyzu (MÜLLER et al. 2008), ale třeba i pro tetřeva hlušce.

2.6. Tlející odumřelé dřevo

Odumřelé ležící kmeny, odlomené větve, části roztráštěného dřeva, pařezy, pahýly nebo stojící souše, to vše označujeme jako odumřelé dřevo. V minulosti bylo ponechávání tlejícího dřeva v porostech bráno jako závažná chyba. Tento fakt byl zapříčiněn nedostatkem znalostí o tomto substrátu, který byl chápán jako spouštěcí mechanismus pro šíření onemocnění stromů, přemnožení hmyzích škůdců a šíření lesních požárů (ZHOU et al. 2007). Několik let výzkumu zaměřeného na zkoumání a poznávání tohoto substrátu mění současný pohled na tuto problematiku. Výsledky ukazují na nedocenitelnou roli tlejícího dřeva v koloběhu živin (HOLUB et al. 2001), v dynamice přirozené obnovy lesních ekosystémů (ZIELONKA 2006a) a nelze opomenout pozitivní vliv na biodiverzitu tisíce druhů organismů - hmyzu, roztočů, mechů, jätrovek, řas, lišejníků, hub, bakterií, kaprad'orostů a jiných (JONSON et al. 2005). Proto je tlející dřevo v současnosti chápáno jako jedna ze základních a nepostradatelných složek přirozených lesních ekosystémů (HARMON et al. 1986).

2.6.1. Význam tlejícího dřeva pro přirozenou obnovu smrku

Prospěšnost tlejícího dřeva pro uchycení a růst semenáčků rodu *Abies* byla popsána v mnoha oblastech celého světa (LONSDALE et al. 2008). V subalpínských lesích střední Evropy se touto problematikou zabývali např. HOLEKSA (2001), ZIELONKA (2006a, 2006b), SVOBODA (2005a), BAČE et al. (2011), tak jako v boreálních lesích např. HOFGAARD (1993), SIITONEN et al. (2000, 2001). Význam tlejícího dřeva pro přirozenou regeneraci smrku stoupá s nadmořskou výškou (HARMON et FRANKLIN 1989, HOLEKSA 2001). Porosty horských smrčín jsou obecně prosvětlenější než porosty v nižších polohách, velkou část povrchu zde kryje travní vegetace. Právě kompetice bylin a mechorostů s obnovou smrku na povrchu lesní půdy je hlavním důvodem, proč zmlazení preferuje tlející dřevo (HARMON et FRANKLIN 1989). Nově spadlé kmeny jsou místem, kde je kompetice dostatečně nízká pro uchycení zmlazení. K uchycování zmlazení dochází z hlediska trvání rozpadu kmene relativně brzy (TAKAHASHI et al. 2000, MORI et al. 2004, ZIELONKA 2006b). Mezi další mechanismy, které umožňují zvýšené přežívání semenáčků na dřevě, může patřit i vyšší nasycenost vodou oproti minerální půdě (ZIELONKA 2006b, LONSDALE et al. 2008), lepší podmínky pro mykorrhizní houby

podporující růst zmlazení (LONSDALE et al. 2008), ochrana před účinky proudící povrchové vody (VACEK 1982), kratší doba trvání sněhové pokrývky oproti okolní půdě (VACEK 1982), vyšší obsah přístupného dusíku s postupujícím rozkladem (BAIER et al. 2006), ochrana před patogeny vyskytujícími se v půdě (LONSDALE et al. 2008) nebo i ochrana proti poškození spárkatou zvěří v případě úseků s četnými větvemi (LONSDALE et al. 2008).

2.6.2. Význam tlejícího dřeva pro biodiverzitu

Stojící a ležící kmeny jsou vysoce druhově bohatým prostředím a tlející dřevo poskytuje zdroje pro různé druhy organismů. Právě přítomnost rozkládajícího se dřeva, které je základem pro formování ekologických nik, je nutnou podmínkou nejen pro volně žijící živočichy, ale také pro stromy (LONSDALE 2008). Existuje velké množství živočišných druhů spojených s tlejícím dřevem, kteří na něm přímo nežijí. Některé druhy se žijí právě rozkládajícím se dřevem, nebo mycelii dřevokazných hub. Pro tyto druhy začíná být tlející dřevo zajímavé až po překonání prvního stadia rozpadu (hned po odumření), tedy až po obsazení ležícího kmene společenstvy hub, kdy houby začnou vytvářet svá mycelia (JONSON 2005). Na rozkladu dřevní hmoty se podílí především dřevokazné houby a saproxylický hmyz, ale i další obrovské množství druhů rostlin a živočichů (LONSDALE 2008).

Dřevokazné houby jsou výbornými inženýry lesních ekosystémů, protože přímo ovlivňují přístupnost zásob potřebných nejen ke své existenci, ale i k existenci jiných funkčních skupin, jako jsou bakterie, hmyz, lišejníky, mechrosty, kapradiny, kroužkovci, pavoukovci, plži, plazi, obojživelníci a dokonce i ptáci a savci (MÍCHAL 1999). Mezi tyto skupiny bezpochyby patří i semenáčky smrku (MOORE et al. 2004).

Jak už bylo zmíněno, dřevokazné houby jsou velmi důležité pro celou řadu organismů. Nelze však opominout fakt, že sami o sobě jsou nedílnou součástí biodiverzity lesních ekosystémů (LONSDALE 2008). Pro biodiverzitu hub má tlející dřevo nedocenitelnou hodnotu. To dokazují lokality druhově bohaté na množství hub v lesích, které byly delší dobu bez lidského zásahu a nedocházelo zde k odstraňování tlejícího dřeva z porostů (SIITONEN 2001). Proto právě množství a kvalitativní vlastnosti rozkládajícího se dřeva jsou jedním z rozhodujících faktorů, které ovlivňují diverzitu v lesním ekosystému (JONSON et al. 2005).

V dnešní době největším problémem pro zvyšování, nebo pro pouhé udržení diverzity na určité hladině, je právě nepřítomnost tlejícího dřeva v porostech. Například ve

finských lesích je 20-25 % všech zde žijících organismů závislých na stanovištích spojených s rozkládajícím se dřevem. Dřevokazné houby pak v tomto procentu zastupují nejpočetnější skupinu (SIITONEN 2001). Problém nedostatku tlejícího dřeva se týká především lesů hospodářských, kde se mimo pařezů a zbytků větví nachází minimum tlejícího dřeva.

Jedním z dalších faktorů, který může tyto druhy ohrožovat, je ostrůvkovité množství lesů s příhodnými podmínkami. Hlavní problém těchto druhů je jejich neschopnost se mezi těmito ostrůvky šířit (STENLID et GUSTAFSSON 2001).

Z dosavadních studií není jasné to, jaké množství dřeva je potřebné pro zachování biodiverzity. Potřebné množství se také určitě liší v závislosti na druhu organismu. Z výsledků SIITONENA (2001) však vyplývá, že i malý úbytek dřevní hmoty vede k poklesu druhové diverzity organismů, které jsou na něj vázány.

2.6.3. Kvantitativní a kvalitativní vlastnosti tlejícího dřeva

Tlející dřevo není, jak by se dalo očekávat, homogenním substrátem, jelikož se ještě v průběhu vlastního rozkladu stále mění. Vlivem biologicky podmíněného rozkladu a mechanického zvětrávání dochází ke změnám fyzikálních a chemických vlastností dřeva. Na biologické dekompozici dřevní hmoty mají podle některých autorů největší podíl dřevokazné houby (HOLEKSA 2001, JANKOVSKÝ et al. 2004, LONSDALE et al. 2008) a jiné mikroorganismy, dále ji ovlivňují lišejníky, mechy, byliny a semenáčky dřevin (IIJIMA et al. 2007, ZHOU et al. 2007). Právě stupeň rozkladu tlejícího dřeva spolu s dalšími kvalitativními vlastnostmi má zásadní vliv na uchycování, přežívání a odrůstání jedinců obnovy. Tyto kvalitativní vlastnosti jsou spolu úzce provázány. V následujícím textu se pokusím podrobně popsat tyto vlastnosti v souvislostech.

2.6.3.1. Stupeň rozkladu

Jednou z nejdůležitějších vlastností, která má vliv na dynamiku přirozeného zmlazení, je stav rozkládajícího se dřeva, tedy to v jakém stádiu rozkladu se daný kmen nachází. Rozklad je komplexním a kontinuálním procesem, je prováděn mnohými biologickými a fyzikálními procesy. Na samotný rozklad má vliv mnoho faktorů. Především to jsou stanovištní podmínky (teplota, vlhkost a koncentrace O₂/CO₂), vlastnosti tlejícího dřeva (rozměr, druh dřeviny) a pak samozřejmě organismy žijící a živící se rozkládajícím se dřevem (ZHOU et al. 2007). Na rozkladu se podílí obrovské množství

druhů, největší roli však mají hmyz a dřevokazné houby. Proto úbytek v diverzitě těchto druhů může mít také vliv na rychlost rozpadu (JONSON 2005). Vzhledem k výše uvedeným faktorům se doba potřebná k úplnému rozpadu dřeva nedá přesně určit ani predikovat (ZHOU et al. 2007).

V horských smrkových lesích se nejdéle rozkládají smrkové kmeny větších průměrů, RENVALL (1995) uvádí dobu rozkladu mezi 70-200 lety. HOLEKSA (2001) zase došel k závěru, že rozklad kmenů největších dimenzí může trvat až 130 let. VACEK (1982) ve své studii z Krkonoš došel k závěrům, že dekompozice odumřelých kmenů a jejich částí probíhá velmi pomalu (25-155 let). Dobou a rychlostí rozpadu se v subalpínských lesích západních Karpat zabýval ZIELONKA (2006b). Ten určil minimální dobu potřebnou k úplnému rozložení kmene smrku 70-80 let. Tato doba může být ještě o 20-30 let prodloužena (ZIELONKA 2006a). A to v případech, kdy okamžitě po odumření stromu nedošlo ke kontaktu kmene s půdou. To znamená v případech, kdy smrt stromu nebyla způsobena větrem nebo sněhem, ale např. dřevokazným hmyzem, jako je např. lýkožrout smrkový, kdy dochází ke vzniku stojících souší (HOLEKSA 2001, ZIELONKA 2006b). Dalším faktorem, který může prodloužit dobu rozpadu je kontakt kmene se zemí. Pokud se kmen nenachází v přímém kontaktu se zemí, např. vlivem balvanů nebo v důsledku několika kmenů ležících přes sebe, doba rozkladu kmene se může prodloužit až o několik desítek let (HOLEKSA 2001, ZIELONKA 2006b). V boreálních lesích Severní Ameriky může trvat úplné rozložení kmene ještě mnohem déle. Např. HARMON et al. (1986) uvádí dobu úplného rozložení kmene *Pseudotsuga menziesii* až 300 let, *Thuja plicata* dokonce až 1000 let.

K úplnému rozkladu kmene sice dochází až po poměrně dlouhé době a kmeny zůstávají svěží v průměru do 30 let po odumření (ZIELONKA 2006a), avšak podmínky pro růst přirozeného zmlazení na tomto substrátu se vytvářejí již dříve. Tlející dřevo se stává vhodným substrátem pro přirozenou obnovu poměrně brzy po odumření. První semenáčky se na tomto substrátu vyskytují už ve druhé dekádě po odumření kmene (ZIELONKA 2006a) a to i přesto, že v tomto stadiu rozpadu nejsou zatím vytvořeny ty nejlepší podmínky pro zmlazení (MOTTA et al. 2006). Optimální podmínky pro klíčení a následující růst smrku nastávají v rozmezí 30-60 let po odumření stromu. Tato doba se zdá být nutností pro přeměnu odumřelého stromu na vhodný substrát pro obnovu smrku v subalpínských podmínkách, poté co se dostane do kontaktu se zemí (ZIELONKA

2006a). Se stupněm rozkladu souvisí dostupnost živin. Živiny jsou základním předpokladem pro růst rostlin. Obsah živin a jejich dostupnost se mění s postupným rozkladem tlejícího dřeva. Kůra sice obsahuje více živin než samotné dřevo, ale částečně opadá už v brzkých stádiích rozpadu. Dostupnost živin ve dřevě se zvyšuje se zvyšujícím se stupněm rozpadu. I tento fakt je jedním z důvodů proč se s postupným progresem v rozpadu zvyšuje i příznivost tohoto mikrostanoviště pro odrůstání jedinců zmlazení (TAKAHASHI 1994).

Důležitý rozdíl v rychlosti rozpadu a tedy i v době, za kterou se tlející dřevo stane vhodným substrátem pro klíčení a odrůstání zmlazení, je také mezi pahýly a ležícími kmeny. Pahýly na rozdíl od ležících kmenů vytvářejí vhodné podmínky pro uchycení semenáčků prakticky okamžitě po pádu stromu (BAČE et al. 2011). Hniloba, která způsobila pád v kombinaci s přímým a nepřetržitým kontaktem pahýlu se zemí, který umožňuje dostupnost živin pro mycelia hub, způsobuje rychlejší rozpad (SIITONEN et al. 2000). Pahýly vytvářejí i lepší podmínky pro uchycování semen, nepravidelný zlom s prasklinami je vhodnějším místem pro uchycení semen smrku než hladký povrch ležícího kmene (ZIELONKA et PIATEK 2004). U ležících kmenů dochází vlivem hnilobných procesů k vytváření trhlin a opadu vnějších vrstev až ve vyšších stupních rozpadu. Na těchto příhodných plochách pak může dojít k uchycení a vyklíčení semenáčků (HARMON et FRANKLIN 1989). Díky těmto skutečnostem poskytují pahýly vhodné podmínky pro růst semenáčků o několik let dříve než ležící kmeny (BAČE et al. 2011). S tím souvisí i densita semenáčků nacházejících se na pahýlech, která je několikanásobně vyšší než u ležících kmenů (BAČE et al. 2011, ZENÁHLÍKOVÁ 2012). Semenáčky se nacházejí výše než okolní vegetace, dostává se jim zde většího přísunu světla a tepla a je zde menší konkurence (JEŽEK 2004, ZIELONKA et NIKLASSON 2001). Tyto rozdíly v densitě zmlazení mezi pahýly a ležícími kmeny se snižují se zvyšujícím se stupněm rozkladu (BAČE 2011).

Obecně lze říci, že pro přirozené zmlazení smrku jsou vhodnější pokročilejší fáze rozpadu dřeva (HOLEKSA 2001, MOTTA et al. 2006). Na stupnici 1-5 podle SIPPOLA et RENVALL (1999), se největší hustota zmlazení nachází ve 3. stupni rozpadu (ZIELONKA 2006b), kdy je dřevo částečně rozložené, kůra se vyskytuje ve větších plátech, nebo chybí (SIPPOLA et RENVALL 1999). S postupným rozkladem roste počet vyšších semenáčků, avšak jejich densita se se zvyšujícím stupněm rozkladu snižuje (MORI et al. 2004). Tento jev je způsoben vnitrodruhovou konkurencí, kdy důsledkem přirozeného výběru dochází k samoproředování jedinců, a také tím, že postupem času se tlející dřevo stává

příznivějším substrátem pro konkurenty smrku, většinou cévnaté rostliny a kapradiny (HARMON et FRANKLIN 1989, HOLEKSA 2001). Nedostatek světla, pak limituje vzcházení nových semenáčků případně odrůstání nově uchycených semenáčků (HOLEKSA, 2001, MOTTA et al. 2006, ZIELONKA 2006b).

Výše uvedená fakta jenom potvrzují, že stupeň rozkladu tlejícího dřeva hraje důležitou roli v procesu přirozené obnovy smrku na tomto mikrostanovišti. Přímo ovlivňuje uchycování, odrůstání a mortalitu smrkového zmlazení (JEŽEK 2004, GENSAC 1990, HOFGARD 1993, MOTTA et al. 2006, ZIELONKA 2006a).

2.6.3.2. Rozměr tlejícího dřeva

Na proces přirozené obnovy mají důležitý vliv i jiné vlastnosti rozkládajícího se dřeva. V podmínkách rozvolněnějších a tím pádem i prosvětlenějších horských smrčín, jsou vytvořeny ideální podmínky pro odrůstání buřeně. V těchto podmínkách je smrk schopen odrůstat prakticky jen na tlejícím dřevě. Předpokládá se, že nejvhodnější podmínky pro klíčení a odrůstání jsou na kmenech s většími dimenzemi, které mohou poskytovat větší plochu pro uchycení semen a také zde dochází k pomalejšímu tlení (RENVALL 1995, HOLEKSA 2001). Tyto kmeny poskytují, v porovnání s kmeny malých dimenzí, vyrovnanější teplotní a vlhkostní podmínky. Tedy podmínky vhodné pro výskyt mykorhizálních hub, které mohou podporovat růst semenáčků (ZIELONKA 2006a). Kmeny větších dimenzí také poskytují lepší ochranu před konkurencí okolní vegetace (JONÁŠOVÁ 2001, HARMON et FRANKLIN 1989). TAKAHASHI (1994) udává, že kmeny malých průměrů (<0,2 m) neposkytují vhodné podmínky pro semenáčky rodu *Picea*. Na povrchu tlejícího dřeva je konkurenční tlak vegetace dostatečně mírný, závažně nebrání odrůstání zmlazení (ZIELONKA et PIATEK 2004).

2.6.3.3. Mechy

Naopak určité typy vegetace mohou mít na jedince zmlazení pozitivní vliv. Z pohledu vegetace byl pozitivní vliv prokázán především u mechů. Lišejníky spolu s mechorosty jsou prvními druhy, které obsazují odumřelý kmen, prakticky v počátcích samotného rozkladu (ZIELONKA et PIATEK 2004). Postupně vznikající vrstva mechů vytváří na ležících kmenech organickou vrstvu, která zvyšuje vlhkost, přísun živin a vhodnost stanoviště pro klíčení semen (HARMON 1986). Na lepší schopnost odrůstání smrku v mechu oproti ostatním dřevinám a bylinným druhům upozorňují ve svých závěrech HARMON et FRANKLIN (1989). Prospěšnost mechů na tlejících kmenech potvrzuje

i IJIMA et al. (2007), dodává však, že výška mechů nesmí být příliš velká, aby nekonkurovala nejmenším semenáčkům. Některé druhy mechů (např. druh *Sphagnum spp.*) jsou známy tím, že mohou přerůst malé semenáčky. Pokud se tak stane, dochází k jejich udušení (HANSEN 2003). Avšak absence mechů na tlejících kmenech drasticky snižuje možnost uchycení semen (HARMON et al. 1986).

2.6.3.4. Kůra

Negativní vliv na uchycení zmlazení může mít množství kůry nacházejícího se na ležícím kmenu. HARMON (1986) ve své studii uvádí, že přirozené zmlazení se začíná objevovat až po narušení a začátku opadu kůry. TAKAHASHI et al. (2000) udává kůru jako jeden z faktorů mající vliv na mortalitu u rodu *Picea*. Množství kůry úzce koreluje se stupněm rozkladu (ZIELONKA 2006b). V porovnání se dřevem probíhá dekompozice kůry podstatně déle. Pokud je kůra celistvá, často odolává rozkladu dřevokazných hub poměrně dlouho. Ještě po 55 letech po odumření je možné najít prakticky houbami nedotčené části kůry (VACEK 1982). Odlišný případ nastává v případě, že došlo k odumření stromu v důsledku napadení lýkožroutem. U souší se většinou napřed odlomí vrchol, který ještě bývá pokrytý kůrou, silnější části kmenů se však většinou lámou v době, kdy kůra opadá, což je většinou od pátého roku po uschnutí (POUSKA 2005).

2.6.3.5. Typy hnilob a jejich vliv na početnost zmlazení

Dřevokazné houby můžeme dělit na dvě větší skupiny. Jedná se o houby celulozovorní a houby ligninovorní. Celulozovorní houby rozkládají jen celulózní složku dřeva. Dřevo v první fázi rozkladu je okrově žluté a postupně hnědne uvolňovaným ligninem. Později se začínají ve dřevě vytvářet jemné příčné a podélné trhlinky, které se v další fázi zvětšují, a často se v nich u některých druhů hub vytvářejí bílá syrrocia. Tyto houby způsobují tzv. destrukční rozpad dřeva. V konečné fázi rozkladu je dřevo červenohnědé nebo hnědé (ČERNÝ 1989). Celulozovorní houby jsou taky velmi často označovány jako houby hnědého tlení, bráno podle poměru huminových kyselin a fulvokyselin v hydrolyzátu. Oproti tomu houby ligninovorní rozkládají vedle celulózní složky dřeva i lignin. Dřevo světlá, avšak při infekci některými houbami v počáteční fázi rozkladu přechodně nabývá tmavšího zbarvení. Většinou dřevo rovnoměrně bělá v celé infikované části, existují však případy, kdy má jen světlé pruhy (ČERNÝ 1989). Tyto druhy hub v podstatě reprezentují houby bílého tlení.

V současné době neexistuje větší množství studií, které by daly jasnou odpověď na to, jaký vliv má typ hniloby na početnost zmlazení. V několika studiích se závěry liší. Závěry o pozitivním vlivu druhů dřevokazných hub způsobujících bílou hnilobu lze vyvodit s prací LIČKY (2002) a POUŠKY (2005). Naproti tomu VACEK (1982) uvádí, že osídlení klád začíná po 20 letech rozpadu, je-li přítomná hnědá kostkovitá hniloba. Prospěšnost hnědé hniloby uvádí i SZEWCZYK et SZWAGRZYK (1996).

Jedním z možných vysvětlení větší početnosti zmlazení na kmenech, které jsou rozkládány houbami bílého tlení, může být fakt, že tyto kmeny mají lepší a delší mechanickou stabilitu, ani ve značném stadiu rozkladu nedochází k jejich rozpadu. Kmeny rozkládané houbami hnědého tlení naopak poměrně rychle ztrácejí svou strukturu a dochází k rozpadu na drobné kousky (HARMON et al. 1986)

3. CÍLE PRÁCE

Cílem této disertační práce je podhalit některé faktory ovlivňující strukturu porostů a proces přirozené obnovy horských smrkových lesů střední Evropy, které byly v posledních letech postiženy gradací lýkožrouta smrkového. Došlo tak k odumření horního stromového patra a započetí procesu jeho rozpadu.

Hlavními cíli této práce je:

- 1) Zjistit, jaký vliv má silná disturbance na změnu struktury porostů horských smrčín.
- 2) Zjistit, jaká je struktura a složení přirozené obnovy po velkoplošné kůrovcové disturbanci.
 - a) Zhodnotit, zda je početnost přirozené obnovy závislá na porostních charakteristikách či nadmořské výšce?
 - b) Zhodnotit, jaký podíl přirozené obnovy smrku, tvoří zmlazení uchycené před disturbancí.
- 3) Zjistit, jaký vliv mají vlastnosti ležících kmenů (rozměry, stupeň rozkladu, pokrytí kůrou, kontakt se zemí, předpokládaná příčina smrti stromu, typ hniloby a zakrytí postranní vegetací) na početnost přirozené obnovy rostoucí na tomto substrátu.
- 4) Zjistit, jaký vliv má silná disturbance na vývoj přirozené obnovy na ležícím odumřelém dřevě?
 - a) Zhodnotit, zda se liší změna početnosti přirozené obnovy na ležících kmenech mezi lokalitou bez narušení a lokalitou, kde proběhla silná disturbance?
 - b) Zjistit, zda vlastnosti ležícího dřeva (rozměry, stupeň rozkladu, kontakt se zemí, zakrytí postranní vegetací, nebo typ hniloby) mají vliv na změnu početnosti přirozené obnovy na ležících kmenech.

4. METODIKA

4.1. Popis zájmového území

1) Trojmezná

První studijní lokalita, Trojmezná, se nachází v jihozápadní části Šumavy, v I. zóně NP Šumava – Trojmezná hora. Jedná se o tzv. Trojmezenský prales, nacházející se na mírném severním svahu pod hraničním hřebenem mezi vrcholy Třístoličník a Plechý (48°47'N, 13°49'E). Nadmořská výška dané lokality se pohybuje v rozmezí mezi 1220 – 1361 m n.m. Roční úhrn srážek je přibližně 1200 mm a průměrná roční teplota je 4°C (TOLASZ et al. 2007). Jedná se o bohatší papratkové smrčiny, lesní společenstva na dané ploše patří mezi *Athyrio alpestris- Piceetum* (ALBRECHT 2003, NEUHÄUSLOVÁ et al. 2001). Geologický podklad tvoří žula, půdy jsou hlinitopísčité, skeletovité humusové podzoly (PRŮŠA 1990, VYSKOT et al. 1981). Dále jsou zastoupeny i kryptopodzol a ranker. Převládající půdní formou jsou zde humimor, hemimor a resimor (SVOBODA 2003). Historicky zde nebylo doloženo žádné významné ovlivnění lidskou činností. Jedná se o jeden z nejrozsáhlejších a nejzachovalejších komplexů horského smrkového lesa s pralesovitým charakterem na území ČR (MÍCHAL et PETŘÍČEK 1999). V zájmovém území došlo během roku 2009 k úplnému odumření mateřského porostu v důsledku kůrovcové disturbance (SVOBODA et al. 2011).

V oblasti Trojmezenského pralesa byly založeny tři výškové transekty, na každém z nich bylo vytyčeno 6 ploch, celkem tedy 18 ploch. Transekty byly vytyčeny od spodní hranice porostu a vzdálenost mezi nimi byla 500 m. Od hraničních bodů byly pod azimutem stejným pro všechny transekty vytyčeny kruhové plochy o výměře 0,2 ha; celkem bylo zmapováno území o rozloze cca 3,5 ha. Vzdálenost středů ploch na ose transektu je 100 m, vzdálenost středů prvních ploch od kraje území je 75 m. Cílem tohoto způsobu výběru ploch bylo zachytit spektrum přírodních podmínek dané oblasti a zároveň neovlivnit šetření subjektivním výběrem ploch. Nadmořská výška daných ploch se pohybuje v rozmezí mezi 1220 – 1340 m. Plochy byly vytyčeny v roce 2002, kdy na nich bylo provedeno terénní šetření, přesný popis metodiky tohoto měření viz SVOBODA (2005). My jsme na těchto plochách provedli terénní měření v roce 2011 resp. 2012. podle metodiky uvedené níže.

Dále byla pro sběr dat využita čtvercová trvalá výzkumná plocha (TVP1) o rozměrech 100 x 100 m, která se nachází na svahu Trojmezne hory mezi vrcholy Trojmezna a Třístličník. TVP se nachází v nadmořské výšce kolem 1260 m, ve spodní části prvního transektu (viz. níže), má severní expozici a sklon do 10°.

Historie lokality Trojmezna

Vzhledem k odlehlosti a nedostupnosti porostu v oblastech horských smrčín Šumavy nebyla zaznamenána žádná lidská aktivita v těchto oblastech ještě v polovině 19. století. VYSKOT (1981) udává rozlohu pralesů v oblasti od Plešného jezera po Třístličník, která proběhla po větrných a kůrovcových kalamitách v letech 1833 – 1840. Údajně se v této oblasti nacházelo 18 810 ha pralesů. Historické lesnické mapy z roku 1874 klasifikují samotnou oblast Trojmezenského pralesa jako prales. Porosty navazující na Trojmezenský prales ze spodní části se začaly formovat koncem 19. století, kdy vichřice z konce 19. století následovaná kůrovcovou kalamitou zasáhla významnou část této oblasti. Zde se již projevila těžební aktivita člověka (JELÍNEK 2005, SVOBODA et. al 2010). Na základě historických hospodářských plánů do roku 1882 přibližně 19 000 m³ dřeva bylo zasaženo kůrovcem a vytěženo. V roce 1902 byly lesy klasifikovány ve věkové třídě 0 – 20 let. Toto bylo výsledkem větrné a kůrovcové disturbance následované asanační těžbou, kdy asi 20 let po vichřici byly pralesovité lesy přeměněny na mladé porosty po disturbance (JELÍNEK 2005). Tyto lidské zásahy se však samotného pralesa, tedy naší zájmové oblasti, nedotkly, historicky nebyla v této oblasti plánována žádná systematická lidská činnost. Doložena je pouze toulavá seč v nejvýše položené hřebenové části rezervace na přelomu 18. a 19. století, v ostatních částech rezervace nikdy nedošlo k plánované těžbě (JELÍNEK 1997).

Na výjimečnost zájmového území poukazuje i fakt, že už v roce 1933 byla tato oblast vyhlášena Ministerstvem školství a národní osvěty za chráněné území SPR Trojmezna hora rozkládající se na ploše 344,75 ha. V roce 1950 byla plocha rezervace rozšířena na 386,58 ha včetně Plešného jezera. V roce 1991 byl vyhlášen NP Šumava a studovaná oblast se stala součástí první zóny parku. Nicméně před touto událostí byla v dané lokalitě v letech 1989 – 1991 postavena lesní cesta (Kalamitní svážnice). V roce 1995 byla z rozhodnutí NP Šumava vyřazena spodní část rezervace z první zóny, z důvodu vzrůstajícího poškozování porostů větrem a kůrovcem, jako pravděpodobný nepřímý

následek stavby lesní cesty, jejíž výstavbou vznikly otevřené porostní stěny a zvýšila se náchylnost k poškození okrajů porostů vlivem těchto disturbnací. I přes asanační opatření se nepodařilo šíření lýkožrouta smrkového úplně zastavit.

V lednu roku 2007 se přes území NPŠ přehnal ničivý orkán Kyrill, který poškodil desítky hektarů porostů po celém parku. Samotná zájmová oblast byla také postižena několika vývraty. Následkem těchto větrných disturbancí došlo ke gradaci lýkožrouta smrkového a postupnému odumírání porostů. Mezi roky 2008 a 2009 došlo téměř k úplnému odumření mateřských porostů v dané oblasti.

2) Eustaška

Druhá studijní lokalita, Eustaška, se nachází v centrální části Hrubého Jeseníku v Národní přírodní rezervaci Praděd, pod vrcholem Vysoká hole (50°5'N, 17°15'E). Trvalá výzkumná plocha (TVP2), která byla použita pro sběr dat se nachází v nadmořské výšce v rozmezí mezi 1240 – 1270 m n.m. Jednohektarová plocha má jihovýchodní expozici se sklonem do 10°. Roční úhrn srážek je přibližně 1200 mm a průměrná roční teplota je 4°C (TOLASZ et al. 2007). Lesní porosty náleží ke třtinovým smrčínám *Calamagrostio villosae-Piceetum* (HUSOVÁ et al. 2002). Lesní porosty na této lokalitě představují velmi zachovalou ukázkou horské smrčiny s pralesovitým charakterem. Místy se nacházejí odkorněné ležící i stojící kmeny v rámci asanačních opatření proti lýkožroutům. V rámci hodnocení přirozenosti lesních porostů (Vyhláška č. 64/2011 Sb.) řadíme tento porost do stupně přirozenosti „přírodě blízký“ (ADAM et al. 2011). Tedy les, jehož dřevinná skladba odpovídá převážně poměrům stanovištním, avšak prostorová struktura i dřevinná skladba je jednodušší než v původním lese. Tyto porosty vznikaly pod vlivem člověka a jejich stav mohl být docílen i vědomě člověkem. Dlouhodobě docházelo k usměrňování jejich vývoje a stopy tohoto usměrňování jsou dosud patrné (odvoz odumřelého dříví, těžba dříví, výchovné zásahy apod.; VRŠKA et HORT 2002). Porosty v dané oblasti byly v minulosti více ovlivněny činností člověka (pastevectví a těžba) než porosty na Šumavě. V oblasti nedošlo v nedávné době k výraznému narušení mateřského porostu disturbancí většího rozsahu (Adam et al. 2011).

Historie Eustaška

Až do počátku 17. století byla tato oblast člověku nedostupná. Oblast dnešní rezervace zůstávala dlouho člověkem neovlivněná, takže tu porosty v důsledku přirozené rovnováhy přirozeně vznikaly a zase zanikaly. Lesy v této oblasti měly pralesovitý charakter, s množstvím polámaného, vyvráceného a tlejícího dřeva (HOŠEK 1982). Od 17. století začaly být především tyto horské oblasti, pokud byly jakkoliv dostupné (většinou plavba dřeva), těženy pro potřebu průmyslového podnikání. Už v polovině 18. století je datována těžba v porostech sousedních s naším zájmovým územím. Dalším faktorem, který negativně ovlivňoval tyto porosty a souvisel s lidskou činností, byla pastva a travení. Pro tyto účely byly využívány nejvíce horské hole na úpatí Pradědu, pastva ovlivňovala les na nejcitlivějším místě pod jeho horní hranicí. Lidský tlak (pastva, potenciálně těžba) vrcholil v těchto oblastech na konci 18. století. Z historických pramenů můžeme říct, že oblasti, ve kterých se dnes nachází les, byly lesem pokryty od ústupu poslední doby ledové (HOŠEK 1982).

Přímo na Eustašce nebyla nikdy provedena analýza historických materiálů. Disturbanční historií a věkovou analýzou na tomto území se zabýval ADAM et al. (2011). Z jejich výsledků je zřejmé, že disturbance většího rozsahu (nelze říci, jestli přirozené nebo umělé) zasáhly výzkumnou plochu ve vlnách, resp. její různé části byly zasaženy v různých letech a to v rámci intervalu let 1770-1840. Po tomto období došlo k dlouhodobé stabilizaci a vyrovnanosti růstových procesů v porostu. Dnešní nejstarší stromy v rozpětí věku mezi 260-300 lety přežily disturbanční události let 1770-1840 jako mladší stromy a tudíž můžeme tvrdit, že při této disturbanci nedošlo k úplnému odumření stromového patra. Větší část stromů tvořících horní etáž vznikla jako nová generace lesa na uvolněné ploše po disturbanci, v současné době se jejich věk pohybuje v rozpětí 160-230 let. Tato generace se ovšem dlouhodobě selektovala a dnes vytváří strukturně i věkově velmi diferencovaný porost (ADAM et al. 2011).

4.2.Sběr dat

(1)

Na třech výškových transektech (18 kruhových ploch) bylo provedeno mapování pomocí technologie Field-Map. Byly zaměřeny přesné pozice živých stromů ($DBH \geq 7$ cm), souší ($\geq 1,3$ m), ležících kmenů a pahýlů. U živých stromů a souší byly měřeno DBH pomocí obvodového měřidla a výšky pomocí přístroje Haglöf VertexIII Hypsometr (výškové rozlišení 0,1 m, vzdálenostní rozlišení 0,01 m). U ležících kmenů byla měřena jejich délka, průměr na obou koncích a stupeň rozkladu, který byl určen na stupnici I-V, pomocí hloubky zabodnutí železného hřebu (délka 20 cm, průměr 7 mm; SIPPOLA et RENVALL 1999, tab. 1). U pahýlu byla měřena pouze výška, průměr a stupeň rozkladu. U stojících souší byl dále určován typ poškození podle kritérií uvedených v tab. 2

Tab. 1: Stupeň rozkladu ležících kmenů (SIPPOLA et RENVALL 1999)

I	Nedávno odumřelý kmen, hřeb lze zarazit minimálně (pouze několik mm), kmen je zcela v kůře, alespoň místy je možno pozorovat živé lýko.
II	Dřevo je tvrdé, hřeb lze zarazit do hloubky 1–2 cm, většina kmene v kůře (výjimka může být u kmenů odumřelých následkem lýkožrouta smrkového), nelze pozorovat živé lýko.
III	Dřevo částečně rozložené (uvnitř nebo zvenku), hřeb lze zarazit do hloubky 3–5 cm, kůra se vyskytuje ve velkých kusech nebo už bez kůry.
IV	Většina dřeva měkká, hřeb lze zarazit celý nebo téměř celý (15–20cm), vnitřek dřeva může být stále tvrdý i když vnější část už může být odpadlá.
V	Dřevo velmi měkké (při manipulaci se rozpadá), kmen většinou pokryt vegetací.

Tab. 2: Typ poškození stojících souší

Typ poškození	Popis poškození
bez poškození	kmen bez jakéhokoliv zlomu
vrškový zlom	zlom jakékoli části horní třetiny koruny (2/3 koruny zůstanou zachovány)
korunový zlom	zlom, který zasáhl více než 1/3 koruny (část koruny, ale stále zachována)
kmenový zlom	zlom kmene stromu níže pod korunou, tedy takový, při kterém dojde k odlomení celé koruny
zlom pod 1 m	strom zlomený pod 1m výšky
vývrat	strom vyvrácený i s kořenem
živý strom	

(2)

Pomocí technologie Field-Map byla na celé ploše všech 18 výzkumných ploch zaměřena přesná poloha a určeno mikrostanoviště a druh přirozeného zmlazení, které dosahovalo minimální výšky 1,3 m. Pro inventarizaci zmlazení menšího než 1,3 m bylo na každé z 18 ploch založeno dalších 5 menších kruhových ploch o velikosti 25 m². Jedna plocha měla střed shodný se středem již vytyčené plochy, ostatní 4 plochy pak měly střed vzdálený 10 m od středu již vytyčené plochy a to vždy na každou světovou stranu (S, J, V, Z; vzdálenosti byly měřeny pomocí přístroje Haglöf Vertex III Hypsometr, světové strany pak určeny pomocí příslušenství technologie Field-Map). Na každé ploše byl udělán fytoecologický snímek standardními metodami. U veškerého zmlazení byl zaznamenán počet, přesná výška a mikrostanoviště, ve kterém se jedinci obnovy nacházeli. 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 rozkladu (SIPPOLA et RENVALL 1999; tab. 1).

(3)

V roce 2008 proběhl sběr dat na TVP1 na lokalitě Trojmezná a TVP2 na lokalitě Eustaška. Bylo zaznamenáno veškeré zmlazení nacházející se na tlejících kmenech. V úvahu byly brány všechny ležící kmene, které dosahovaly délky minimálně 2 m

s minimální tloušťkou na silnějším konci 0,15 m. Sumarizace jednotlivých ležících klád probíhala podle následujících kritérií: pokud se pata kmene původního stromu nacházela uvnitř plochy, byl tam zařazen i celý kmen bez ohledu na to, jak velká část hmoty se nacházela mimo plochu. Naopak když se pata kmene nacházela mimo plochu, většina hmoty mohla ležet uvnitř plochy, odumřelé dřevo bylo bráno, jako by se nacházelo mimo plochu. U ležících kmenů byly měřeny oba průměry a délka kmenů (k určení objemu a plochy, kterou zabírají). Všechny ležící kmeny byly zaměřeny technologií Field-Map, proto jsou všechny identifikovatelné pomocí mapových podkladů. U každého kmene byl opět určen stupeň rozkladu na stupnici I-V (SIPPOLA et RENVALL 1999).

Dále bylo určováno procento pokrytí kmene kůrou, dotyk se zemí, procento pokrytí mechorosty a původ podle příčiny smrti – kořenová hniloba, kompetice, kůrovec a vývrát. Byly identifikovány základní typy hnilob, které se ve studované oblasti vyskytují na vysokém procentu ležících kmenů a zároveň zaujímají velký objem houbou se rozkládajícím dřeva z celkového objemu kmene (POUSKA et al. 2010) - hnědá kostkovitá od *Fomitopsis pinicola*, hnědá kostkovitá ostatní, bílá voštinová od *Phellinus nigrolimitatus*, bílá jemně voštinová od *Phellinus viticola*, bílá od *Armillaria sp.* a bílá ostatní. Všechny určované charakteristiky jsou uvedeny v tabulce 3.

Na každém kmenu byly spočteny počty obnovy a každý jedinec byl zařazen do příslušných výškových stupňů (0–4; 5–9; 10–14; 15–19; 20–30; 30–40 cm; dále vždy po 10 cm.), toho roční semenáčky nebyly uvažovány, protože se jejich počet mohl v průběhu sezony měnit. U nejvyššího nalezeného jedince byla zároveň změřena přesná výška, výška jedince nad terénem a odhadnut věk.

(4)

V roce 2011 došlo k opětovnému sběru data na TVP1 a TVP2. Během sběru dat původní metodikou jsme zjistili značnou variabilitu sledovaných vlastností podél kmene spolu s agregovaným výskytem jedinců zmlazení. Proto jsme se rozhodli pro opakované měření použít upravenou metodiku. Ležící kmeny byly rozděleny na 1,5 m dlouhé segmenty a každý kmen byl označen ve vzdálenosti 1,5 m od čela kovovým štítkem. Na každém segmentu kmene byli spočtení všichni jedinci smrku *Picea abies*, byla změřena jejich přesná výška na centimetry a každý jedinec byl označen kovovým štítkem s nezaměnitelným číslem pro trvalé sledování. Dále byl odhadnut věk u nejvyššího jedince na segmentu podle počtu přeslenů či jizev na kmínku po přeslenech (ZIELONKA 2006b).

Tab. 3: Popis určovaných charakteristik ležících kmenů

Kůra: pokrytí kmene kůrou udáváno v procentech

Mechy: udáváno v % - z teoreticky možného pokrytí - např. celou délkou na zemi ležící a částečně zanořený kmen se souvislým porostem mechů (na přístupné horní části) mívá 80 %

Vegetace: zakrytí kmene postranní vegetací

0- 0 až 5%

1- 6 až 25 % povrchu klády zakryto ze stran

2- 26 až 50 %

3- víc než polovina délky klády (shora) zakrytá vegetací vyrůstající z jejího okolí

Dotyk ležícího kmene se zemí:

1- na zemi leží méně než $\frac{1}{4}$ délky klády

2- na zemi méně než $\frac{1}{2}$ délky

3- na zemi méně než $\frac{3}{4}$ délky

4- na zemi víc než $\frac{3}{4}$ délky

Příčina odumření jednotlivých kmenů:

lýkožrout, konkurence, kořenová hniloba, vyvrácení větrem, pokáceno, neznámá

Typ hniloby na jednotlivých ležících kmenech:

Armillaria spp. - Přítomnost *Armillaria spp.* (hniloba a/nebo rizomorfy)

Phellinus nigrolimitatus - Přítomnost *Phellinus nigrolimitatus*

Ostatní bílá hniloba - Přítomnost ostatních druhů způsobujících bílou hnilobu

Fomitopsis pinicola - Přítomnost *Fomitopsis pinicola*

Ostatní hnědá hniloba - Přítomnost ostatních druhů způsobujících hnědou hnilobu

4.3.Zpracování dat

(1)

Pro popis taxačních charakteristik byly použity běžné statistické veličiny (průměr, medián, směrodatná odchylka). Pro určení závislosti DBH na velikosti zlomu byla použita lineární regrese, pro porovnání délky zlomu v různých nadmořských výškách byl použit neparametrický Wilcoxonův test, pro statistické vyhodnocení změny v objemu tlejícího dřeva v jednotlivých stupních rozkladu byl použit T-test na hladině významnosti 0,05.

(2)

Pro určení obnovy uchycené před disturbancí (banka zmlazení) jsme použily specifický vztah mezi výškou a věkem obnovy pocházející z dané lokality. Věk byl určen pomocí počítání ročních přeslenů a jizev na kmínku stromku, tato metoda byla ověřena v dendrologické laboratoři, kde byl věk přesně spočítán pomocí letokruhů a porovnán s naším odhadem ($r = 0.75$, $N = 50$, $P < 0.001$), výsledky se shodují s jinými studiemi (Bačat al. 2011). Z více jak 6000 jedinců obnovy byla určena průměrná výška jedinců dosahujících 5 let (interval od počátku disturbance po sběr dat), tato hodnota pak byla použita jako mezní pro určení podílu banky zmlazení a obnovy vzniklé v průběhu disturbance.

Testovali jsme závislost počtu obnovy (smrku i jeřábu) na porostních charakteristikách a nadmořské výšce. Porostní charakteristiky byly reprezentovány průměrnou DBH, počtem stromů, kruhovou základnou a zápojem. Testování bylo provedeno pomocí zobecněných lineárních modelů s negativně binomickým rozdělením. Přednostně jsme pomocí variance inflačních faktorů (VIF) ověřili kolinearitu potenciálních vysvětlujících proměnných.

Na tomto základě byly určeny vysvětlující proměnné, které nebyly významně korelovány s ostatními vysvětlujícími proměnnými. Tyto nezávislé proměnné byly následně testovány pomocí negativně binomických modelů. Jednotlivé kandidátní negativně binomické modely byly porovnávány Chí testem při postupném (zpětném) odebrání vysvětlujících proměnných. Statistická významnost konečných modelů byla ověřena testem dobré shody s použitím Chí testu, residuální deviance a stupňů volnosti. Výpočty byly provedeny softwaru R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2014).

(3)

Pro zjištění závislosti početnosti zmlazení na vlastnostech ležících kmenů byla jako vysvětlovaná proměnná použita početnost obnovy smrk na jednotlivých kmenech (počet jedinců na jednotku plochy), nejprve jsme pomocí výsledků analýzy hlavních komponent určily hranice dvou výškových skupin pro rozdělení zmlazení (<15 a ≥ 15 cm). Pro určení vlivu jednotlivých proměnných byly použity zobecněné lineární modely s negativně binomickým rozdělením. Model vznikl za použití Akaikeho informačního kritéria, postupným výběrem jednotlivých vysvětlujících proměnných. Jako nezávislé členy byly do modelu přidány i kvadratické členy vybraných proměnných (pro odhalení případného nelineárního efektu proměnných). Statistická významnost jednotlivých úrovní faktorů byla určena metodou posteriorního slučování pomocí Chí testů ve statistickém modelování. Vztah mezi jednotlivými příčinami odumření ležících kmenů a dalšími vysvětlujícími proměnnými byl ověřen Spearmanovou korelací.

(4)

Pro porovnání změny v čase pro zmlazení smrku byla použita analýza hlavních komponent (PCA). Druhá data byla logaritmována a rozdělena do příslušných výškových tříd (0-10, 11-30, 31-50, 51-70, 71-90, 91-110, 111-200, 200< cm) pro početnost zmlazení v roce 2008 (D_{08}) a pro početnost v roce 2011 (D_{11}).

Pro porovnání změn v početnosti zmlazení byly použity stejné výškové třídy jako pro PCA. Výsledná změna denzit (D_{Δ}) bude spočítána jako logaritmický podíl početnosti zmlazení v roce 2011 (D_{11}) a počáteční početnosti zmlazení v roce 2008 (D_{08}). Tento rozdíl byl testován jednovýběrovým T-testem (porovnání vůči nule; data měla normální rozdělení), byl testován samostatně pro každou lokalitu.

$$D_{\Delta} = \ln \frac{D_{11} + 1}{D_{08} + 1}$$

Pro zjištění vlivu jednotlivých zkoumaných proměnných na změnu v početnosti na jednotlivých ležících kmenech byl použit lineární model. Jako vysvětlovaná proměnná byla opět brána změna početnosti (D_{Δ}). Semenáčky byly analyzovány ve třech výškových třídách 0–5 cm, 5–10 cm and > 10 cm. Pro vyhodnocení průkaznosti jednotlivých úrovní faktorů byla nejprve použita metoda postupného výběru ve statistickém modelování. Začali

jsme vytvořením nulového modelu. Postupně jsme ověřili vliv jednotlivých faktorů na změnu početnosti zmlazení pro dané výškové třídy. Na základě těchto výsledků byly statisticky průkazné faktory logicky seřazeny do základního modelu (podle p-hodnoty i s jejich vzájemnými interakcemi) a postupným (zpětným) odebráním vysvětlujících proměnných jsme se dopracovali k výslednému modelu. Jednodušší model byl vytvořen pouze tehdy, když se signifikantně nelišil od předchozího modelu použitím F – testu.

Pro veškeré statistické výpočty byl použit software R for Windows GUI s použitím knihoven „MASS“ a „vioplot“ (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2014) a pro zpracování dat z přístroje Field -Map byl použit software ArcGIS 9.

5. VÝSLEDKY

5.1. Článek 1

Červenka, J., Bače, R., Zenáhlíková, J., & Svoboda, M. in press. **Jak se změjí porostní struktura a množství a kvalita mrtvého dřeva v horské smrčíně po velkoplošné disturbanci?** Zprávy lesnického výzkumu.

JAK SE ZMĚNÍ POROSTNÍ STRUKTURA A MNOŽSTVÍ A KVALITA MRTVÉHO DŘEVA V HORSKÉ SMRČINĚ PO VELKOPLOŠNÉ DISTURBANCÍ?

CHANGES IN STAND STRUCTURE AND DEAD WOOD QUANTITY AND QUALITY IN A MOUNTAIN SPRUCE FOREST AFTER SEVERE DISTURBANCE.

JAROSLAV ČERVENKA^{1,2)} - RADEK BAČE²⁾ - JITKA ZENÁHLÍKOVÁ¹⁾ - MIROSLAV SVOBODA²⁾

¹⁾ Národní park Šumava, Sušická 339, CZ-34192 Kašperské Hory, Česká republika

²⁾ Fakulta lesnická a dřevařská, Česká zemědělská univerzita, Kamýcká 1176, CZ-16521 Praha, Česká republika

e-mail: jaroslav.cervenka@npsumava.cz

Abstract

Between 2007 and 2010, in an area of the most preserved subalpine old-growth forests in Czech Republic (Šumava National park, Trojmezna reserve), windstorm and subsequent bark beetle outbreak caused the death of parent stands (15% and 85% of trees, respectively). The aim of this study was to describe the changes in stand structure characteristics in interaction with altitude, and determine the changes in amount and qualitative characteristics of dead wood before and after the disturbance. We did two measurements on regularly distributed 18 permanent circle plots (0.2 ha), in a 10-year interval (2001 and 2011). Only small numbers of adult trees (DBH \geq 7 cm) survived the disturbance (the mortality rate of original adult trees was 99.4%). The recruitment intensity of new trees (DBH > 7 cm) was 16 trees/ha. New trees were present mostly at lower altitudes/elevation, where the stand was more structurally heterogeneous. DBH had no influence on the decay rate of single trees. The amount of dead wood was 2.5 times higher in 2011 than in 2001, but there was almost no change in the percentages of lying logs and standing snags before (37.6% and 62.4% of the total volume for logs and snags, respectively) and after disturbance (37.2% and 62.8% of the total volume for logs and snags, respectively). The highest increase of lying logs occurred in decay stage II and III (i.e. low and medium level of decayed logs).

Klíčová slova: horský smrkový les, odumřelé dřevo, stupeň rozkladu, *Picea abies*

Key words: subalpine spruce forest, dead wood, decay stage, *Picea abies*

ÚVOD

Velkoplošné přírodní disturbance, určující dynamiku lesních ekosystémů (FRELICH 2002; KULAKOWSKI, BEBI 2004), jako jsou vichřice, podkorní hmyz nebo kombinace obou, byly v evropském kontextu dlouho přehlíženy. Dlouho převládal názor, že horské smrkové lesy se nacházejí v dynamické rovnováze a jsou charakterizovány vývojovými stadii (např. KORPEL 1995). Vzhledem k tomu, že frekvence a rozsah těchto disturbancí se v posledních třech desetiletích zvýšily (LAUSCH et al. 2011), zvýšil se i počet studií zabývajících se velkoplošnými narušeními (SPLECHTNA et al. 2005; HOLEKSA et al. 2007; SVOBODA et al. 2012). Tyto studie dokládají přirozenost a klíčovou roli disturbancí v dynamice těchto ekosystémů, formují jejich strukturu a druhové složení (ČADA et al. 2013; KULAKOWSKI, BEBI 2004). Zásadní vliv mají na druhovou biodiverzitu. Disturbance po sobě vždy zanechávají tzv. biologické dědictví, které poskytuje různorodé biotopy pro celou řadu organismů (JONSON et al. 2005; MULLER et al. 2008; SWANSON et al. 2010). Pochopit fungování, změnu a biologický odkaz v přirozeném ekosystému je důležité pro určení budoucího managementu těchto oblastí.

Ve střední Evropě se dochovalo jenom malé množství původních horských smrčín. Část takových porostů můžeme najít na území národního parku Šumava (NPŠ) při hraničním hřebenu s Německem a Rakouskem. Porosty v této oblasti jsou jedny z nejlépe zachovaných horských smrčín pralesovitého typu v České republice (MÍCHAL, PETŘÍČEK 1999). V lednu roku 2007 se přes území NPŠ přehnal ničivý orkán Kyrill, který poškodil desítky hektarů lesa. Samotná zájmová oblast byla postižena roztroušenými skupinami vývrátů. Následkem větrných disturbancí došlo ke gradaci lýkožrouta smrkového a postupnému odumírání mateřských porostů. Mezi roky 2008 a 2010 se v této oblasti velkoplošně rozpadlo horní stromové patro (SVOBODA et al. 2012). Díky tomu, že vstupní měření bylo uskutečněno před tímto rozpadem, měli jsme možnost porovnat strukturu porostů před a po rozsáhlé disturbanci.

Klíčovým dědictvím zvyšujícím biodiverzitu je tlející dřevo, které dále plní nedocenitelnou roli v koloběhu živin (HOLUB et al. 2001) a v dynamice přirozené obnovy lesních ekosystémů (ZIELONKA 2006a; BAČE et al. 2012). Množství aktuálních studií potvrzuje, že rozpad porostů, prosvětlení a příbytek tlejícího dřeva má pozitivní vliv na zvyšování biodiverzity široké škály saproxylických organismů (MULLER et al. 2010). Ať už se jedná o houby (BADER et al. 1995), mechorosty (ÓDOR et al. 2006), lišejníky (ULICZKA,

ANGELSTAM 2000), brouky (MULLER et al. 2008), ptáky (BÜTLER et al. 2004) nebo malé savce (SULLIVAN, SULLIVAN 2001). Proto je velmi důležité zhodnotit, jak takovýto rozpad probíhá. Podstatné jsou hlavně jeho kvantitativní a kvalitativní vlastnosti.

Informace o množství a kvalitě tlejícího dřeva v subalpínských oblastech horských smrčín střední Evropy lze nalézt v několika studiích (JEŽEK 2004; ZIELONKA 2006a; HOLEKSA et al. 2007; BAČE et al. 2012). Avšak stále nemáme dostatek informací o tom, jak se promítnou změny související s velkoplošnou disturbancí do kvalitativních a kvantitativních charakteristik tohoto substrátu (KUPFERSCHMID, BUGMANN 2005). V současnosti se objevuje velké množství dat o struktuře lesních porostů pocházejících z laserového skenování nebo dálkového průzkumu země (HEURICH et al. 2008; YAO et al. 2014; LATIFI et al. 2016). Z těchto dat však nelze zjistit bližší charakteristiky a vlastnosti tlejícího dřeva. Pro jejich určení jsou terestrická měření stále velmi důležitá a nezbytná. Předchozí studie ukazují na rozdílnou disturbanční historii, která zapříčinila i rozdílnou strukturu lesa mezi spodní a horní částí studované lokality (SVOBODA et al. 2012). Tato studie se proto zabývá těmito otázkami: (i) Jak se změnila struktura porostu po velkoplošném rozpadu? (ii) Měla struktura porostu a nadmořská výška vliv na mortalitu? (iii) Vyskytuje se obnova lesa (jedinci, kteří během sledovaného období dosáhli hranice DBH 7 cm) rovnoměrně v celém území? (iv) Jak se změnily kvantitativní a kvalitativní charakteristiky tlejícího dřeva v porostu během sledovaného období?

MATERIÁL A METODIKA

Lokalita

Data byla sbírána v porostech horských smrčín v oblasti Trojmezí. Území je součástí NP Šumava při hraničním hřebenu mezi Třístoličником a Trojmeznou horou (48°47'N, 13°49'E). Na mírném severním svahu v nadmořské výšce mezi 1220–1340 m byly založeny tři výškové transekty, na každém z nich bylo vytyčeno 6 ploch (každá o velikosti 0,2 ha), celkem tedy 18 ploch (obr. 1). Transekty byly vytyčeny od spodní hranice porostu a vzdálenost mezi nimi byla 500 m. Vzdálenost středů ploch na ose transektu je 100 m. Cílem tohoto způsobu výběru ploch bylo zachytit spektrum přírodních podmínek dané oblasti a zároveň neovlivnit šetření subjektivním výběrem ploch. Lesní porosty se nacházejí v 8. lesním vegetačním stupni (lvs) a převažujícími soubory lesních typů (SLT) jsou zde 8N, 8K, 8V. Průměrná roční teplota v této oblasti je 4 °C s ročním úhrnem srážek

kolem 1200 mm. Rostlinná společenstva jsou klasifikována jako *Athyrio alpestris-Piceetum* (NEUHÄUSLOVÁ 2001). Původní celková zásoba porostu před rozpadem (přes 500 m³ v průměru) byla srovnatelná s prací HOLEKSA et al. (2007) ze západních Karpat, nebo KUPFERSCHMID (2003) z oblasti Švýcarských Alp, avšak obecně byla vyšší než v podobných přírodních oblastech např. Tater (SANIGA 2001; HOLEKSA, ZIELONKA 2005).



Obr. 1: Schématická mapa studované oblasti. Obrázek vlevo znázorňuje oblast NP Šumava s vymezením zájmové oblasti. Obrázek vpravo nahoře vymezuje 1. zónu – Trojmezská. Obrázek vpravo dole zachycuje rozmístění tří výškových transektů.

Fig. 1: The study area. The left picture shows the area Šumava NP with the definition of the area of interest. In the top right you can see outline of first zone – Trojmezská. Last picture shows 18 permanent circle plots in three elevations transects.

Historie lokality

Vzhledem k odlehlosti a nedostupnosti porostů v oblastech horských smrčín Šumavy nebyla zaznamenána žádná lidská aktivita v těchto lokalitách ještě v polovině 19. století (VYSKOT 1981). Historické lesnické mapy z roku 1874 klasifikují samotnou oblast Trojmezenského pralesa jako prales. Porosty navazující na Trojmezenský prales ze spodní

části byly koncem 19. století ovlivněny těžbou (JELÍNEK 2005). Tyto lidské zásahy se však samotného pralesa, tedy naší zájmové oblasti, nedotkly, historicky nebyla v této oblasti plánována žádná systematická lidská činnost. Doložena je pouze toulavá seč v nejdříve položené hřebenové části rezervace na přelomu 18. a 19. století, v ostatních částech rezervace podle historických zdrojů nikdy nedošlo k plánované těžbě (JELÍNEK 1997). V roce 2001 se část sledovaného území nacházela v počáteční fázi stadia rozpadu, bylo zaznamenáno roztroušené odumření jednotlivých stromů (SVOBODA 2005).

Sběr dat

První měření proběhlo po vytyčení ploch v roce 2001, přesný popis metodiky tohoto měření viz SVOBODA (2005). Opakované měření bylo realizováno v roce 2011. Na všech 18 kruhových plochách bylo provedeno mapování pomocí technologie Field-Map. Byly zaměřeny přesné pozice živých stromů ($DBH \geq 7$ cm), stojících souší ($\geq 1,3$ m), ležících kmenů (minimální délka 2 m a průměr na silnějším konci $\geq 0,1$ m). U živých stromů a souší byly ve výčetní výšce měřeny průměry pomocí obvodového měřidla a výšky pomocí přístroje Haglöf VertexIII Hypsometr (výškové rozlišení 0,1 m, vzdálenostní rozlišení 0,01 m). U ležících kmenů byla měřena jejich délka, průměr na obou koncích. Stupeň rozkladu byl určen pomocí hloubky zabodnutí železného hřebu (délka 20 cm, průměr 7 mm) a zařazením do třídy I - V (SIPPOLA, RENVALL 1999):

I – nedávno odumřelý kmen, hřeb lze zarazit minimálně (pouze několik mm), kmen je zcela v kůře, alespoň místy je možno pozorovat živé lýko.

II – dřevo je tvrdé, hřeb lze zarazit do hloubky 1–2 cm, většina kmene v kůře (výjimka může být u kmenů odumřelých následkem lýkožrouta smrkového), nelze pozorovat živé lýko.

III – dřevo částečně rozložené (uvnitř nebo zvenku), hřeb lze zarazit do hloubky 3–5 cm, kůra se vyskytuje ve velkých kusech nebo už bez kůry.

IV – většina dřeva měkká, hřeb lze zarazit celý nebo téměř celý (15–20cm), vnitřek dřeva může být stále tvrdý i když vnější část už může být odpadlá.

V – dřevo velmi měkké (při manipulaci se rozpadá), kmen většinou pokryt vegetací.

U stojících souší byl dále určován typ poškození podle kritérií uvedených v tab. 1. Pro stanovení objemu stojících živých stromů byly použity Hmotové tabulky ÚLT vydané

Lesprojektem. Objem stojících souší byl stanoven stejnou metodou a objem upraven o chybějící část odumřelých stromů.

Tab. 1: Typ poškození stojících souší

Tab. 1: Damage type of dead standing trees

Typ poškození / Type of damage	Popis poškození / Description of damage
bez poškození / without damage	kmen bez jakéhokoliv zlomu / stem without any damage
vrškový zlom / top break	zlom jakékoli části horní třetiny koruny (2/3 koruny zůstanou zachovány) / tree break in upper third of crown (at least 2/3 crown present)
korunový zlom / crown break	zlom, který zasáhl více než 1/3 koruny (část koruny, ale stále zachována) / tree break more than 1/3 of crown (part of crown still present)
kmenový zlom / stem break	zlom kmene stromu níže pod korunou, tedy takový, při kterém dojde k odlomení celé koruny / tree break below the crown (whole crown is missing)
zlom pod 1 m / base break	strom zlomený pod 1m výšky / tree break below 1 m
vývrát / windthrow	strom vyvrácený i s kořenem / uprooting trees
živý strom / live tree	

Analýza dat

Pro popis taxačních charakteristik byly použity běžné statistické veličiny (průměr, medián, směrodatná odchylka). Pro určení závislosti DBH na velikosti zlomu byla použita lineární regrese, pro porovnání délky zlomu v různých nadmořských výškách byl použit neparametrický Wilcoxonův test, pro statistické vyhodnocení změny v objemu tlejícího dřeva v jednotlivých stupních rozkladu byl použit T-test na hladině významnosti 0,05.

Statistické zpracování bylo provedeno v programu R – 2.14.1.

VÝSLEDKY

Změna struktury lesa po disturbanci

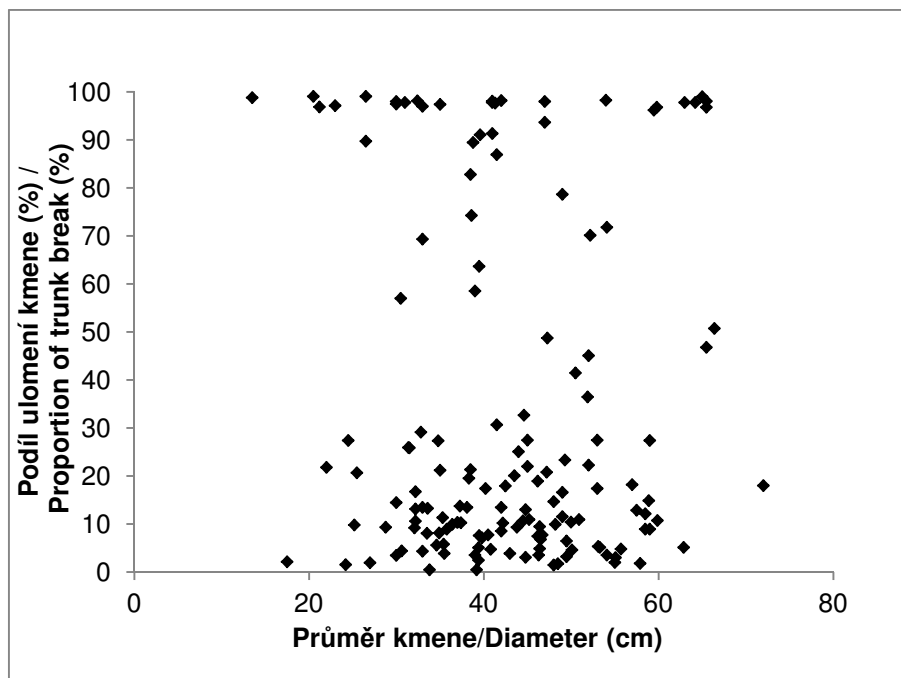
Ve zkoumaných porostech byl ve stromovém patře zastoupen pouze smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) Karst.). Během sledovaného období došlo k odumření 99,4 % živých stromů nad 7 cm DBH, zaměřených v roce 2001 (přežily 4 stromy z 667). Vyvráceno větrem bylo 15

% zaměřených stromů, zbylé stromy odumřely následkem gradace lýkožrouta smrkového. Z odumřelých stromů 65 % stále stojí bez zlomu, nebo pouze s vrškovým zlomem. Korunovým zlomem bylo postiženo 9 % stromů a pouze 10 % stromů se zlomilo více než o polovinu původní výšky (tab. 2). Závislost délky zlomu na DBH se neprokázala ($R = 0,028$; $p = 0,74$), souše se většinou lámou ve vrcholové části nebo naopak velmi nízko, v polovině délky kmene se zlomilo pouze minimum souší (obr. 2). Nadmořská výška neměla vliv na délku zlomu ($W = 42870$, $p = 0,193$).

Tab. 2: Typ a procentuální množství poškození souší po velkoplošné disturbanci.

Tab. 2: Type and percentage of damaged dead trees after large-scale disturbance.

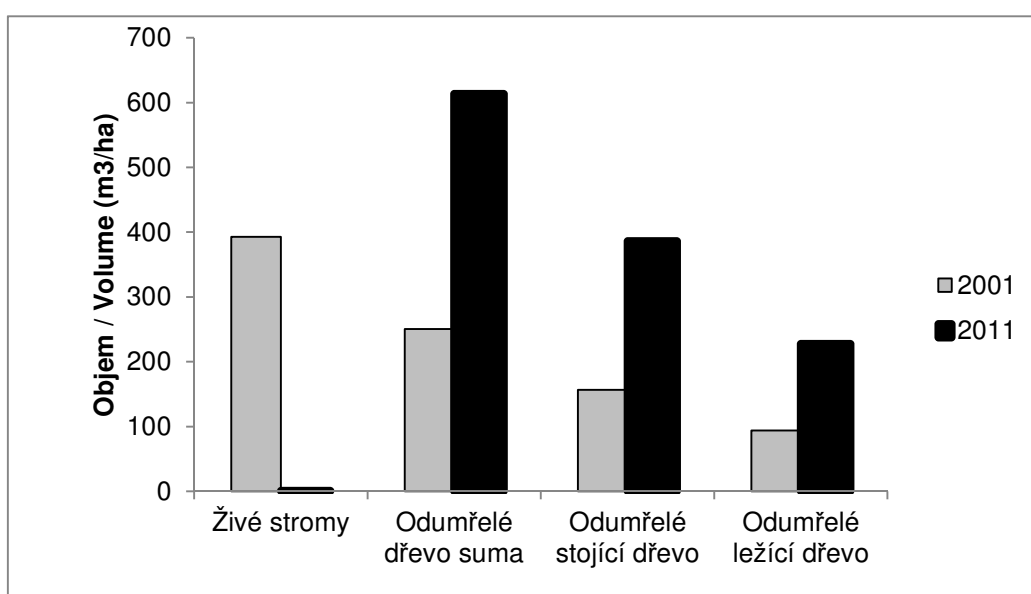
typ poškození / type of damage	ks / n	%
bez poškození / without any damage	324	49
vrškový zlom / top break	109	16
korunový zlom /crown break	57	9
kmenový zlom / stem break	33	5
zlom pod 1 m /base break	43	6
vývrat / windthrow	97	15
Živý strom / live tree	4	1
celkem / total	667	100



Obr. 2: Závislost délky ulomení kmene na průměru kmene, do obrázku nebyly zahrnuty nezlomené kmene a vývraty.

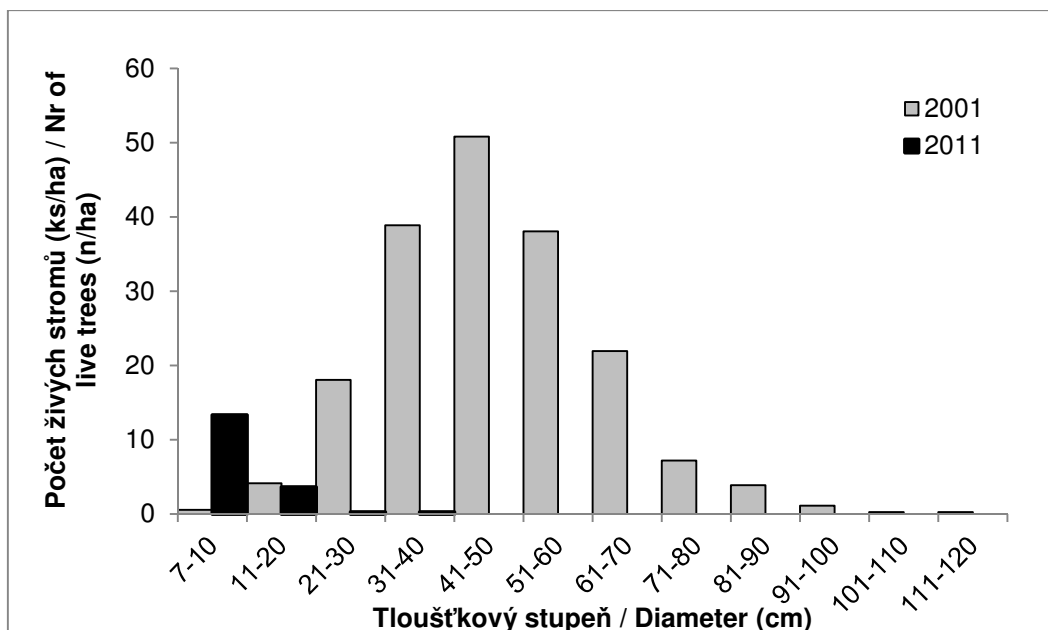
Fig. 2: Dependence of trunk brake on DBH. Trunk without damage and windthrow are not included.

Průměrné množství živých stromů kleslo ze 185 ks/ha (SD 89,5) s výčetní kruhovou základnou 35,9 m²/ha (SD 10,3) na 16 živých stromů na ha (SD 25,0) s průměrnou výčetní kruhovou základnou 0,1 m²/ha (SD 0,2). 93,7 % živých stromů tvoří nově přirostlí jedinci, kteří během sledovaného období dosáhli registrační hranice 7 cm DBH, tloušťkové rozložení všech živých stromů viz obr. 3. V roce 2001 byl objem živých stromů 392,7 m³/ha (SD 99,6) oproti 0,46 m³/ha (SD 1,0) v roce 2011 (obr. 4). Alespoň jeden živý strom se nacházel na polovině ploch, téměř všechny živé stromy se nacházely ve spodní polovině zájmové oblasti (< 1300 m n. m.), na zbylých plochách nebyl evidován žádný živý strom.



Obr. 3: Porovnání objemu živých stromů, celkového množství odumřelého dřeva, stojících souší a ležícího dřeva v jednotlivých letech.

Fig. 3: The comparison of amount of living trees, the total amount of dead wood, standing snags and fallen logs for each year.



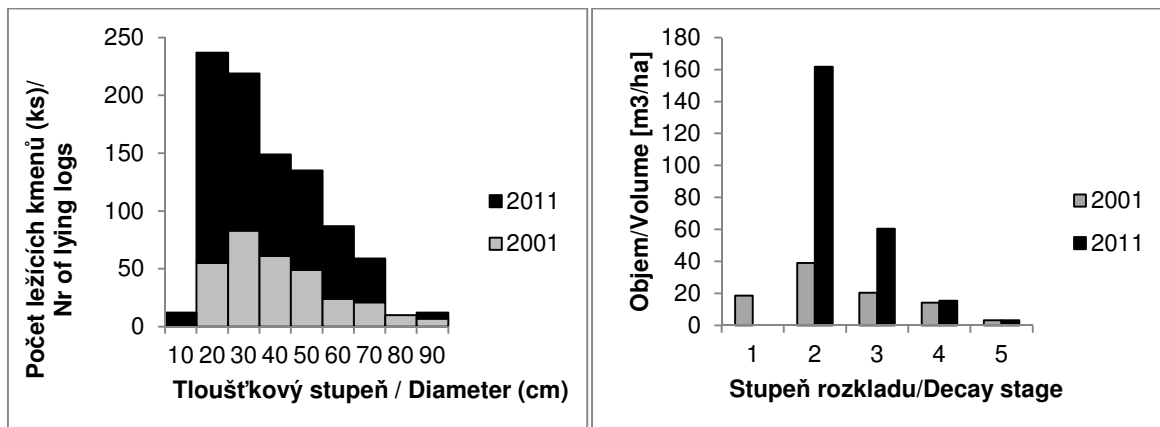
Obr. 4: Tloušťkové rozložení živých stromů v roce 2001 a 2011.

Fig. 4: The diameter distributions of living trees in year 2001 (in grey) and 2011 (in black).

Odumřelé dřevo

Během sledovaného období se objem odumřelého dřeva zvýšil téměř 2,5násobně, průměrná hodnota byla 613 m³/ha. Rozložení objemu souší a ležících kmenů však zůstalo téměř totožné, při prvním měření souše tvořily 62,4 % celkového objemu odumřelé hmoty. Zbýlých 37,6 % připadlo na ležící kmeny, po deseti letech byl poměr 62,8 %, resp. 37,2 %. Počet souší vzrostl ze 128 ks/ha s průměrnou výčetní kruhovou základnou 19,1 m²/ha na 256 ks/ha s výčetní kruhovou základnou 47,7 m²/ha. Celkový průměrný objem stojících souší v roce 2001 činil 156 m³/ha. V roce 2011 průměrná hodnota vzrostla téměř 2,5násobně (386 m³/ha). Počty ležících kmenů se v roce 2001 pohybovaly od 45 do 125 ks/ha s průměrnou hmotností 1,1 m³ a objemem 93,8 m³/ha. V roce 2011 se počty pohybovaly od 100 do 600 ks/ha s průměrnou hmotností 0,9 m³ a objemem 227,7 m³/ha. Všechny směrodatné odchylky pro zmíněné charakteristiky jsou uvedeny v tab. 3. Před odumřením horního stromového patra se v daném území nacházelo nejvíce ležících kmenů s průměrem na silnějším konci v tloušťkové kategorii 20–30 cm, po disturbanci se nejvíce kmenů nachází v kategorii 10–20 cm následováno kategorií 20–30 cm (obr. 5). Objem ležících kmenů vzrostl ve sledovaném období o 142 %. Na rozdíl od roku 2001 se v roce 2011 v I. stupni rozkladu nevyskytovalo žádné tlející dřevo. Signifikantní nárůst nastal ve

stupni rozkladu II a III (t-test, $P < 0.001$), hodnoty stupně rozkladů IV a V se mezi danými roky významně nelišily (obr. 6).



Obr. 5: Počty ležících kmenů v příslušných tloušťkových stupních.

Fig. 5: The numbers of fallen logs in diameter stages.

Obr. 6: Množství tlejícího dřeva v jednotlivých stupních rozkladu před a po disturbanci.

Fig. 6: The amount of dead wood in decay stages before and after the disturbance.

Tab. 3: Charakteristiky odumřelého dřeva.

Tab. 3: Dead wood characteristics.

	2001				2011			
	min	max	Průměr/mean	SD	min	max	Průměr/mean	SD
Objem odumřelého dřeva/Dead wood volume (m ³ /ha)	101	559	250	111	495	824	613	93
Objem souší/Snags volume (m ³ /ha)	38	458	156	100	66	656	385	129
Objem ležící kmeny/Lying logs volume (m ³ /ha)	41	180	94	38	79	429	228	94
Ležící kmeny (ks/ha)/Nr of lying logs (Nr/ha)	45	125	86	22	100	660	262	121
Počet souší (ks/ha)/Nr of snags (Nr/ha)	20	200	128	48	95	520	264	120
Kruhová základna souší/Round base (m ² /ha)	4,5	47,9	19,1	9,5	11,6	67	47,6	12,4
Hmotnatost lež. kmenů/Average volume of lying log (m ³)	0,01	9,1	1,1	1,47	0,01	15	0,88	1,27

DISKUSE

Změna struktury lesa po disturbanci

Námi zjištěná mortalita v zájmové oblasti způsobená gradací lýkožrouta smrkového činila více jak 99 %. V posledních letech se ve střední a východní Evropě sice zabývalo několik studií následky po disturbancích typu vítr nebo přemnožení lýkožrouta smrkového (SPLECHTNA et al. 2005; NAGEL et al. 2006), avšak většina těchto prací pochází ze smíšeného lesa s převahou *Fagus sylvatica* a *Abies alba*. Zaměříme-li se na přirozené lesy s převahou *Picea abies*, tak zatímco práce KUPFERSCHMID, BUGMANN (2005) ze subalpínských smrkových porostů ve Švýcarsku uvádí srovnatelné výsledky mortality (98 %), tak výsledky práce SPROULL et al. (2015) z polské části Tatranského národního parku se výrazně liší. Práce uvádí celkovou mortalitu po kulminaci – retrogradaci pouze 64 %. V našem případě došlo k velkoplošnému odumření porostů během krátké doby (4 roky), přežilo necelé 1 % stromů zaměřených v roce 2001, jednalo se o potlačené stromy s maximální DBH 32 cm. Téměř všechny živé stromy, jejichž naprostá většina pocházela z banky zmlazení, byly zaznamenány ve spodní polovině zájmové oblasti. To podporuje výsledky SVOBODY et al. (2012), kteří ve své studii prokázali, že spodní část naší zájmové oblasti je více heterogenní, s větším množstvím kmenů silnějších dimenzí a s menším zakmeněním. To je podle jejich výsledků dáno rozdílnou disturbanční historií těchto porostů. Banka zmlazení ve spodní části díky menšímu zápoji reagovala rychleji na uvolnění než obnova ve výše položené části zájmové oblasti.

Struktura stromového patra se kompletně změnila, došlo k odumření a částečnému rozpadu horního stromového patra, přežilo jen několik menších stromů. Dalo by se předpokládat, že odumírání bude pozvolnější a selektivnější, nejprve dojde k napadení stromů větších dimenzí (SPROULL et al. 2015), až v další fázi pak k napadení stromů s menším DBH (MEZEI et al. 2014). Také severní expozice naší lokality s nižším osluněním by měla být méně náchylná k napadení (JAKUŠ et al. 2003; MEZEI et al. 2012), na jižních, mnohem teplejších expozicích probíhá vývoj lýkožrouta mnohem rychleji (STADELMANN et al. 2013). Na druhou stranu se uvádí, že topografické podmínky v pozdějších fázích gradace lýkožrouta již nemají vliv na jeho šíření (NELSON et al. 2014). V těchto případech je šíření lýkožrouta spíše závislé na klimatických podmínkách (sucho, vichřice) a dostupnosti hostitelských porostů (WERMELINGER 2004). V našem případě pravděpodobně došlo ke kombinaci více faktorů, které ovlivnily tak rychlý a plošný rozpad mateřských porostů:

orkán Kyrill, který se sice našeho zájmového území dotknul jen částečně, v kombinaci s periodou teplejšího počasí v letech před rozpadem (MATĚJKA 2011), a v neposlední řadě také předurčení (náchylnost) lokality k takto silné disturbanci daná předchozí disturbanční historií (JANDA et al. 2014). Absence silných disturbancí od poloviny 19. do konce 20. století (SVOBODA et al. 2012; JANDA et al. 2014) umožnila nerušený vývoj a vznik porostů s heterogenní strukturou s většinou starých stromů velkých dimenzí, které jsou vhodné pro rychlý nástup gradace (SPROULL et al. 2015). Navíc už při prvním měření byla část porostů zařazena do počáteční fáze stadia rozpadu, nebo do poslední fáze stadia optima (SVOBODA 2005), defoliací, nebo pádem odumřelých stromů došlo k většímu vystavení dřívě uzavřenějších porostů slunečnímu záření (JAKUŠ et al. 2011), které byly více náchylné gradaci postupující z exponovaného hřebenu severně do nižších nadmořských výšek (data správy NP Šumava, nepublikováno).

Rozpad porostu

Naše studie poskytují jedny z prvních výsledků dokumentující rozpad odumřelého porostu po velkoplošné disturbanci v subalpínských lesích střední Evropy. Průměrné množství odumřelého dřeva nacházejícího se v porostu před rozpadem bylo srovnatelné s hodnotami z původních horských smrčín z Polska (ZIELONKA 2006b; HOLEKSA et al. 2007), Slovenska (KORPEL' 1995; MERGANIČ et al. 2003) i České republiky (JANKOVSKÝ et al. 2004). Množství odumřelého dřeva ale i jeho kvalitativní vlastnosti se v daném území výrazně změnilo. Objemy a počty souší a ležících kmenů stouply téměř dva a půl násobně. V našem případě došlo během čtyř let od počátku velkoplošné disturbance, která na některých plochách skončila pouze rok před opakovaným měřením (data Správy NPŠ, nepublikováno), k rozpadu 26 % odumřelých stromů (kmeny zlomené minimálně o polovinu původní délky). Rychlost rozpadu porostu po takto silné kůrovcové disturbanci dosud není zcela jasně popsána. KRANKINA, HARMON (1995) uvádějí, že u stojících kmenů dochází po odumření pouze k malé dekompozici, souše odumřelé následkem hmyzího napadení mohou stát i mnoho let po odumření než dojde k jejich zlomení, udává se rozmezí 20-30 let (STORAUNET, ROLSTAD 2002; ZIELONKA 2006a). To ale nemusí být případ naší lokality, kde bude rozpad podle dosavadních výsledků rychlejší. Pokud jsou stromy okamžitě po odumření osídleny dřevokaznými houbami, lámou se v poměrně krátké době, jen několik let po odumření (SCHWARZE et al. 1997; KUPFERSCHMID 2003), stejně jako u části stromů z naší studie. V zájmovém území se hojně nachází troudnatec pásovaný (*Fomitopsis pinicola*) (POUSKA et al. 2010), který se často vyskytuje na plochách

napadených lýkožroutem smrkovým (BAČE et al. 2012) a urychluje rozpad. Lýkožrout smrkový je navíc jedním z druhů podkorního hmyzu schopných přenášet tento druh houby a usnadnit pomocí děr v kůře jeho vstup do dřeva (PERSSON et al. 2011). Lze očekávat, že přítomnost tohoto druhu v kombinaci s větrem způsobí v několika příštích letech postupný rozpad souší a tím další přísun ležících kmenů (STORAUNET, ROLSTAD 2002; KUPFERSCHMID 2003). STORAUNET, ROLSTAD (2002) poukázali na pozitivní trend mezi časem rozpadu a DBH jednotlivých stromů, to naše dosavadní výsledky nepotvrzují. Tento trend se může projevit s postupným rozkladem.

Ležící kmeny, které s postupujícím rozkladem vytvářejí příhodná mikrostanoviště pro přirozenou obnovu (např. LONSDALE et al. 2008; ZIELONKA 2006a; BAČE et al. 2012), tvořily více jak třetinu z celkového objemu odumřelého dřeva. Největší nárůst ležícího tlejícího dřeva nastal ve stupni rozkladu číslo II a III. Pro přirozené zmlazení smrku jsou vhodnější pokročilejší fáze rozpadu dřeva (HOLEKSA 2001; MOTTA et al. 2006). Největší hustota zmlazení se nachází ve III. a IV. stupni rozpadu (např. BAČE et al. 2012; ZIELONKA 2006b), kdy je dřevo již částečně rozložené (SIPPOLA; RENVALL 1999). Ležící kmen v přímém kontaktu se zemí se takto rozloží za 30-60 let po odumření (ZIELONKA 2006b). Ve stupních rozpadu IV a V jsme žádnou výraznou změnu nezaznamenali, to je dáno pravděpodobně tím, že během sledovaného období sice došlo k určitému posunu mezi stupni rozkladu, ale ne nijak výraznému, 10 let není dostatečná doba pro výraznější posun mezi pokročilejšími stupni rozkladu (ZIELONKA 2006a). Avšak přítomnost dřeva v pokročilejších fázích rozpadu potvrzuje informace z historických materiálů o výjimečnosti tohoto území, které se po dlouhou dobu vyvíjí bez lidských zásahů (JELÍNEK 2005).

ZÁVĚR

Výsledky dokumentují výraznou změnu struktury porostů v zájmové oblasti. Gradace lýkožrouta smrkového způsobila téměř kompletní odumření horního stromového patra. Přežilo několik stromů s největším zastoupením v tloušťkové kategorii do 10 cm a to pouze v níže položené části sledované lokality. Objem odumřelého dřeva se zvýšil téměř 2,5 násobně. Více jak jednu třetinu objemu tvořily ležící kmeny. Největší změna nastala ve stupních rozpadů II a III (málo a středně rozložené kmeny), množství více rozloženého tlejícího dřeva se téměř nezměnilo. Díky hojnému výskytu *F. pinicola* a otevřenosti

porostů umožňující vstup větru do zájmové oblasti lze do budoucna předpokládat celkem rychlý rozpad stojících souší a přibývání ležících kmenů ve stupni rozkladu II. Díky prosvětlení porostu může obnova (banka zmlazení) odrůstat a v poměrně krátké době se počet stromů na lokalitě zvýší. Naše zjištění ukazují, že k téměř kompletnímu odumření horního stromového patra v horských smrčínách může za určitých okolností dojít velice rychle, stejně tak rozpad odumřelých stromů může následně probíhat mnohem rychleji, než se očekávalo.

Poděkování:

Studie byla podpořena Českou zemědělskou univerzitou v Praze (projekt IGA A09/14 a CIGA č. 20164310)

LITERATURA

- BAČE R., SVOBODA M., POUSKA V., JANDA P., ČERVENKA J. 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 266: 254-262.
- BADER P., JANSSON S., JONSSON B. G. 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biological Conservation*, 72 (3): 355–362.
- BÜTLER R., ANGELSTAM P., EKELUND P., SCHLAEPFER R. 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological Conservation*, 119 (3): 305–318.
- ČADA V., SVOBODA M., JANDA P. 2013. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 295: 59–68.
- FRELICH L.E. 2002. *Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests*. Cambridge, Cambridge University Press: 266 s.
- HEURICH M. 2008. Automatic recognition and measurement of single trees based on data from airborne laser scanning over the richly structured natural forests of the Bavarian Forest National Park. *Forest Ecology and Management*, 255: 2416–2433.

- HOLEKSA J. 2001. Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 120 (4): 256-270. DOI: 10.1007/BF02796097
- HOLEKSA J., ZIELONKA T. 2005. Different landscape patterns of subalpine spruce forests in the Tatra Mts and Babia Góra massif (West Carpathians). *Polish Botanical Studies*, (19), 167-175.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S., WODKA M. 2007. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126(2), 303-313.
- HOLUB S. M., SPEARS J. D., LAJTHA K. 2001. A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(11), 1894-1902.
- JAKUS R., GRODZKI W., JEZIK M., JACHYM M. 2003. Definition of spatial patterns of bark beetle *Ips typographus* (L.) outbreak spreading in Tatra Mountains (Central Europe), using GIS.
- JAKUŠ R., EDWARDS-JONÁŠOVÁ M., CUDLÍN P., BLAŽENEC M., JEŽÍK M., HAVLÍČEK F., MORAVEC I. 2011. Characteristics of Norway spruce trees (*Picea abies*) surviving a spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) outbreak. *Trees*, 25(6), 965-973.
- JANDA P., SVOBODA M., BAČE R., ČADA V., PECK J. E. 2014. Three hundred years of spatio-temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 330, 304-311.
- JANKOVSKÝ L., LIČKA D., JEŽEK K. 2004. Inventory of dead wood in the Kněhyně-Čertův mlýn National Nature Reserve, the Moravian-Silesian Beskids. *Journal of Forest Science*, 50(4), 171-180.
- JELÍNEK J. 1997. Historický průzkum – Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava. *Správa Národního parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava*.
- JELÍNEK J. 2005. *Od jihočeských pralesů k hospodářským lesům Šumavy*. Ministerstvo zemědělství České republiky, Úsek lesního hospodářství.
- JONSSON B. G., KRUYNS N., RANIUS T. 2005. Ecology of species living on dead wood – lessons for dead wood management. *Silva Fennica*, 39(2), 289-309.

- JEŽEK K. 2004. Contribution of regeneration on dead wood to the spontaneous regeneration of a mountain forest. *Journal of Forest Science*, 50(9), 405-414.
- KORPEL Š. 1995. *Pralesy Slovenska*. Bratislava, Slovenská akadémia vied 1989. 328 s.
- KRANKINA O. N., HARMON M. E. 1995. Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. In *Boreal Forests and Global Change* (pp. 227-238). Springer Netherlands.
- KULAKOWSKI D., BEBI P. 2004. Range of variability of unmanaged subalpine forests. In *Forum für Wissen* (Vol. 2004, pp. 47-54).
- KUPFERSCHMID A. D. 2003. Succession in a protection forest after *Picea abies* die-back. PhD Thesis. ETH, Zürich, Switzerland, 238 p.
- KUPFERSCHMID A. D., BUGMANN H. 2005. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 205(1), 251-265.
- LATIFI H., HEURICH M., HARTIG F., MÜLLER J., KRZYSZEK P., JEHL H., DECH S. 2016. Estimating over- and understory canopy density of temperate mixed stands by airborne LIDAR data. *Forestry*. cpv032.
- LAUSCH A., FAHSE L., HEURICH M. 2011. Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: A long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecology and management*, 261(2), 233-245.
- 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), 1-22.
- MATEJKA K. 2011: Rozbor průběhu počasí na Churáňově (Šumava) v období 1983–2010 a jeho možná interpretace z hlediska dynamiky ekosystémů. [Analysis of Weather in Churáňov (Bohemia Forest) in the Period 1983–2010 and its Possible Interpretation in Terms of Ecosystem Dynamics.] Praha, IDS: 18. Available at <http://www.infodatasys.cz/climate/globalgradients.pdf> (accessed February 1, 2014).
- MERGANIČ J., VORČÁK J., MERGANIČOVÁ K., ĎURSKÝ J., MIKOVÁ A., ŠKVARENINA J., TUČEK J., MINDÁŠ J. 2003. Monitoring diverzity horských lesov severnej Oravy. Tvrdošín, EFRA, 200.

- MEZEI P., JAKUŠ R., BLAŽENEC M., BELÁNOVÁ S., SMIDT J. 2012. The relationship between potential solar radiation and spruce bark beetle catches in pheromone traps. *Annals of Forest Research*, 55(2), 147.
- MEZEI P., GRODZKI W., BLAŽENEC M., ŠKVARENINA J., BRANDÝSOVÁ V., JAKUŠ R. 2014. Host and site factors affecting tree mortality caused by the spruce bark beetle (*Ips typographus*) in mountainous conditions. *Forest Ecology and Management*, 331, 196-207.
- MÍCHAL I., PETŘÍČEK V. 1999. Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. Praha, Agentura ochrany přírody a krajiny v ČR.
- 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(1), 155-163.
- MÜLLER J., BUBLER H., GOBNER M., RETTELBACH T., DUELLI P. 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*, 17(12), 2979-3001.
- MÜLLER J., NOSS R. F., BUSSLER H., BRANDL R. 2010. Learning from a “benign neglect strategy” in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biological Conservation*, 143(11), 2559-2569.
- NAGEL T. A., SVOBODA M., DIACI J. 2006. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus–Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and management*, 226(1), 268-278.
- NELSON K. N., ROCCA M. E., DISKIN M., AOKI C. F., ROMME W. H. 2014. Predictors of bark beetle activity and scale-dependent spatial heterogeneity change during the course of an outbreak in a subalpine forest. *Landscape ecology*, 29(1), 97-109.
- NEUHÄSLOVÁ Z. 2001: Mapa potenciální přirozené vegetace národního parku Šumava. *Silva Gabreta, Supplementum1*: 1–190.
- ÓDOR P., HEILMANN-CLAUSEN J., CHRISTENSEN M., AUDE E., VAN DORT K. W., PILTAVER A., VAN HEES A. F. M. 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation*, 131(1), 58-71.
- PERSSON Y., IHRMARK K., STENLID J. 2011. Do bark beetles facilitate the establishment of rot fungi in Norway spruce?. *Fungal Ecology*, 4(4), 262-269.

- 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. *European journal of forest research*, 129(2), 219-231.
- SANIGA M. 2001. Dynamika zmeny podielu mrtveho dreva v smrkovom pralese v rámci jeho vývojového cyklu. *Acta Facultatis Forestalis, Zvolen–Slovakia*, XLIII, 295-308.
- SCHWARZE F., LONSDALE D., FINK S. 1997. An overview of wood degradation patterns and their implications for tree hazard assessment. *Arboricultural J.* 21: 1-32.
- SIPPOLA A. L., RENVALL P. 1999. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: a 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 115(2), 183-201.
- SPLECHTNA B.E., GRATZER G., BLACK B. A. 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest—A spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 511-522.
- SPROULL G.J., ADAMUS M., BUKOWSKI M., KRZYŻANOWSKI T., SZEWCZYK J., STATWICK J., SZWAGRZYK J. 2015. Tree and stand-level patterns and predictors of Norway spruce mortality caused by bark beetle infestation in the Tatra Mountains. *Forest Ecology and Management*, 354, 261-271.
- 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(10), 1801-1812.
- SULLIVAN T., SULLIVAN D. S. 2001. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems. II. Diversity and population dynamics of small mammals. *Journal of Applied Ecology*, 38 (6): 1234–1252.
- STADELMANN G., BUGMANN H., MEIER F., WERMELINGER B., BIGLER C. 2013. Effects of salvage logging and sanitation felling on bark beetle (*Ips typographus* L.) infestations. *Forest Ecology and Management*, 305, 273-281.
- SVOBODA M. 2005. Množství a struktura mrtvého dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezná. *Zprávy lesnického výzkumu*. 50 (1), 33.
- SVOBODA M., JANDA P., NAGEL T. A., FRAVER S., REJZEK J., BAČE R. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of vegetation science*, 23(1), 86-97.

- SWANSON M. E., FRANKLIN J. F., BESCHTA R. L., CRISAFULLI C. M., DELLASALA D. A., HUTTO R. L., LINDENMAYER B. D., SWANSON F. J. 2010. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(2), 117-125.
- ULICZKA H., ANGELSTAM P. 2000. Assessing conservation values of forest stands based on specialised lichens and birds. *Biological Conservation*, 95(3), 343-351.
- VYSKOT M. 1981. *Československé pralesy*. Academia, Praha, 118-121.
- WERMELINGER B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - a review of recent research. *Forest ecology and management*, 202(1), 67-82.
- YAO W., KRZYSZEK P., HEURICH M. 2012. Tree species classification and estimation of stem volume and DBH based on single tree extraction by exploiting airborne full-waveform LiDAR data. *Remote Sensing of Environment*. 123, 368-380.
- ZIELONKA T. 2006a. Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine spruce forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(10), 2614-2622.
- ZIELONKA T. 2006b. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement?. *Journal of Vegetation Science*, 17(6), 739-746.

CHANGES IN STAND STRUCTURE AND DEAD WOOD QUANTITY AND QUALITY IN A MOUNTAIN SPRUCE FOREST AFTER SEVERE DISTURBANCE.

SUMMARY

The aim of this paper was to describe the changes in stand structure characteristics in interaction with altitude and determine the changes in amount and qualitative characteristics of dead wood before and after the disturbance (i.e. windstorm and bark beetle outbreak). We addressed the following questions: (i) How did the structure of former stands change after the severe bark beetle (*Ips typhographus* L.) disturbance? (ii) What was the effect of stand structure and altitude on mortality? (iii) Is the distribution of new recruitment (individuals which reached DBH 7 cm during the study period) regular? (iv) How did the quantitative and qualitative characteristics of dead wood change during the study period?

During the study period, 99.4% of living trees died. Only 15% of them were destroyed by windstorm, while the remaining 85% died as consequence of bark beetle outbreak.

Sixty five percent of snags is still standing without any damage or only with top break, all type and percentage of damage dead trees are reported in Tab. 2.

The recruitment intensity of new trees (DBH > 7 cm) was 16 trees/ha. New trees were present mostly at lower altitudes (< 1300 m a.s.l.), where the stand was more structurally heterogeneous. The diameter distributions of living trees in years 2001 and 2011 are shown in Fig. 4.

DBH had no influence on the decay rate of single trees, most of dead trees was broken either at the top or at the lower part of the stem (Fig 2).

After 10 years, the amount of dead wood was increased by a factor of 2.5, the mean value of dead wood was 613 m³/ha (Tab. 2), but there was almost no change in the proportion of lying logs and standing snags before (37.6% and 62.4% of the total volume for logs and snags, respectively) and after disturbance (37.2% and 62.8% of the total volume for logs and snags, respectively). During the study period, the volume of lying logs increased by 142%. A significant increase was recorded on low and medium decayed logs, decay stage II and III (t-test, P < 0.001; Fig. 6).

Our results show a significant change in the structure of the studied forest stands. During four years, bark beetle outbreak caused the almost complete death of parent stands. We assume that also disintegration of dead stands will be very fast. *Fomitopsis pinicola* is able to speed up disintegration of snags. Its abundant presence in study area in combination with strong wind will be the main factor supporting this disintegration. Number of studies proved that severe disturbance events followed by canopy dieback change environmental conditions. Improved light condition could ensure favourable environment for the growth of advance regeneration. Therefore, we predict that, in this locality, the number of live trees will increase in a relatively short time.

5.2.Článek 2 (rukopis připravený k odeslání)

Červenka, J., Bače, R., Zenáhlíková, J., & Svoboda, M. in prep. **Struktura přirozené obnovy horského smrkového lesa bezprostředně po odumření horního stromového patra.**

Struktura přirozené obnovy horského smrkového lesa bezprostředně po odumření horního stromového patra

Structure of natural regeneration in mountain spruce forest immediately after parent stand dieback

JAROSLAV ČERVENKA^{1,2)} - RADEK BAČE²⁾ - JITKA ZENÁHLÍKOVÁ¹⁾ - MIROSLAV SVOBODA²⁾

¹⁾ Národní park Šumava, Sušická 339, CZ-34192 Kašperské Hory, Česká republika

²⁾ Fakulta lesnická a dřevařská, Česká zemědělská univerzita, Kamýcká 1176, CZ-16521 Praha, Česká republika

Abstract

Structure and composition of natural regeneration is crucial point for the future look of the mountain spruce forests (*Picea abies* L. Karst) after the severe disturbance. Aim of this study was to test three hypotheses: H1 Stand is dominated by regeneration already established before the disturbance (advance regeneration); H2 Tree species composition remains unchanged; H3 Regeneration structure does not change with altitude and with different stand characteristics. Natural regeneration of spruce and rowan (*Sorbus aucuparia* L.) is successful. Mean seedlings (<130 cm) density was 4000 individuals per hectare, rowan covered 2% of regeneration. Density of saplings (≥130 cm) was 252 individuals per hectare and 19% belonged to the rowan. Advance regeneration created 88% of all regeneration. Most preferred microsites were mosses (32% of individuals), the nearest neighbourhoods of living mature trees or snags (28% of individuals) and dead wood (27% of individuals). We didn't find significant differences along the elevation gradient in numbers of seedlings, but we find significant differences in numbers of saplings. Density of saplings significantly decreased with increasing altitude. Even 100 m elevation gradient has major impact on growth rate of regeneration. Although the variability of stand characteristic was high, no significant effect was recorded on regeneration density in both height categories for spruce and rowan.

Key words: Norway spruce, advance regeneration, altitude, bark beetle disturbance

ÚVOD

Disturbance jsou nedílnou součástí dynamiky mnoha ekosystémů po celém světě (FRANKLIN et FRELICH 2002, GROMSTEV 2002, BOUGET et DUELLI 2004, KULAKOWSKI et BEBI 2004). Nejčastějším typem narušení v podmínkách střední Evropy jsou disturbance způsobené větrem a v případě smrkových porostů především přemnožení lýkožrouta smrkového (*Ips typhographus* L.) (KULAKOWSKI et BEBI 2004). Počet a intenzita

disturbancí se v posledních desetiletích zvýšily (LAUSCH et al. 2011). Teplejší klima způsobuje fyziologický stres stromů a urychluje rozvoj kůrovců (RAFFA et AUKEMA 2008, SEIDL et al. 2014), s rostoucí klimatickou změnou se proto dá očekávat i rostoucí intenzita disturbancí (BENZ et al. 2010, SEIDL et al. 2014). Každá disturbance po sobě zanechá určitý odkaz, tzv. biologické dědictví (FRANKLIN et FRELICH 2002; ČADA et al. 2013), kterým může být struktura předchozího porostu, množství tlejícího dřeva nebo přirozená obnova vzniklá před odumřením mateřského porostu (banka zmlazení).

Kůrovcové disturbance s sebou přinášejí zcela jiné podmínky pro přirozenou obnovu než disturbance v podobě ohně nebo větru. Hlavní rozdíly lze spatřit v tom, že porosty neodumírají najednou, ale trvá to několik let (SPOULL et al. 2015, ČERVENKA et al. 2016), v průběhu odumírání mateřského porostu se postupně mění také porostní mikroklima (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, METSLAID et al. 2007). V případě kůrovcové disturbance nedochází k narušení půdy, vegetačního krytu a především banky zmlazení přirozené obnovy (STORANET et ROLSTAD 2004). Banka zmlazení a její struktura je biologickým dědictvím, které řídí proces přirozené obnovy těchto ekosystémů (FRANKLIN et FRELICH 2002, SVOBODA et al. 2010) a je odkazem porostu minulého (WILD et al. 2014, BAČE et al. 2015). Proces obnovy horských smrkových lesů střední Evropy související s kůrovcovou gradací, který byl již částečně popsán (HOLEKSA et al. 2007, ZEPPENFELD et al. 2015), je zcela unikátním z pohledu jiných typů disturbancí. Proto není možné aplikovat poznatky získané z prací šetřící jiné typy disturbancí (GROMSTEV 2002, GOETZ et al. 2007), nebo z prací pocházejících z porostů s homogennější strukturou např. ve Skandinávii (ANGELSTAM et KUULUVAINEN 2004) na porosty středoevropských horských smrčín postižených kůrovcovou gradací.

Management těchto porostů a jejich budoucí vzhled je kontroverzním tématem ať už v chráněných oblastech nebo v lesech hospodářských. Klíčovým faktorem pro rozhodování je znalost fungování procesu přirozené obnovy a jejího množství. Obnova vyskytující se v porostech po disturbancích určuje budoucí vzhled a vývoj těchto ekosystémů (SVOBODA et al. 2010). Proto je velkou výzvou porozumět režimu obnovy porostů po odumření horního stromového patra. Doposud máme jen málo znalostí o tom, jaký vliv má struktura původního porostu nebo nadmožská výška na stav nově vznikajícího porostu resp. na banku zmlazení. Stávající vědecké práce se neshodují v tom, jak velký je podíl obnovy uchycené před disturbancí oproti zmlazení uchycenému v průběhu nebo po disturbanci. Některé studie tvrdí, že semenáčky, které vyklíčí v průběhu nebo po disturbanci, tvoří jen

relativně malou část obnovy (SVOBODA et al. 2010 NOVÁKOVÁ et al. 2015). Naopak jiné studie zjistily, že zmlazení uchycené po započatí disturbance může tvořit převážnou část obnovy (WILD et al. 2014, MACEK et al. 2016). Navíc většina studií se zaměřuje na obnovu od určité výšky (ZEPPENFELD et al. 2015). My jsme sledovali veškeré zmlazení nacházející se v porostu nezávisle na výšce, neprodleně po kůrovcové disturbanci. Tento článek jmenovitě ověřuje následující hypotézy:

H1 Většina přirozené obnovy vznikla ještě před odumřením mateřského porostu

H2 Druhové složení dřevin se po disturbanci nemění

H3 Struktura obnovy se neliší s nadmořskou výškou a předchozí strukturou porostu (biologické dědictví)

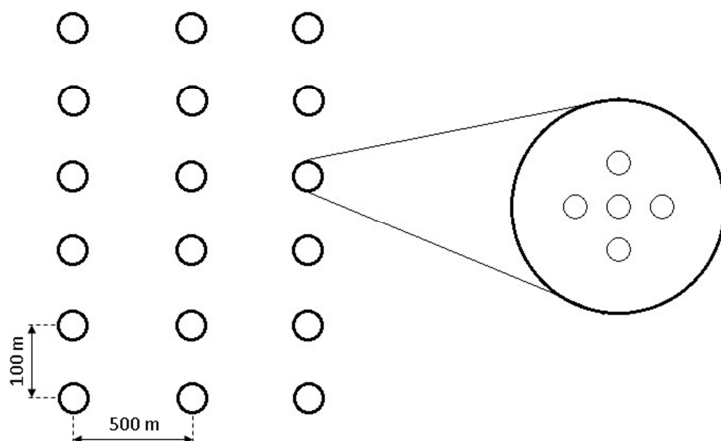
MATERIÁL A METODIKA

Lokalita

Tato studie pochází z oblasti horských smrčín Národního parku Šumava. Zájmová oblast se jmenuje Trojmezna a nachází se v oblasti mezi vrcholy Třístoličník a Trojmezna podél hranice s Německem. Oblast byla od roku 1933 vedena jako národní přírodní rezervace až do doby, kdy se vznikem NP byla zařazena do 1. zóny ochrany přírody. Jedná se o jeden z nejzachovalejších komplexů horských smrčín v ČR bez výrazného vlivu člověka (JELÍNEK 2005; SVOBODA et al. 2010, ČERVENKA et al. 2016). Struktura a charakter porostů v posledních 300 letech byl v dané oblasti utvářen režimem méně častých disturbancí střední síly (odstraňující méně než 50 % úrovnových stromů, JANDA et al. 2014). V oblasti došlo v nedávné době ke kompletnímu odumření horního stromového patra následkem velmi silné disturbance (SVOBODA et al. 2010). Porosty byly již částečně narušeny lýkožroutem smrkovým (*Ips typhpographus* L.) na počátku tohoto století, následně se v roce 2007 přes území NP přehnal ničivý orkán Kyrill, který nastartoval kůrovcovou gradaci, která do roku 2010 postihla celou zájmovou oblast (ČERVENKA et al. 2016). Napadané porosty v této oblasti byly ponechány samovolnému vývoji, což nám poskytlo příležitost studovat přirozenou obnovu po kůrovcové disturbanci.

Na mírném severním svahu se sklonem do 8° byly založeny tři výškové transekty. Dohromady 18 kruhových ploch (3 x 6 ploch o velikosti 0,2 ha) s rozpětím nadmořských výšek od 1220 do 1340 m n. m. Vzdálenost mezi výškovými transektami je 500 m a vertikální vzdálenost středů ploch na ose transektu je 100 m (obr. 1). Roční úhrn srážek je

zde cca 1400 mm a průměrná roční teplota se pohybuje kolem 4 °C (VYSKOT et al. 1981). Rostlinná společenstva jsou klasifikována jako *Athyrio alpestris-Piceetum* (NEUHÄUSLOVÁ 2001).



Obr. 1: Zobrazení výškových transektů (vzdálenost mezi transekty je 500 m, vzdálenost na ose transektu je 100 m) a menších plošek pro šetření přirozené obnovy.

Fig. 1: Schema of 18 permanent research plot (distance between transects is 500m, distance between plots through transect is 100 m).

Sběr dat

Na všech plochách byla pomocí technologie Field-Map v roce 2012 zaměřena přesná poloha a určeno mikrostanoviště přirozeného zmlazení, které dosahovalo minimální výšky 1,3 m, dále v textu označováni jako „vyšší jedinci“. Inventarizaci zmlazení menšího než 1,3 m - „nižší jedinci“, probíhala na 5 menších kruhových plochách o velikosti 25 m², které byly založeny na každé z 18 ploch. Jedna plocha měla střed shodný se středem již vytyčené plochy, ostatní 4 plochy pak měly střed vzdálený 10 m od středu již vytyčené plochy a to vždy na každou světovou stranu (S, J, V, Z; vzdálenosti byly měřeny pomocí přístroje Haglöf Vertex III Hypsometr (výškové rozlišení 0,1 m, vzdálenostní rozlišení 0,01 m), světové strany určeny pomocí příslušenství technologie Field-Map). Na každé ploše byl udělán fytoecologický snímek standardními metodami. U veškerého zmlazení byl určen druh, zaznamenán počet, přesná výška a mikrostanoviště, na kterém se přirozené zmlazení nacházelo. Mikrostanoviště bylo definováno podle dominantního druhu vegetace nebo pokryvu v nejbližším okolí jedince obnovy. Byla rozlišována následující mikrostanoviště: hrabanka, kláda, pahýl, vývrát, pata kmene a vegetace, která byla dále

rozdělena na kategorii mech, brusnice borůvka, třtina chloupkatá, metlička křivolaká, bika lesní a kapradiny. U mrtvého dřeva bylo s použitím železného hřebu (délka 20 cm, průměr 7 mm) rozlišováno pět stupňů rozkladu (SIPPOLA et RENVALL 1999).

Zpracování dat

Pro určení obnovy uchycené před disturbancí (banka zmlazení) jsme použili specifický vztah mezi výškou a věkem obnovy pocházející z dané lokality. Věk byl určen pomocí počítání ročních přeslenů a jizev na kmínku stromku. Tato metoda byla ověřena v dendrologické laboratoři, kde byl věk přesně spočítán pomocí letokruhů a porovnán s naším odhadem ($r = 0,75$; $N = 50$; $P < 0.001$), výsledky se shodují s jinými studii (BAČE et al. 2011). Z více jak 6000 jedinců obnovy byla určena průměrná výška jedinců dosahujících 5 let (interval od počátku disturbance po sběr dat), hodnota 10,2 cm pak byla použita jako mezní pro určení podílu banky zmlazení a obnovy uchycené v průběhu disturbance.

Dále jsme testovali závislost počtu obnovy (smrku i jeřábu) na porostních charakteristikách a nadmořské výšce. Porostní charakteristiky byly reprezentovány průměrnou DBH, počtem stromů, kruhovou základnou a zápojem. Testování bylo provedeno pomocí zobecněných lineárních modelů s negativně binomickým rozdělením. Přednostně jsme pomocí variance inflačních faktorů (VIF) ověřili kolinearitu potenciálních vysvětlujících proměnných (MANSFIELD et HELMS 1982). Hodnota VIF byla pro jednotlivé vysvětlující proměnné spočtena použitím hodnoty R^2 lineární regrese této proměnné (na levé straně) a postavena proti všem zbylým vysvětlujícím proměnným (na pravé straně):

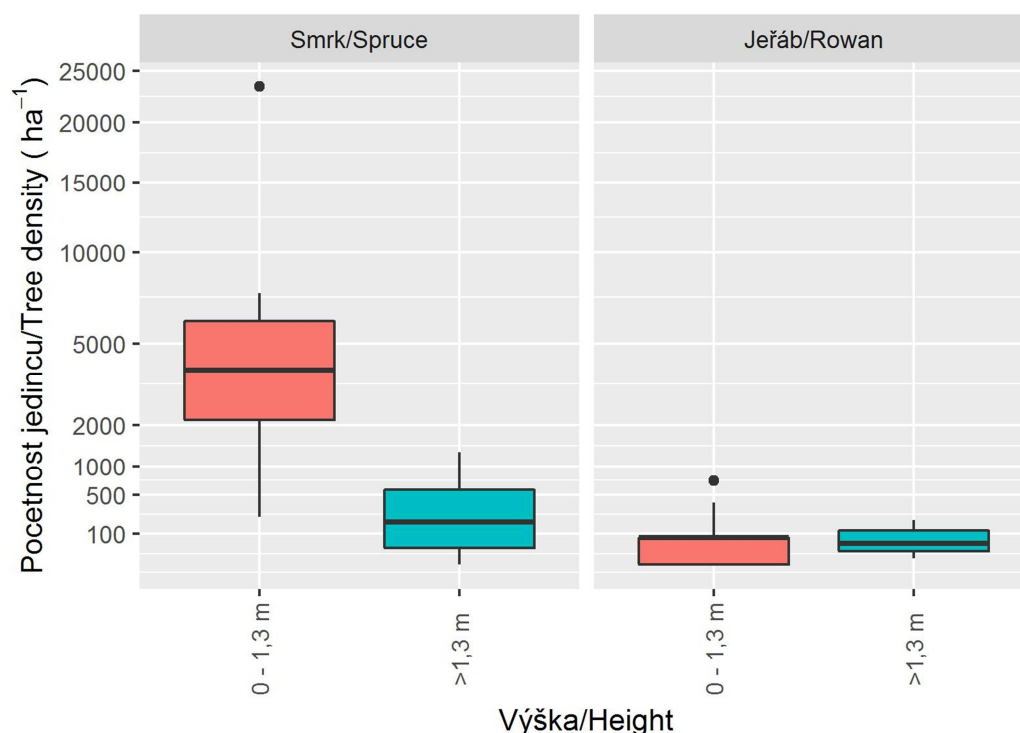
$$VIF_j = \frac{1}{1 - R_j^2}$$

Každá vysvětlující proměnná s hodnotou VIF vyšší než 5 byla postupně odstraněna (hodnoty VIF byly opět přepočteny po každém odstranění jedné proměnné). Na tomto základě byly určeny vysvětlující proměnné, které nebyly významně korelovány s ostatními vysvětlujícími proměnnými. Tyto nezávislé proměnné byly následně testovány pomocí negativně binomických modelů. Jednotlivé kandidátní negativně binomické modely byly porovnávány Chí testem při postupném (zpětném) odebrání vysvětlujících proměnných. Statistická významnost konečných modelů byla ověřena testem dobré shody s použitím Chí testu, residuální deviance a stupňů volnosti. Výpočty byly provedeny softwaru R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2014).

VÝSLEDKY

Struktura obnovy

Bezprostředně po velkoplošné disturbanci byla na plochách zaznamenána pouze obnova dvou dřevin, smrku ztepilého (*Picea abies*) a jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*). Počet nižších (<130 cm) i vyšších (≥ 130 cm) jedinců u obou dřevin byl mezi zkoumanými plochami velmi variabilní (obr. 2). Hodnoty nižšího zmlazení se pohybovaly od 240 do 23 520 jedinců na ha s mediánem 4 000 ks/ha. Smrk tvořil 98 % nalezeného zmlazení, zbylá 2 % připadla na jeřáb. U vyššího zmlazení byl minimální nalezený počet obnovy 5 jedinců na hektar, naopak největší zaznamenaný počet byl 1 430 jedinců na hektar. Medián evidovaného množství vyššího zmlazení byl 252 ks/ha, s vyšším zastoupením jeřábu, které tvořilo 19 %.



Obr. 2: Početnost obnovy smrku a jeřábu v jednotlivých výškových třídách (0 - 1,3 m resp. $\geq 1,3$). Zobrazeno pomocí krabicových grafů reprezentujících medián, kvartily a rozpětí dat.

Fig. 2: Density of spruce and rowan regeneration for each height categories (0 - 1,3 m resp. $\geq 1,3$). Box plots represent median, quartile and range of data.

Průměrná výška u nižších jedinců obnovy bez ohledu na dřevinu činila 37 cm (± 29 SD) resp. 183 cm (± 59 SD) u vyšších jedinců obnovy. Průměrnou výšku obnovy pro jednotlivé

dřeviny a výškové kategorie udává tab. 1. Zmlazení smrku uchycené před disturbancí (banka zmlazení) zaujímalo celkově 88 %, na jednotlivých plochách se podíl banky zmlazení pohyboval od 68 % do 100 %.

Tab. 1: Průměrná výška obnovy a její směrodatná odchylka pro jednotlivé dřeviny a výškové kategorie.

Tab. 1: Average height of regeneration for both species in different height categories.

dřevina	výšková kategorie	medián výšky (cm)	průměrná výška (cm)	SD
smrk	0 - 1.3 cm	27	36	28
	≥ 1.3 cm	165	183	57
jeřáb	0 - 1.3 cm	83	75	34
	≥ 1.3 cm	162	186	69
vše	0 - 1.3 cm	28	37	29
	≥ 1.3 cm	165	183	165

Mikrostanoviště

Nejvíce preferovanými mikrostanovišti pro obnovu smrku, které dosáhly procentuálně podobných hodnot, jsou mech (32 % jedinců), pata stromu nebo souše (28 % jedinců) a tlející dřevo (27 % jedinců). Semenáčky se nacházely pouze na tlejícím dřevě, které se zde vyskytovalo už před disturbancí (od stupně rozkladu III). Travniny, kapradiny a byliny, které měly největší pokryvnost, byly obsazeny minimálně (8 %), podobně jako hrabanka (5 %).

Vliv porostních charakteristik a nadmořské výšky na početnost obnovy

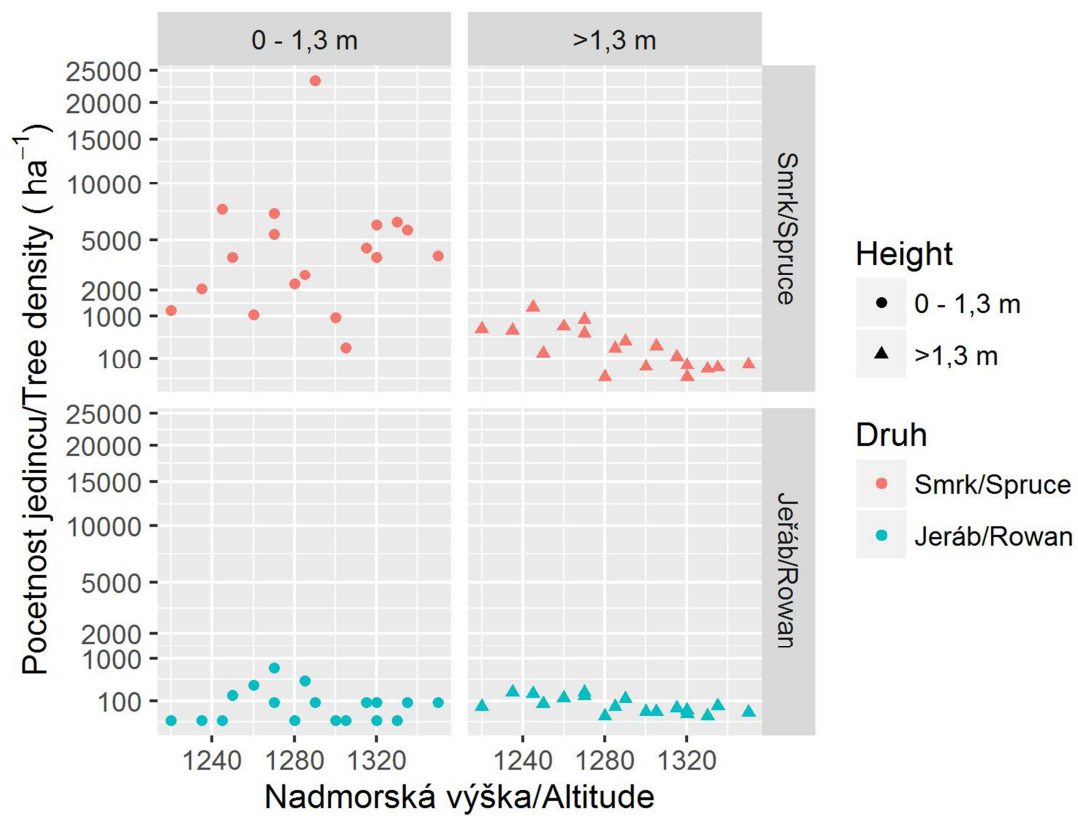
Přestože variabilita porostních charakteristik byla ve studované oblasti vysoká (tab. 2), nepodařilo se u nižšího zmlazení smrku prokázat vliv ani jedné z námi sledovaných porostních charakteristik. Početnost nižší obnovy se neměnila ani s nadmořskou výškou. U nižší obnovy jeřábu nebylo možné testovat početnost oproti vysvětlujícím proměnným z důvodu malého počtu jedinců na jednotlivých plochách.

Tab. 2: Porostní charakteristiky před disturbancí (DBH, počet stromů, kruhová základna, plocha korun) a nadmořská výška jednotlivých výzkumných ploch.

Tab. 2: Stand characteristics before disturbance (DBH, number of trees, basal area, crown area) and altitude for each permanent plot.

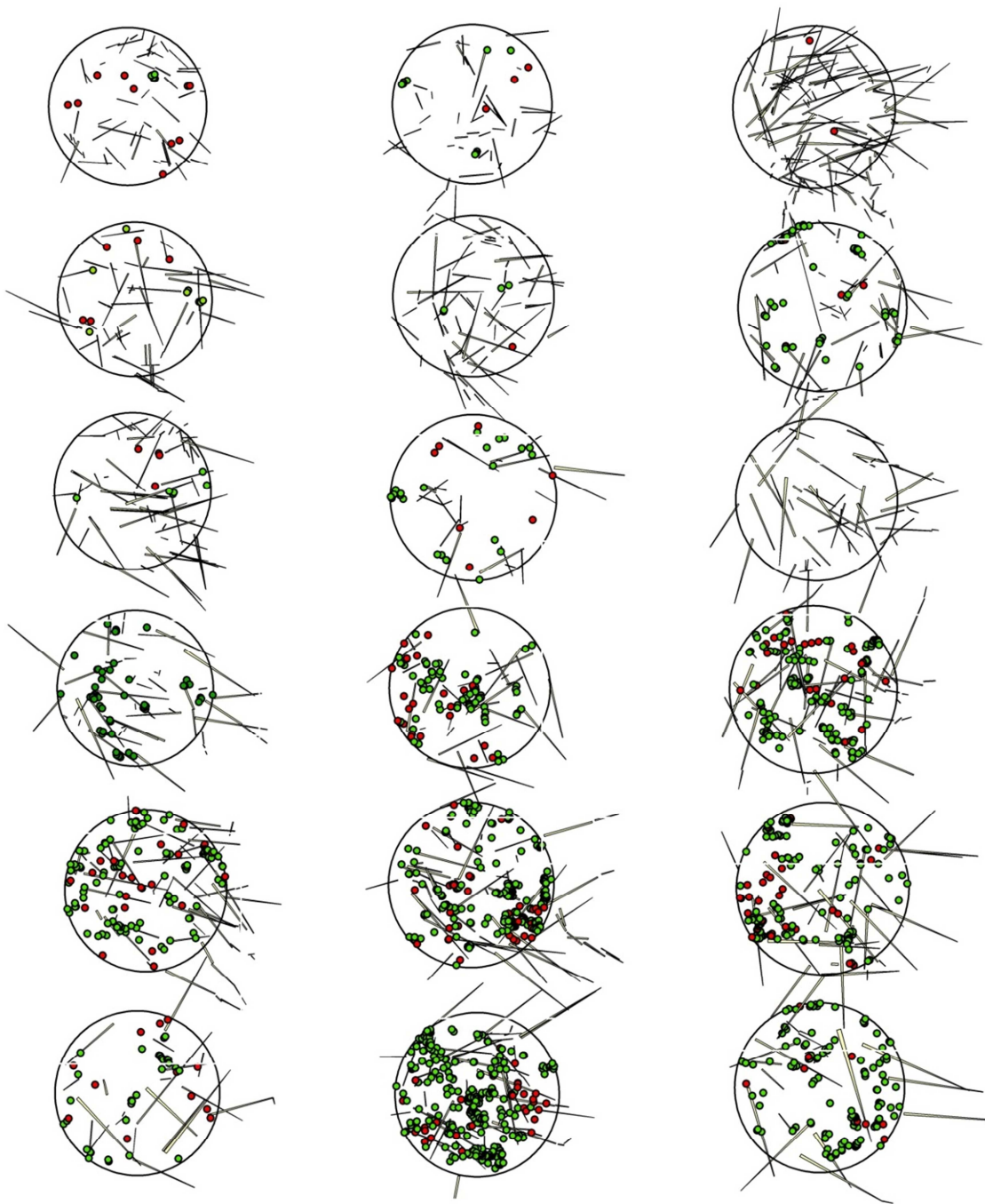
Plocha	DBH (m)	SD	Počet stromů (ks)	G (m²)	Plocha korun (m²)	Nadmořská výška
1	0.53	0.24	43	12.2	562.4	1250
2	0.51	0.14	60	13.3	592.8	1270
3	0.49	0.16	60	11.9	364.1	1285
4	0.41	0.11	83	11.1	626.1	1300
5	0.40	0.12	81	11.6	578.4	1320
6	0.33	0.11	125	10.7	768.2	1335
7	0.44	0.18	56	10.0	253.6	1245
8	0.54	0.20	39	10.8	352.9	1270
9	0.48	0.18	56	10.9	551.1	1290
10	0.46	0.14	77	12.9	854.3	1315
11	0.39	0.13	106	13.3	1025.6	1330
12	0.36	0.10	117	11.6	747.7	1350
13	0.47	0.29	30	8.1	478.5	1220
14	0.60	0.16	41	12.8	481.0	1235
15	0.56	0.13	45	11.9	138.8	1260
16	0.48	0.18	54	10.4	314.2	1280
17	0.44	0.16	58	9.6	546.6	1305
18	0.37	0.12	95	11.4	752.9	1320

U jedinců vyššího zmlazení měla signifikantní vliv na početnost smrku a jeřábu pouze nadmořská výška, jako jediná z vysvětlujících proměnných. Variabilita vysvětlená nadmořskou výškou činila 40 % resp. 37 % z celkové variability početnosti pro smrk a jeřáb. Závislost početnosti zmlazení na nadmořské výšce je zobrazena v obr. 3. Se stoupající nadmořskou výškou se vyskytuje mnohem více obnovy s homogenní výškou, výška jedinců je obecně nižší. U obnovy přesahující výšku 1,3 m se 90 % jedinců nacházelo ve spodní polovině sledované oblasti (obr. 4). Důsledkem toho je fakt, že ve spodní části sledované oblasti vznikají více heterogenní porosty, než tomu je ve vyšších částech (obr. 5). Závislost podílu zmlazení smrku, uchyceného před disturbancí na nadmořské výšce se prokázat nepodařilo, ač na obr. 6 vidíme mírně klesající (neprůkaznou) tendenci.



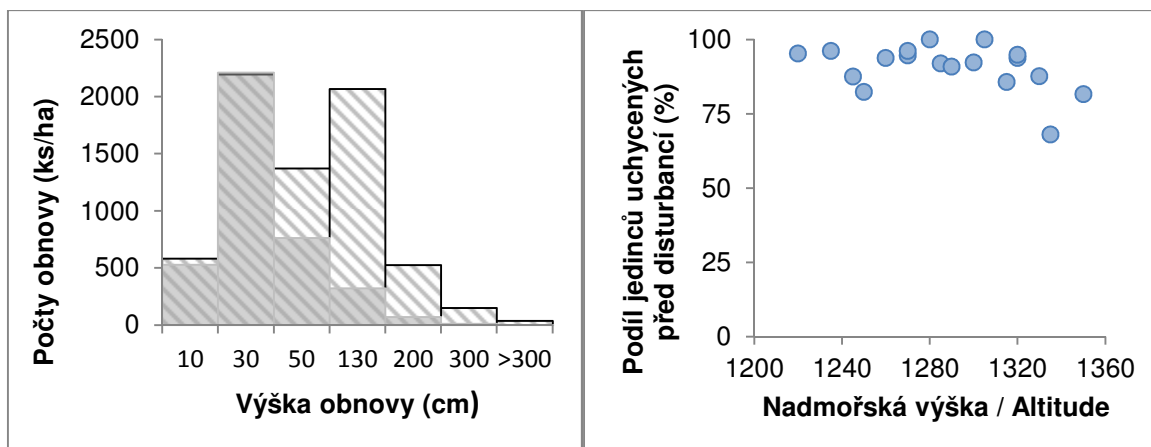
Obr. 3: Početnost obnovy pro smrk a jeřáb v závislosti na nadmořské výšce.

Fig. 3: Spruce and rowan density in different altitude.



Obr. 4: Grafické znázornění rozmístění ležících kmenů a přirozené obnovy ($\geq 1,3\text{m}$) na sledovaném území. Zelené barva označuje jedince smrku ztepilého, červená značí jeřáb ptačí. Nadmořská výška daných ploch se pohybovala od 1250 (spodní část obrázku) – 1350 m (horní část obrázku).

Fig. 4: The map of distribution of fallen logs and natural regeneration ($\geq 1,3\text{m}$) in area of interest. Green colour marks the spruce regeneration, red colour shows regeneration of rowan. Altitude ranges? from 1220 m a.s.l. (bottom of the picture) till 1340 m a.s.l.



Obr. 5: Výškové rozložení obnovy ve spodní (šrafovaní) a horní části lokality (šedá barva). Lokalita vydělena v polovině transektu, kde došlo k největšímu zlomu u obnovy přesahující výšku 1,3 m.

Fig. 5: Height distribution of regeneration at the bottom part (hatch) and upper part of the site (grey colour). Locality was divided in half, where was biggest change in numbers of regeneration higher than 1.3 m.

Obr. 6: Závislost podílu obnovy smrku uchycené před disturbancí na nadmořské výšce.

Fig. 6: Dependence of advance regeneration portion on altitude.

DISKUSE

Přírozená obnova vyskytující se v porostech po velkoplošných disturbancích určuje budoucí vzhled těchto lesů, pokud by došlo k selhání přírozené obnovy, mohlo by to mít dlouhodobý efekt na celý ekosystém (GRASSI et al. 2004). V mnoha případech podporují disturbance nárůst pionýrských druhů a tím po určitou dobu zvyšují biodiverzitu narušených porostů (KUULUVAINEN et AAKALA 2011). V našem případě, v podmínkách středoevropských horských smrčín, zůstalo druhové složení stejné jako u mateřského porostu (HEURICH 2009; ZEPPENFELD et al. 2015), v porostu se vyskytuje především zmlazení smrku s příměsí jeřábu. Přeskočením pionýrské fáze obnovy je popřena klasická teorie vývoje lesa po velkoplošné disturbanci, jak popisuje KORPEL (1995). Druhové složení se v našich podmínkách nemění, horská smrčina se bezprostředně po velkoplošném rozpadu následkem lýkožrouta smrkového znovu obnovuje především smrkem. Zastoupení jeřábu bylo v našem případě minoritní především u nižší obnovy, což je ve shodě se studii z oblastí subalpínských lesů (MERGANIČ et al. 2003; JONÁŠOVÁ et PRACH 2004; ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011, NOVÁKOVÁ et EDWARDS-JONÁŠOVÁ 2015). U vyšších jedinců bylo zastoupení jeřábu poměrně vysoké (19 %), jeřáb je v horských podmínkách závislý na

uchycení dostatečného počtu jedinců obnovy před narušením horního stromového patra (ŻYWIEC et LEDWOŃ 2008). Díky tomu jeřáb získává výškový náskok a je tak konkurence schopný oproti bylinné vegetaci (FISCHER et al. 2002). Sám je schopný výrazně reagovat zvýšeným přírůstem na přísun světla, tím lze vysvětlit jeho výraznější zastoupení ve vyšší výškové kategorii. Pionýrské druhy dřevin jsme v porostech nezaznamenali. Těmto dřevinám vyhovují narušení půdy, která nejsou tak častá v případě kůrovcové disturbance (HEURICH 2009), vývraty bylo postiženo jen malé množství sledovaného území (ČERVENKA et al. 2016), to může být příčinou absence těchto druhů.

Námi zjištěné počty nižšího zmlazení do výšky 1,3 m ($4\ 000\ ks\cdot ha^{-1}$) se výrazně neliší od hodnot popsaných ve studiích z podobných lokalit (HEURICH 2009; ČÍŽKOVÁ et al. 2011; ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). Pro úspěšnou obnovu těchto porostů není důležitý pouze počet, ale také výškové rozložení. Největší mortalita se uvádí u nejmenších jedinců (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004; ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011, ČERVENKA et al. 2014), se zvyšující výškou se zvyšuje i procento přežívání. MACEK et al. (2016) udává 5% mortalitu u zmlazení nad 0,5 metru, v našem případě tvoří zmlazení této výšky téměř 30 %. Námi zjištěné počty zajišťují bezproblémovou obnovu těchto porostů.

Některé studie udávají pokles početnosti zmlazení s rostoucí nadmořskou výškou (VORČÁK et al. 2006). V našem případě jsme na 100 m výškovém gradientu pokles početnosti nezaznamenali, zaznamenali jsme však rozdíl v rychlosti růstu obnovy se stoupající nadmořskou výškou. Čtyři roky od počátku disturbance jsme ve vyšších nadmořských výškách pozorovali absenci vyššího zmlazení v kontrastu s nižšími polohami, kde ho bylo dostatek. I tak krátký výškový gradient má zásadní vliv na rychlost růstu obnovy. Se zvyšující se nadmořskou výškou zmlazení potřebuje pro svůj růst i vyšší přísun světla (PISEK et WINKLER 1959). Ve vyšších nadmořských výškách je zmlazení vystaveno horším klimatickým podmínkám, které mají vliv na růst a mortalitu obnovy (RAMMIG et al. 2006), to mohou být faktory vysvětlující nižší velikost obnovy v těchto polohách. Po odumření horního stromového patra může postupně docházet k větší mortalitě obnovy popsané např. v práci Macek et al. (2016) a k diferenciaci početnosti obnovy se stoupající nadmořskou výškou, jak popisuje práce VORČÁK et al. (2006). Během maximálně čtyř let od odumření horního stromového patra se tento efekt v našem případě zatím neprokázal, jedná se pravděpodobně o příliš krátkou dobu na to, aby se projevil efekt silné disturbance (ČERVENKA et al. 2014).

Podle některých autorů (např. HOLEKSA et al. 2007) má na početnost obnovy vliv prostorová struktura porostů. Navzdory tomu, že porostní charakteristiky byly mezi námi zkoumanými plochami velmi variabilní, nepodařilo se v našem případě tento vliv prokázat ani pro jednu z přítomných dřevin. Některé studie ukazují na to, že struktura obnovy po disturbanci může být významně ovlivněna také strukturou porostu před disturbancí (BAČE et al. 2015, WILD et al. 2014). Níže a výše položená část naší lokality byly utvářeny rozdílnou historií disturbancí (SVOBODA et al. 2012), bohužel přesnou linii tohoto rozdílu nelze přesně definovat (SVOBODA et al. 2012), jedná se o kontinuální přechod. Nebylo tak možné tento faktor testovat. Nicméně je možné, že více heterogenní a mezernatá struktura v níže položené části se mohla odrazit i v heterogenitě obnovy, jak potvrzují jiné studie (BAČE et al. 2015, WILD et al. 2014). Lze předpokládat, že obnova ve spodní části bude rychle reagovat na uvolnění. Oproti tomu v horní části lokality s nižším počtem a výškou obnovy bude vývoj pomalejší, s větší mortalitou obnovy, což vyústí v širokou věkovou strukturu, podobně jako tomu bylo u porostu předchozího.

LITERATURA

- Angelstam, P., & Kuuluvainen, T. (2004). Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective. *Ecological Bulletins*, 117-136.
- Bace, 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.
- Bače R., Svoboda M., Janda P., Morrissey R. C., Wild J., Clear J. L., Čada V., Donato D. C. 2015. Legacy of Pre-Disturbance Spatial Pattern Determines Early Structural Diversity following Severe Disturbance in Montane Spruce Forests. *PloS one*, 10(9).
- Bače, R., Svoboda, M., Janda, P., Morrissey, R. C., Wild, J., Clear, J. L., Čada, V., & Donato, D. C. (2015). Legacy of Pre-Disturbance Spatial Pattern Determines Early Structural Diversity following Severe Disturbance in Montane Spruce Forests. *PloS one*, 10(9).
- Bentz, B. J., Régnière, J., Fettig, C. J., Hansen, E. M., Hayes, J. L., Hicke, J. A., ... & Seybold, S. J. (2010). Climate change and bark beetles of the western United States and Canada: direct and indirect effects. *BioScience*, 60(8), 602-613.
- Bouget, C., Duelli, P. (2004). The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation*, 118(3), 281-299.

- Brang, P. (1998). Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian journal of forest research*, 28(4), 626-639.
- Čada, V., Svoboda, M., & Janda, P. (2013). Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 295, 59-68.
- Červenka, J., Bače, R., Zenáhlíková, J., & Svoboda, M. (in press). Intenzita odumírání a rychlost rozkladu stromového patra po kůrovcové disturbanci. *Zprávy lesnického výzkumu*.
- Červenka, J., Bače, R., & Svoboda, M. (2014). Stand-replacing disturbance does not directly alter the succession of Norway spruce regeneration on dead wood. *Journal of Forest Science*, 60(10), 417-424.
- Čížková, P., Svoboda, M., & Křenová, Z. (2011). Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava National Park—the first results of the Biomonitoring project. *Silva Gabreta*, 17(1), 19-35.
- Frelich, L. E. (2002). Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge University Press.
- Goetz, S. J., Mack, M. C., Gurney, K. R., Randerson, J. T., Houghton, R. A. (2007). Ecosystem responses to recent climate change and fire disturbance at northern high latitudes: observations and model results contrasting northern Eurasia and North America. *Environmental Research Letters*, 2(4), 045031.
- 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.
- Gromtsev, A. (2002). Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. *Silva Fennica*, 36(1), 41-55.
- 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), 1-13.
- Holeksa, J., Saniga, M., Szwagrzyk, J., Dziedzic, T., Ferenc, S., & Wodka, M. (2007). Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126(2), 303-313.
- Janda P., Svoboda M., Bače R., Čada V., Peck J. E. (2014). Three hundred years of spatio-temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 330, 304-311.
- Jelínek, J. (2005). Od jihočeských pralesů k hospodářským lesům Šumavy. *Ministerstvo zemědělství České republiky, Úsek lesního hospodářství*.
- Jonášová, M., & Prach, K. (2004). Central-European mountain spruce (*Piceaabies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23(1), 15-27.

- Korpel, Š. (1995). Pralesy Slovenska. Bratislava, *Slovenská akadémia vied* 1989. 328s.
- Kulakowski, D., & Bebi, P. (2004). Range of variability of unmanaged subalpine forests. *In Forum für Wissen* (Vol. 2004, pp. 47-54).
- Kuuluvainen, T., & Aakala, T. (2011). Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification. *Silva Fennica*, 45(5), 823-841.
- Lausch, A., Fahse, L., & Heurich, M. (2011). Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: A long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecology and Management*, 261(2), 233-245..
- Macek, M., Wild, J., Kopecký, M., Červenka, J., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Brůna, J., Mosandl, R., Fisher, A. (in press). Life and death of *Picea abies* regeneration after stand-replacing bark-beetle outbreaks. *Journal of Applied Ecology*.
- Mansfield, E. R., & Helms, B. P. (1982). Detecting multicollinearity. *The American Statistician*, 36(3a), 158-160.
- Merganič, J., Vorčák, J., Merganičová, K., Ďurský, J., Miková, A., Škvarenina, J., ... & Mindáš, J. (2003). Monitoring diverzity horských lesov severnej Oravy. *Tvrdošín*, EFRA, 200.
- Metslaid, M., Jogiste, K., Nikinmaa, E., Moser, W. K., & Porcar-Castell, 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(1), 56-63.
- Neuhäslová, Z. (2001). Mapa potenciální přirozené vegetace národního parku Šumava. *Silva Gabreta*, Supplementum1: 1–190.
- Pisek, A., & Winkler, E. (1959). Licht-und Temperaturabhängigkeit der CO₂-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* Link), Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). *Planta*, 53(1), 532-550.
- Nováková, M. H., & Edwards-Jonášová, M. (2015). Restoration of central-European mountain Norway spruce forest 15 years after natural and anthropogenic disturbance. *Forest Ecology and Management*, 344, 120-130.
- Raffa, K. F., Aukema, B. H., Bentz, B. J., Carroll, A. L., Hicke, J. A., Turner, M. G., & Romme, W. H. (2008). Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience*, 58(6), 501-517.
- 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(1), 123-136.
- Seidl, R., Schelhaas, M. J., Rammer, W., & Verkerk, P. J. (2014). Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature climate change*, 4(9), 806-810.
- Sippola, A. L., & Renvall, P. (1999). Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: a 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 115(2), 183-201.

- Sproull, G. J., Adamus, M., Bukowski, M., Krzyżanowski, T., Szewczyk, J., Statwick, J., & Szwagrzyk, J. (2015). Tree and stand-level patterns and predictors of Norway spruce mortality caused by bark beetle infestation in the Tatra Mountains. *Forest Ecology and Management*, 354, 261-271.
- Storaunet, K. O., Rolstad, J. (2004). How long do Norway spruce snags stand? Evaluating four estimation methods. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 376-383.
- 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(9), 1902-1909.
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T. A., Fraver, S., Rejzek, J., & Bače, R. (2012). Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of vegetation science*, 23(1), 86-97.
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R., Zenáhlíková, J. (2010). Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260(5), 707-714.
- Vorčák, J., Merganič, J., & Saniga, M. (2006). Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. *Journal of Forest Science*, 52(9), 399-409.
- Vyskot, M. (1981). Československé pralesy. *Academia*, Praha, 118-121.
- Wild, J., Kopecký, M., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Edwards-Jonášová, M., & Herben, T. (2014). Spatial patterns with memory: Tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *Journal of Vegetation science*, 25(6), 1327-1340.
- 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.
- Zeppenfeld, T., Svoboda, M., DeRose, R. J., Heurich, M., Müller, J., Čížková, P., ... & Donato, D. C. (2015). Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self-replacement. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1402-1411.

5.3.Článek 3

Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., & Červenka, J. (2012). **Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?**. For. Ecol. Manage., 266, 254-262.



Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?

Radek Bače^{a,*}, Miroslav Svoboda^a, Václav Pouska^b, Pavel Janda^a, Jaroslav Červenka^a

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

^b University of South Bohemia, Faculty of Science, Department of Botany, Branišovská 31, České Budějovice 37005, Czech Republic

ARTICLE INFO

Article history:

Received 22 June 2011

Received in revised form 15 November 2011

Accepted 16 November 2011

Keywords:

Dead wood

Fungi

Natural regeneration

Picea abies

Seedlings

Saplings

ABSTRACT

Decaying logs form the major seedbed for trees in European subalpine *Picea abies* forests. However, many aspects related to seedling colonization pattern on logs remain unclear. The aim of this study was to analyze the relationships of *P. abies* (Norway spruce) seedling (height <15 cm) and sapling (height ≥ 15 cm) densities on decaying logs in relation to stage of wood decay, log diameter, ground contact of decaying log, assumed cause of tree death, presence of species of wood-decaying fungi and coverage by surrounding plants in the subalpine old-growth forests of the Bohemian Forest and Ash Mountains, in the Czech Republic. We have focused on how logs with different origin differ in their properties and how these properties influence seedling abundance. Seedling densities peaked on the medium-decayed logs and decreased thereafter. Sapling densities continually increased as the decay progressed. Seedling and sapling densities followed negative binomial distributions, with many logs of all decay stages having low regeneration densities. The degree of ground contact, white-rot-causing *Armillaria* spp. presence, white-rot-causing *Phellinus nigrolimitatus* presence and log diameter were positively related to both seedling and sapling density. Also tree death as a result of wind uprooting was positively related to sapling density. Conversely, the presence of brown-rot-causing *Fomitopsis pinicola* and tree death as a result of bark beetle attack were negatively related to regeneration densities. The low cover of vegetation from sides positively affected seedling density; however, heavily covered logs were less occupied by seedlings. Our study provides evidence that large logs originating from wind uprooting or butt rot infection are most appropriate for retention to promote natural spruce regeneration in managed subalpine spruce forests.

© 2011 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Decaying logs, stumps and other woody remnants are suitable seedbeds for tree seedlings. This self-producing system of woody microsites for seedlings is found mainly for conifers and to a lesser extent, for broad-leaved species (Bellingham and Richardson, 2006; Lonsdale et al., 2008). The dependence of seedling recruitment on dead wood has been reported from various ecosystems and the largest dependence has been reported in the genus *Picea*, particularly in subalpine forests of North America, Europe and Japan (Lonsdale et al., 2008). In European subalpine forest, populations of *Picea abies* seedlings occupying dead wood microsites may account for more than 50% of total regeneration, even in semi-natural forest affected by timber extraction (Bače et al., in press; Svoboda et al., 2010). The total dependence of *Picea jezoensis* and *Picea glehnii* seedlings on dead wood was reported in conifer-

ous forests of Japan (Nakagawa et al., 2001; Narukawa and Yamamoto, 2002; Narukawa et al., 2003; Takahashi et al., 2000). Interestingly, in Swedish boreal forests, *P. abies* logs were found to be the most suitable substrate for *P. abies* seedlings as well as the seedlings of broad-leaved species, whereas the logs of broad-leaved species were almost unoccupied by seedlings (Hofgaard, 1993). On the other hand, *Picea sitchensis* seedlings occupied logs of other coniferous species in the Pacific Northwest (Harmon and Franklin, 1989).

The succession pattern of spruce seedlings on logs in relation to their decay stage was examined in the subalpine coniferous forests of Japan (Mori et al., 2004; Narukawa et al., 2003; Takahashi et al., 2000) and Poland (Zielonka, 2006). The pattern was similar in both regions. Seedling establishment on logs starts during the second decade after tree death in the subalpine spruce forests of Central Europe (Zielonka, 2006). At this time, litter and humus improve nutrient and moisture conditions for survival and growth of seedlings on logs (Harmon, 1987, 1989b; Takahashi et al., 2000). The optimum period for seedling emergence and survival occurs before mosses completely cover logs (Iijima and Shibuya, 2010; Iijima et al., 2007; Zielonka and Piatek, 2004). The colonization of logs

* Corresponding author. Tel.: +420 224 383 405; fax: +420 234 381 860.

E-mail addresses: bace@fld.czu.cz (R. Bače), svobodam@fld.czu.cz (M. Svoboda), taxus@prf.jcu.cz (V. Pouska), jandap@fld.czu.cz (P. Janda), cervenkaj@fld.czu.cz (J. Červenka).

by bryophytes increases seed retention; however, an excessively thick moss layer negatively affects the emergence and survival of current-year seedlings (Harmon and Franklin, 1989; Iijima and Shibuya, 2010; Takahashi et al., 2000). The number of seedlings and saplings growing on logs increases during the decomposition process. After the peak of seedling density, the seedling establishment rate slightly decreases due to intraspecific and interspecific competition with herbs and dwarf shrubs (Mori et al., 2004; Nakagawa et al., 2003; Zielonka, 2006). The end of the seedling establishment period is more variable than the start, depending largely on the variability in the time period before complete decomposition (Harmon, 1989a; Holeksa et al., 2008; Zielonka, 2006) since the seedling recruitment occurs on logs in the most advanced stages of decay and its rate is still greater than on the bare ground (Zielonka and Piatek, 2004).

Results by Harmon (1989a) indicate that spruce seedling density is very variable within all decay stages of logs and has to be essentially affected by other properties of logs. The influence of these properties has not yet been sufficiently researched. A range of organisms, of which wood-decomposing fungi play a major role, change the chemical composition and the structure of wood (Rayner and Boddy, 1988). Wood is decomposed by fungi resulting in different types of rot (Rypáček, 1957; Schwarze et al., 2000). Fungal species composition can differ considerably among spruce logs resulting in a varying prevalence of either white- or brown-rot (Pouska et al., 2011; Renvall, 1995). It is likely that the type of fungal rot determines seedling establishment, growth and survival; however, only few references to this relationship are found in literature. Vacek (1982) stated that wood affected by brown-rot fungi is more suitable for the establishment of *P. abies* seedlings than wood affected by white-rot fungi. He explained this by the absorbent, sponge-like properties of brown-rotted wood, which allows it to maintain higher moisture content during dry periods (Blanchette, 1980). However, Lička (2002) found that wood affected by white-rot fungi had greater *P. abies* seedling densities. The diameter of log is another rarely studied variable. Only Takahashi (1994), investigating seedling density, reported that small-diameter fallen logs (<20 cm) do not provide a suitable substrate for *P. glehnii* seedlings. Changes in bark cover on logs of different tree species may also lead to various patterns of natural regeneration establishment and survival since bark fragmentation kills a large proportion of seedlings on *P. sitchensis* logs (Harmon, 1989a). Iijima and Shibuya (2010) reported that recently fallen logs with bark and no moss or thin moss cover (<20 mm) appear to be the most suitable substrates for the regeneration of *P. jezoensis* in Japan.

The retention of logs in managed forests can support spruce regeneration. In Japan, Nakagawa et al. (2001) demonstrated that selection cutting in the sub-boreal forest of Hokkaido resulted in the reduction of *P. jezoensis* seedling numbers since the amount of dead wood, the crucial regeneration substrate for *P. jezoensis*, was reduced. Nakagawa et al. (2001) stressed that forest management policy needs to be changed to retain sufficient amounts of suitable dead wood. Studies evaluating the best conditions for seedling recruitment are needed to aid forest managers in decision-making, in terms of which dead wood is the most suitable for retention and therefore what type of dead wood management is sufficiently effective in supporting natural regeneration along with minimizing economic losses.

With the exception of the stages of log decay, existing knowledge about the properties of logs is largely deficient and limited to few regions (Iijima and Shibuya, 2010; Iijima et al., 2007; Mori et al., 2004; Takahashi et al., 2000). No research for treating multiple log characteristics in relation to regeneration was conducted in Central Europe. Therefore, in this study, we focused on Norway spruce seedling and sapling densities on decaying logs in relation to: log diameter, stage of wood decay, ground contact, assumed

cause of tree death, species of wood-decaying fungi and coverage by surrounding plants. We examined which characteristics influence the colonization pattern of Norway spruce seedlings on logs in two subalpine old-growth forest stands. The critical new point of our study is the study of a range of log variables, most of which has not yet been evaluated. We have focused on the origins of logs to examine how logs with different origins vary in their properties and how these properties influence seedling and sapling abundance.

2. Methods

2.1. Study sites

This study was conducted in two subalpine spruce forests in the Czech Republic. The first site, Trojmezna, is situated in the southern part of the Bohemian Forest (Šumava; 48°47'N, 13°49'E) in the south-western part of the country. Subalpine spruce forests are found between 1150 and 1450 m a.s.l. The altitude of our study plots ranges from 1220 to 1270 m. The aspect is northern on a gentle slope (up to 8°). The mean total annual precipitation is approximately 1300 mm and the mean annual temperature is approximately 3.5 °C (period 1961–2000, Climate Atlas of Czechia). Maximum snow depth is about 2 m. The bedrock is coarse-grained granite (Kopáček et al., 2002). Plant communities were classified as *Athyrio alpestris-Piceetum* (Neuhäuslová and Eltsova, 2003) with high fern *Athyrium distentifolium* undergrowth. The area of interest was established as a natural reserve in 1933 and it became a part of Šumava National Park in 1991. Norway spruce (*P. abies*) and the less abundant rowan (*Sorbus aucuparia*) dominate the forest (Svoboda and Pouska, 2008). The majority of trees on the site were more than 200 years old (Svoboda et al., 2011). According to the Natural Forests' Databank of the Czech Republic, the stands were classified as natural forests with low human influence in the past (Vrška et al., 2004). The stand adjacent to nature reserve from down slope was established in the second half of the 18th century following stand replacing disturbance (Svoboda et al., 2010). The canopy closure for the study plots was 26% in 2005 (Bače et al., 2009).

The second site of interest, Eustaška, is situated in the central part of the Ash Mts. (Hrubý Jeseník; 50°5'N, 17°15'E) in the north-eastern part of the Czech Republic. Subalpine spruce forests occur between 1050 and 1350 m a.s.l. in these areas. The altitude of our study plots ranges from 1220 to 1250 m. The aspect is south-eastern, on a gentle slope (to 10°). The total annual precipitation is approximately 1300 mm and the mean annual temperature is approximately 3 °C (period 1961–2000, Climate Atlas of Czechia). Maximum snow depth is around 2 m. The bedrock is chlorite-sericite phyllite and quartzite. Plant communities were classified as *Calamagrostio villosae-Piceetum* (Banaš et al., 2001) with *Vaccinium myrtillus* undergrowth. The old-growth forest (50 ha) where the study site is located has been officially protected since 1969. The stands are dominated by Norway spruce (*P. abies*) and are classified as near-natural forest, according to the Natural Forests' Databank of the Czech Republic (Vrška et al., 2004). The canopy closure for the study plots was 39% in 1999 (unpublished results). The densities and height structures of regeneration on logs, stumps and non-woody microsites at both sites have been described in detail in Bače et al. (in press).

2.2. Data collection

Two, closely situated, 1 ha permanent plots (100 × 100 m) were selected at both sites. The plots were selected in an undisturbed natural forest to minimize human influences such as logging or

salvage logging where logs would have been removed or debarked. The sampling was carried out at the end of the growing season in 2008. Logs of length ≥ 2 m and diameter at larger end ≥ 0.1 m originating from stumps, snags or living trees which occurred within the plot, were sampled. Position, length and the diameters at both ends of the logs were measured using Field-Map (IFER-MMS, Field-Map Technology, 2009, <http://www.field-map.com>).

To examine which properties of decaying logs affect natural regeneration, all spruce individuals were counted. Those that had established by the end of the last growing season were allocated into height classes (0–4; 5–9; 10–14; 15–19; 20–30; 30–40 cm; etc.). Current-year seedlings were not included, since their numbers could change during the data collection. Natural regeneration growing on the root plates of uprooted trees was not included. The seedlings of other rarely occurring tree species (*S. aucuparia*, *Pinus sylvestris*, and *Betula pendula*) were not included. The age of the tallest individual of natural regeneration on each log was estimated. The age estimation was based on the number of verticils and terminal bud scars visible on the aboveground and, eventually, underground stem in the cases of individuals with adventitious roots formation above the hypocotyl region (Bače et al., in press; Zielonka, 2006).

Decay stage, ground contact, surrounding vegetation, dominant rot fungi on log and assumed cause of tree death were recorded for each log. The decay stage was assessed according to Sippola and Renvall (1999), where the determination of decay is primarily based on the depth of penetration of an iron spike. The determination of ground contact was based on the length of log connected with the ground. The degree of surrounding vegetation was designated by the area of log covered by vegetation. The determination of dominant rot fungi was based on the single presence of dominant fungal species – *Armillaria* spp., *Phellinus nigrolimitatus* and *Fomitopsis pinicola*. We chose these three fungal species because of their frequent occurrence at the sites (Pouska et al., 2010) to assess the influence of fungal rot type on regeneration density and development. If any other fungal species dominated a log or if there was any combined presence of abovementioned species, they were recorded as “other species”. The presence of fungal species on the logs was determined, based on both the occurrence of sporocarps and their typical rot. The logs were also classified according to cause of tree death, such as: bark beetle (mainly *Ips typographus*, Lausch et al., 2011), competition, butt rot, windthrow and undetermined origin. The determination of cause of tree death and all other characteristics describing the properties of logs are listed and explained in Table 1.

2.3. Data analysis

The densities in each height class of regeneration were calculated as the number of individuals per square metre of log. The area of log was calculated as the area of trapezoid. The logarithmically transformed densities of individuals stratified to height classes were analysed using indirect (unconstrained) ordination method to display similarities in their distribution. Principal component analysis (PCA) was performed on samples split by site. On the basis of the PCA results, we decided to group the response variable into two height classes (< 15 and ≥ 15 cm) and analyse the pooled sample of both sites with the variable representing particular site. The high densities of smaller regeneration occurred on different logs than high densities of taller regeneration at both sites. We chose the boundary of 15 cm since this value divided regeneration into two equally wide groups in the space of PCA diagram. Therefore, the number of seedlings < 15 cm and number of saplings ≥ 15 cm were used as two response variables.

The effects of explanatory variables (Table 2) on seedling and sapling number were evaluated using generalized linear models

(GLMs) with a negative binomial error structure and log link function. The area of log was incorporated into the model as offset term to compensate for the variable size of samples (Faraway, 2006). The inclusion of the area as offset term results in fitting a model for the rate of occurrence. Therefore, the terms seedling and sapling density instead of number are used when interpreting GLM results. The correct interpretation of the predicted response to the level of factor is the number of individuals per log with this particular level. Model selection was performed using the Akaike information criterion (AIC) in a forward stepwise selection procedure, starting with the null model (with offset term). The AIC enables models to be compared taking into account the total explanatory power of the model and the number of variables in the model. The AIC is defined as -2 maximized log-likelihood + 2 number of parameters. The AIC therefore penalizes models with more variables. The procedure stops when the AIC cannot be improved. The model with the lowest absolute value of AIC is the most parsimonious. The quadratic terms of predictor variables were incorporated into models (as a separate choice without fixation to linear term) to detect possible non-linear effects. The significance of differences among levels of factors was tested using the method of posterior combination. The levels were merged if their merging did not cause significant change in a model using Chi-square test. We tested for differences in the effect of predictor variables between seedlings and saplings using parallelism tests. All predictors, factors and response variables are summarized in Table 2.

Spearman's rank correlation was used to analyse the relationships between predictor variables and the causes of tree death. The statistical analyses were performed using the software Canoco for Windows 4.5 (ter Braak and Šmilauer, 2003) and the software R version 2.11.1 (R Development core team, 2010) using libraries “MASS” and “vioplot”.

3. Results

The total number of Norway spruce individuals on all 398 logs was 7532 (without current-year seedlings) and the corresponding area of logs was 1499.4 m². No regeneration was found on 103 logs, 1–10 individuals were found on 152 logs and 143 logs had more than 10 seedlings or saplings. The highest number of individuals on a single log was 565. Therefore, the distributions of both the density of seedlings and saplings were over-dispersed with many low (including zero) values at all decay stages examined (Fig. 1). The over-dispersion of the sapling density was higher than the over-dispersion of the seedling density (Table 3). Mean seedling and sapling density was 3.0 and 2.0 individuals per square metre of log, respectively.

Seedlings begin to appear at a rather low abundance in decay stage 2. The highest seedling densities occurred at the decay stages 3 and 4 and decreased in decay stage 5. The sapling density continually increased with the decay progression (Fig. 1). The age of the tallest individual depended on the decay stage of a given log since the median age of the tallest individuals increased with the log decay progression (Kruskal–Wallis test; $P < 0.001$, Fig. 2).

The model for the seedling density explained less variability than the model for the sapling density (Table 3). The decay stage was not significant for the seedling density. In contrast, the effect of decay stage on sapling density was significant. Sapling density increases non-linearly with increasing decay stage, as demonstrated by the negative quadratic fit of the decay stage in the model (Table 3). The steep increase of sapling number with decay progress slows down between decay stages 4 and 5, where the model predicts the maximal values of sapling number. Both seedling and sapling density were positively related to diameter at larger end of

Table 1
Characteristics recorded on logs.

Characteristic	Description
Decay stage	The stage of decay on a five-degree scale according to Sippola and Renvall (1999) using an iron spike (length 20 cm, max. diameter 7 mm): 1 – Recently dead trunk/piece of wood; wood is hard (spike penetrates only a few mm into the wood), completely covered with bark, fresh phloem present in at least some places 2 – Wood mostly hard (spike penetrates 1–2 cm into the wood), most of the bark left (though not necessarily for bark beetle-infested trunks), fresh phloem absent 3 – Wood partly decayed on the surface or in the centre (spike penetrates 3–5 cm into the wood), large pieces of bark usually loosened or detached 4 – Most of the wood soft throughout, the whole spike (15–20 cm) penetrates into the wood (depending on wood diameter). However, the central parts can remain hard, while the surface layers of the wood can be missing 5 – Wood very soft, disintegrates when lifted; trunk usually covered by a vegetation layer
Ground contact	Ground contact (1–4): 1 – The log touches the ground with less than ¼ of its length 2 – ¼ to ½ of the log on the ground 3 – Up to ¾ of the log on the ground 4 – The log lies on the ground for more than ¾ of its length
Surrounding vegetation	Area of the log covered by vegetation (1–4): 1 – Up to 5% of the log covered from the sides 2 – 6 to 25% of the log covered 3 – 26 to 50% of the log covered 4 – More than half of the log's length covered by vegetation
Dominant rot fungi	<i>Armillaria</i> spp. – log was dominated by <i>Armillaria</i> spp. (rot and/or rhizomorphs) <i>Phellinus nigrolimitatus</i> – log was dominated by <i>Phellinus nigrolimitatus</i> <i>Fomitopsis pinicola</i> – log was dominated by <i>Fomitopsis pinicola</i> Other species – log was dominated by other species or there was any combined presence of abovementioned species
Cause of tree death	Bark beetle – recorded if a log originated from a typical clumped group of dead mature trees Competition – a log originating from a tree that had been likely to grow under the dense canopy prior to its death Butt rot – recorded if a sporocarp and/or typical rot of a root and butt parasite was found near the base of a lying tree Windthrow – uprooting of live trees Undetermined – recorded if the cause of tree death was not obvious

Table 2
Variables used in the generalized linear models. Response variables, predictor variables and levels of factors with their characteristic values.

Variable type	Variables	Values (Units)	Mean	SD ^a	MT ^b	ME ^c	Dif. ^d
Response	Seedling (<15 cm) number	0–401 (–)	11.2	30.6	15.9	6.7	0.002
	Sapling (≥15 cm) number	0–230 (–)	7.7	20.7	10.1	5.3	0.699
Predictor	Decay stage	2; 3; 4; 5	3.42	0.93	3.36	3.48	0.211
	Site (Trojmezná – Eustaška)	0 = Tr.; 1 = Eu.	0.51	0.50	0.0	1.0	–
	Diameter at larger end	0.10–1.10 m	0.40	0.19	0.44	0.37	0.005
	Ground contact	1; 2; 3; 4	3.19	1.04	3.11	3.27	0.218
	Surrounding vegetation	1; 2; 3; 4	2.28	1.09	2.81	1.76	<0.001
Factor	Dominant rot fungi:	Factor (4 levels)					
	<i>Armillaria</i> spp.	0; 1	0.14	0.34	0.16	0.11	0.154
	<i>Phellinus nigrolimitatus</i>	0; 1	0.11	0.32	0.17	0.07	0.001
	<i>Fomitopsis pinicola</i>	0; 1	0.08	0.26	0.08	0.08	0.932
Factor	Other species	0; 1	0.67	0.47	0.59	0.74	0.001
	Cause of tree death:	Factor (5 levels)					
	Bark beetle	0; 1	0.07	0.25	0.11	0.02	<0.001
	Competition	0; 1	0.13	0.34	0.10	0.16	0.096
	Butt rot	0; 1	0.11	0.31	0.11	0.10	0.791
Windthrow	0; 1	0.10	0.30	0.10	0.10	0.921	
Undetermined	0; 1	0.60	0.49	0.57	0.62	0.337	

^a Standard deviation.^b Mean for Trojmezná.^c Mean for Eustaška.^d P-value of difference among variable from Trojmezná and Eustaška calculated using Mann–Whitney U test.

log. The seedling density increased more steeply with increasing diameter than sapling density (Parallelism test; $P = 0.047$). The positive effect of ground contact on spruce density was confirmed by both seedling and sapling models with similar estimates (Parallelism test; $P = 0.380$). The significant positive linear term of surrounding vegetation on seedling density along with negative quadratic fit indicate that the effect of vegetation from sides is non-linear. The influence of surrounding vegetation has a unimodal course with peak between 6% and 25% of area covered by

side vegetation. No effect of surrounding vegetation on sapling density was demonstrated. The variable representing site was the only one predictor variable which was not significant in both models.

A significant effect of fungal rot on spruce densities on logs appeared in both seedling and sapling models. The presence of *Armillaria* spp. or *P. nigrolimitatus* rot had a positive significant effect on seedling as well as sapling density, when compared to logs dominated by *F. pinicola*. Brown-rot-causing *F. pinicola* negatively

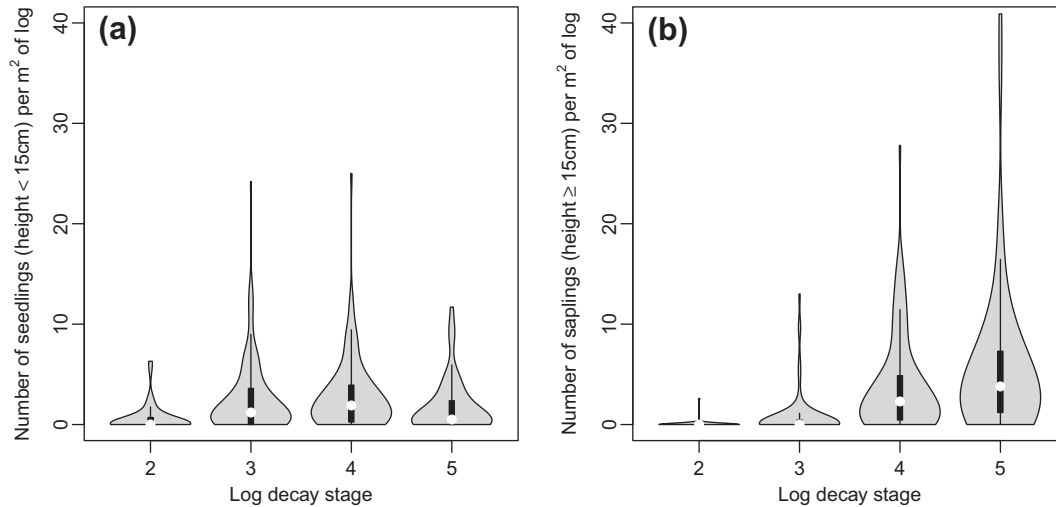


Fig. 1. The density of seedlings (a) and the density of saplings (b) vs. the decay stage of logs. The figure shows that seedling density and sapling density distribution is over-dispersed at all decay stages. Seedling density increased until decay stage 4 and slightly decreased at decay stage 5. Sapling density continually increased with decay progress. A violin plot represents median, 25% and 75% quartiles, range without outliers and Kernel density estimation of regeneration densities.

Table 3

GLM results of the effects of variables on the number of spruce seedlings (individuals <15 cm) and saplings (individuals ≥ 15 cm) followed by predicted means of response for levels of two factors. The abbreviation “Sig.” indicates that factor was chosen to the model. Different lower case letters indicate significant differences ($P \leq 0.05$) among levels according to the method of posterior combination. The dispersion parameter is the aggregation value with lower values indicating a higher degree of over-dispersion (aggregation) in distribution of response variable.

	Seedlings	Saplings
<i>Parameter estimate</i>		
Site (Trojmezna – Eustaška)		
Decay stage		6.53
(Decay stage) ²		–0.68
Diameter at larger end	2.12	0.94
Ground contact	0.50	0.45
Surrounding vegetation	0.62	
(Surrounding vegetation) ²	–0.15	
Dominant rot fungi	Sig.	Sig.
Cause of tree death	Sig.	Sig.
<i>Mean no of individuals per log</i>		
<i>Armillaria</i> spp.	25.8 ^a	11.8 ^a
<i>Phellinus nigrolimitatus</i>	27.1 ^a	35.8 ^a
<i>Fomitopsis pinicola</i>	3.5 ^b	0.3 ^b
Other species	7.0 ^b	5.4 ^c
Bark beetle	1.6 ^a	0.0 ^a
Competition	4.2 ^b	3.2 ^b
Butt rot	40.7 ^b	6.8 ^b
Windthrow	14.1 ^b	14.3 ^c
Undetermined	8.7 ^b	11.4 ^b
Null deviance (df)	530.9 (397)	695.1 (397)
Residual deviance (df)	417.2 (386)	340.3 (386)
Explained variability	0.21	0.51
Dispersion par. of null model	0.49	0.21

affected regeneration density, especially in the case of sapling density, where logs decayed by this fungus significantly differed from logs with *Armillaria* spp., *P. nigrolimitatus* as well as from logs dominated by other species (Table 3). The logs hosting *P. nigrolimitatus* or *Armillaria* spp. had more than seven times higher seedling densities than logs hosting *F. pinicola*. This disproportion was even more pronounced in sapling model, where logs with *P. nigrolimitatus* had more than one hundred times higher sapling density than logs with *F. pinicola*. A significant difference between *Armillaria* spp. and *P. nigrolimitatus* was not found, although logs decayed by *P. nigrolimitatus* had approximately three times higher sapling densities than logs decayed by *Armillaria* spp.

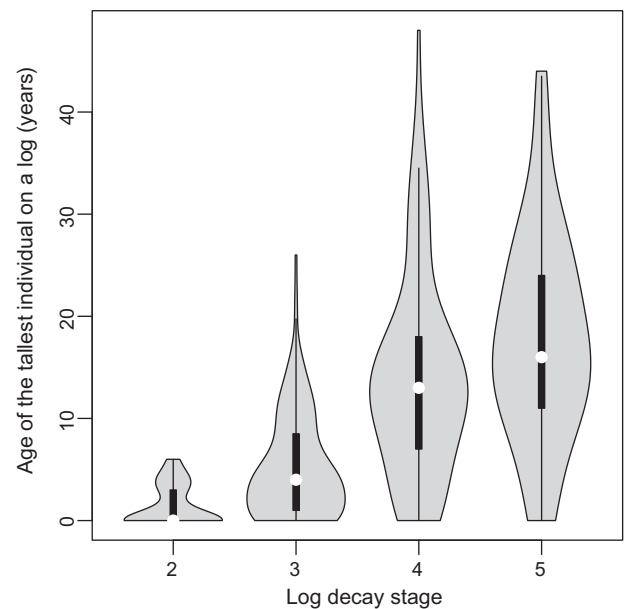


Fig. 2. The relationship between the age of the tallest individual on a particular log and the decay stage of a log showing increasing median age of the tallest individuals with decay progress. A violin plot represents median, 25% and 75% quartiles, range without outliers and Kernel density estimation of ages.

The cause of tree death also affected both seedling and sapling densities. However, only one significant difference in the seedling model was found, namely between logs originating from trees killed by bark beetles and all the other logs with other origin. This difference was confirmed in the sapling model and, in addition, there was demonstrated a positive effect of logs originating from trees that died as a result of wind uprooting. Logs originating from trees that died as a result of a butt rot and wind uprooting had higher seedling and sapling densities than logs originating from trees dying as a consequence of competition and markedly higher densities than logs originating from trees killed by the bark beetles. For other predicted means for each level, see Table 3.

Logs with various causes of tree death differed in some characteristics. Logs originating from trees that died as a result of the bark

beetle infestation were less frequently occupied by *Armillaria* spp. and were more frequently occupied by *F. pinicola*. The logs which originated from trees that died because of competition were smaller, were less frequently occupied by *Armillaria* spp. and less frequently occupied by *F. pinicola*. The logs originating from butt rot were thicker and were frequently occupied by *Armillaria* spp., and those originating from wind uprooting were thicker and frequently decayed by *F. pinicola*. For other correlations, see Table 4.

4. Discussion

4.1. Seedling colonization pattern

The colonization pattern of seedlings on logs in relation to their decay stage found in this study was similar to those found in the subalpine coniferous forests of Japan (Mori et al., 2004; Narukawa et al., 2003; Takahashi et al., 2000) and Poland (Zielonka, 2006). The median age and the number of seedlings growing on the logs increased with the progression of decomposition (Figs. 1 and 2). Regeneration densities decreased at the most advanced stages of decay due to intraspecific competition and interspecific competition with herbs and dwarf shrubs (Mori et al., 2004; Nakagawa et al., 2003; Zielonka, 2006; Zielonka and Piatek, 2004). Nevertheless, it is worth emphasising that regeneration densities are variable within all decay stages of logs (Fig. 1).

The mean regeneration density (total number/total area) on *P. abies* logs was 5.2 m⁻² (this study; including current-year seedlings) and 5.9 m⁻² recorded in the study from Poland (Zielonka, 2006). However, Iijima et al. (2007) reported 24.8 m⁻² on *P. jezoensis* and *Abies sachalinensis* logs and Harmon (1989a) reported approximately 40 m⁻² on *P. sitchensis* logs. These differences may have arisen due to both various site specific conditions and various log properties. The forest age and disturbance regime also affect regeneration density and height structure and dead wood quality and quantity. Light is a crucial factor that is related to forest dynamics and affects regeneration process. Unfavourable light conditions are the limiting factor for the growth of seedlings and saplings under closed canopies of subalpine spruce forest (Bače et al., 2009; Holeksa et al., 2007; Svoboda et al., 2010). The time period for surviving under dense canopy is limited (Kobe and Coates, 1997); therefore some older seedlings are replaced by a new cohort after a subsequent mast year (Zielonka, 2006). The period of this limitation is well documented on our one-hectare study plot on Trojmezna, where almost no saplings have exceeded the height of 2 m during the recent 100 years (Janda et al., 2010). When upper tree layer is disturbed, increased light will result in greater asymmetric competition among regeneration. The recruitment of new seedlings is also reduced by expanding forest floor vegetation

(Holeksa, 2003). The vegetation might even affect the abundance of seedlings on logs (Table 3). Consequently, the total number of seedlings starts to decrease (Jonášová and Prach, 2004).

The process leading to seedling and sapling density studied on logs consists of seed interception, retention, germination, early post-emergence mortality, later mortality rate and growth rate. It is difficult to decide, which factors are mostly responsible for regeneration densities, in which phases, and to what extent. For instance, the aspects influencing interception of seeds are not sufficiently known in subalpine forests. Spruce seeds, deposited during winter time, are often blown over the frozen snow surface. The logs arising over the snow cover likely can trap these seeds (Baier et al., 2007). Freshly fallen stems with no signs of decomposition have a small number of crevices where seeds can intercept and retain. Therefore, the decay, litter accumulation and moss colonization progress can improve seed trapping potential of young logs (Harmon, 1989b; Iijima et al., 2007). In contrast, early post-emergence mortality rate of *Picea jezoensis* var. *hondoensis* seedlings increase with progressing wood decay in subalpine forest of Central Japan (Mori and Mizumachi, 2005). In the same region, it was found that differences in initial survivorship was the main factor in the creation of seedling-substrate associations (Mori and Mizumachi, 2005; Mori et al., 2004). Therefore, in the following discussion, we attribute the reasons for different regeneration densities especially to initial survivorship.

4.2. Diameter, organic matter supply and moisture stability of logs

The diameter at a log's larger end had a positive relationship with seedling and sapling densities (Table 3). Therefore, larger logs supported seedling abundance substantially more than it would simply correspond to their area increment. Takahashi (1994) stated that small-diameter fallen logs (<20 cm) do not provide a suitable substrate for *P. glehnii* seedlings, regardless of the surrounding vegetation type. In addition, Harmon and Franklin (1989) did not find any relationship between the increase of the dead wood above ground level and seedling density in their experimental study. Therefore, although larger logs do favour seedling abundance through reducing interspecific competition, they also provide better conditions for natural regeneration since their moisture conditions are more stable than in smaller logs (Renvall, 1995). Increased log diameter results in a smaller surface to volume ratio exposing a smaller portion of wood to drying. Drought stress can be one of the causes of low seedling density (Narukawa et al., 2003; Takahashi et al., 2000). However, the effect of diameter on seedlings was significantly steeper than its effect on saplings. This can indicate that intraspecific competition amongst natural regeneration can be more intense on logs with larger diameter; both

Table 4

Spearman's rank correlation coefficients between the levels of factor cause of tree death and other predictor and factor variables on logs.

	Bark beetle	Competition	Butt rot	Windthrow	Undetermined
Site (Trojmezna – Eustaška)	-0.19***	0.03	-0.01	-0.01	0.05
Decay stage	-0.27***	-0.02	-0.22***	-0.10	0.35***
Diameter at larger end	0.09	-0.33***	0.31***	0.17***	-0.12*
Ground contact	-0.25***	0.03	-0.20***	-0.13**	0.31***
Surrounding vegetation	0.00	0.05	-0.05	0.00	-0.02
<i>Armillaria</i> spp.	-0.14**	-0.15**	0.32***	0.04	-0.05
<i>Phellinus nigrolimitatus</i>	-0.10	-0.05	-0.05	-0.07	0.15**
<i>Fomitopsis pinicola</i>	0.41***	-0.15**	0.03	0.18***	-0.23***
Other species	-0.07	0.11*	-0.10*	0.07	-0.02

Bold values are significant at *P*-values of 0.05 or lower.

No asterisk: *P* > 0.05.

* 0.01 < *P* ≤ 0.05.

** 0.001 < *P* ≤ 0.01.

*** *P* ≤ 0.001.

because of higher densities and because of less growth-space per individual outside the area of log. Optimally distributed individuals on the area of narrow rectangle have more free space outside this rectangle than individuals of the same density on the area of a wider rectangle.

The significant influence of surrounding vegetation with unimodal course indicates that when logs are situated in places without any cover of vegetation from the sides, they are less occupied by seedlings than logs under conditions of moderate vegetation shading. In contrast, high cover of side vegetation has a negative effect on seedling density. Based on the significant unimodal fit of surrounding vegetation and positive effect of log-to-ground contact on seedling densities (these two variables were positively correlated, result not shown), it seemed that seedlings which regenerated on younger (more elevated and moderately decayed logs) were favoured by greater shading of side vegetation and also by the supply of litter from surrounding plants. The survival and growth of seedlings are enhanced on logs supplemented with organic matter. The litter improves nutrient and moisture conditions (Harmon, 1987, 1989b; Takahashi et al., 2000), which in turn, can reduce drought stress. As the log becomes more decayed, it gets nearer to the ground, the depth of the litter layer therefore, increases (Harmon, 1987; Harmon and Franklin, 1989) and the effect of surrounding vegetation changes from positive to negative.

4.3. Fungi and rots

We discovered a positive effect of the presence of *Armillaria* spp. and *P. nigrolimitatus* on seedling and sapling densities compared with *F. pinicola*. Brown-rot-causing *F. pinicola*, in particular, negatively affected sapling density, when logs prevalently decayed by this fungus significantly differed from logs with *Armillaria* spp. and *P. nigrolimitatus*. Logs with *P. nigrolimitatus* had more than one hundred times higher sapling density than logs with *F. pinicola*. It is important to note that the sporocarps and the decay patterns of *P. nigrolimitatus* start to appear on the surface of logs from the decay stage 3, while *Armillaria* spp. and *F. pinicola* start from decay stage 2 (Pouska et al., 2011; Stokland and Kauserud, 2004; Ylisirniö et al., 2009). Nevertheless, logs decayed by *P. nigrolimitatus* had approximately double the sapling densities of all logs in decay stage 5; although the logs of decay stage 5 had the highest sapling density of all decay stages (Fig. 1). It appears that the presence of *P. nigrolimitatus* is crucial in facilitating high seedling densities on decaying logs.

We are unable to decide which features of rots are more species-specific and which properties can be simply attributed to brown- and white-rot type. For instance, no cation concentration trends were found to be unique for group of brown- or white-rot fungi (Ostrowsky et al., 1997). However, there are properties that are typical for each group and have possible effects on seedling colonization patterns. The lower suitability of wood subjected to brown-rot fungi, with regard to seedling establishment and survival, can be caused by a lower mechanical stability of such logs (Goodell, 2003), lower nitrogen fixation rates (Jurgensen et al., 1989), lower pH (Rypáček, 1957) and a lower water-soluble nutrient content (Takahashi et al., 2000). The wood decayed by *Armillaria* spp. can supply a higher concentration of Ca, Mg and K cations to seedlings as opposed to *F. pinicola* (Ostrowsky et al., 1997). The reason for the suitability of logs with *P. nigrolimitatus* for regeneration survival might be the mechanical stability of its white-pocket rot, which is characterized by spindle-shaped zones of white fibres surrounded by sound wood (Blanchette, 1980). This solid structure can reduce toppling of trees, a phenomenon reported by Harmon (1989a). We also believe that mycorrhizal assemblages are important for seedling establishment and survival. Differences in mechanical and chemical properties of logs,

in addition to various interactions between wood-decomposing and mycorrhizal fungi (e.g. Dighton et al., 1987; Lindahl et al., 1999; Wallander et al., 2006) are likely to affect the formation of mycorrhizae. However, conditions influencing the colonization of logs by mycorrhizal fungi have not been sufficiently studied (but see e.g. Goodman and Trofymow, 1998; Iwański and Rudawska, 2007; Lepšová, 2001; Rajala et al., 2011; Tedersoo et al., 2003).

The significant effect of the cause of tree death indicates that there is reduced regeneration density on logs originating from bark-beetle induced mortality. The logs affected by the bark beetle attack are commonly decayed by less suitable *F. pinicola* rot (Table 4; see also Jankovský et al., 2002; Pouska et al., 2011; Schroeder, 2007) since the bark beetles facilitate the entry of *F. pinicola* spores into infested trees (Persson et al., 2009, 2011; Pettey and Shaw, 1986). In addition, bark beetle infestation creates larger canopy openings, and the logs situated in an open space are exposed to higher temperature and moisture fluctuations. These conditions under the large canopy openings can be the additional reason for lower regeneration density on logs originating from bark-beetle induced mortality.

If the presence of *P. nigrolimitatus* in logs is a major cause of enhanced Norway spruce seedling densities, logging is likely to have negative effects on the natural regeneration since *P. nigrolimitatus* is very sensitive to logging disturbance in managed forests, where even seemingly suitable logs are almost unoccupied by this species (Stokland and Kauserud, 2004). Wood-decaying fungi play an important role in the self-producing system of woody microsites for Norway spruce seedlings. This complex system can easily be disturbed by wood removal. The restoration potential of this compound self-producing system of microsites in human-altered forests can be limited by the ability of sensitive fungal species to re-colonize these forests (e.g. Edman et al., 2004a,b).

5. Conclusions

This study provides evidence that spruce seedling densities are very variable within all decay stages of logs and are additionally affected by log diameter, ground contact of decaying log, species of wood-decaying fungi and coverage by surrounding plants. Logs originating from butt-rot were larger and were more frequently occupied by *Armillaria* spp. Logs originating from wind uprooting were also larger. These properties are considered to be favourable for abundant seedling recruitment. In contrast, there was reduced occupation by seedlings on logs originating from trees killed by bark beetles since most of them were being decayed by brown-rot-causing *F. pinicola*, which is less suitable for spruce regeneration. Logs originating from trees which died because of competition were less suitable for seedlings because of their smaller size. It is recommended that the logs created as a result of butt rot and windthrow should be retained to support successful natural regeneration in managed forests naturally dominated by Norway spruce.

We recommend using smaller segments of logs as sampling units (instead of whole logs; as in Iijima et al., 2007) in future research since sampling whole logs did not appear to record the variability in major properties along the log. In addition, closer focus should be made on the early and medium decay stages, during which the majority of spruce seedlings appear to establish.

Acknowledgements

This study was supported by the project of the Czech Science Foundation GACR P504/10/0843 and the National Agency for Agriculture Research (Q1102A085). We would like to thank Jitka Zenáhlíková, Jana Mašková, Jana Martínková, Ondřej Šmíd, Vojtěch Čada and Martin Starý for the assistance during field work. We are grateful to the authorities of the Šumava National Park and Jeseníky

Protected Landscape Area for the permission to collect data. Comments by anonymous reviewers have greatly improved the manuscript. Lucie Vítková and Michael O. Hands revised the English.

References

- 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., in press. Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of Central Europe: logs vs. stumps as a favourable substrate. *Silva Fennica*.
- Baier, P., Meyer, J., Gottlein, 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.* 26, 11–22.
- Banaš, M., Lekeš, V., Tremel, V., 2001. Determination of Upper Forest Limit in Ash Mts.. Taxonia, Olomouc.
- Bellingham, P.J., Richardson, S.J., 2006. Tree seedling growth and survival over 6 years across different microsites in a temperate rain forest. *Can. J. For. Res.* 36, 910–918.
- Blanchette, R.A., 1980. Wood decay: a submicroscopic view. *J. For.* 78, 734–737.
- Dighton, J., Thomas, E.D., Latter, P.M., 1987. Interactions between tree roots, mycorrhizas, a saprotrophic fungus and the decomposition of organic substrates in a microcosm. *Biol. Fert. Soils* 4, 145–150.
- Edman, M., Gustafsson, M., Stenlid, J., Ericson, L., 2004a. Abundance and viability of fungal spores along a forestry gradient – responses to habitat loss and isolation? *Oikos* 104, 35–42.
- Edman, M., Kruijs, N., Jonsson, B.G., 2004b. Local dispersal sources strongly affect colonisation patterns of wood-decaying fungi on spruce logs. *Ecol. Appl.* 14, 893–901.
- Faraway, J.J., 2006. Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models. Chapman and Hall/CRC.
- Goodell, B., 2003. Brown-rot fungal degradation of wood: our evolving view. In: Goodell, B., Nicolas, D.D., Schultz, T.P. (Eds.), *Wood Deterioration and Preservation*, ACS Symposium Series, 845. American Chemical Society, Washington, DC, pp. 97–118.
- Goodman, D.M., Trofymow, J.A., 1998. Distribution of ectomycorrhizas in microhabitats in mature and old-growth stands of Douglas-fir on southeastern Vancouver Island. *Soil Biol. Biochem.* 30, 2127–2138.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology* 70, 48–59.
- Harmon, M.E., 1987. The influence of litter and humus accumulations and canopy openness on *Picea sitchensis* (BONG) CARR and *Tsuga heterophylla* (RAF) SARG seedlings growing on logs. *Can. J. For. Res.* 17, 1475–1479.
- Harmon, M.E., 1989a. Effects of bark fragmentation on plant succession on conifer logs in the *Picea-Tsuga* forests of Olympic National Park, Washington. *Am. Midl. Nat.* 121, 112–124.
- Harmon, M.E., 1989b. Retention of needles and seeds on logs in *Picea sitchensis* – *Tsuga heterophylla* forests of coastal Oregon and Washington. *Can. J. Bot.* 67, 1833–1837.
- 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., Szwagrzyk, J., Dziedzic, T., Ferenc, S., Wodka, M., 2007. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *Eur. J. For. Res.* 26, 303–313.
- Holeksa, J., Zielonka, T., Zywiec, M., 2008. Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. *Can. J. For. Res.* 38, 415–428.
- Holeksa, J., 2003. Relationship among field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecol.* 168, 57–67.
- Iijima, H., Shibuya, M., 2010. Evaluation of suitable conditions for natural regeneration of *Picea jezoensis* on fallen logs. *J. For. Res.* 15, 46–54.
- Iijima, H., Shibuya, M., Saito, H., 2007. Effects of surface and light conditions of fallen logs on the emergence and survival of coniferous seedlings and saplings. *J. For. Res.* 12, 262–269.
- Iwański, M., Rudawska, M., 2007. Ectomycorrhizal colonization of naturally regenerating *Pinus sylvestris* L. seedlings growing in different micro-habitats in boreal forest. *Mycorrhiza* 17, 461–467.
- Janda, P., Bače, R., Svoboda, M., Starý, M., 2010. Věková a prostorová struktura horského smrkového lesa v I. zóně “Trojmezna” v NP Šumava. *Silva Gabreta* 16, 43–59.
- Jankovský, L., Vágner, A., Apltauer, J., 2002. The decomposition of wood mass under conditions of climax spruce stands and related mycoflora in the Krkonoše Mountains. *J. For. Sci.* 48, 70–79.
- 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.
- Jurgensen, M.F., Larsen, M.J., Wolosiewicz, M., Harvey, A.E., 1989. A comparison of nitrogen fixation rates in wood litter decayed by white-rot fungi and brown-rot fungi. *Plant Soil* 115, 117–122.
- Kobe, R.K., Coates, K.D., 1997. Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.* 27, 227–236.
- Kopáček, J., Kaňa, J., Šantrůčková, H., Porcal, P., Hejzlar, J., Píček, T., Veselý, J., 2002. Physical, chemical, and biochemical properties of soils in watersheds of the Bohemian Forest lakes: I Plesné Lake. *Silva Gabreta* 8, 43–66.
- Lausch, A., Fahse, L., Heurich, M., 2011. Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: a long-term quantitative landscape-level analysis. *For. Ecol. Manag.* 261, 233–245.
- Lepšová, A., 2001. Ectomycorrhizal system of naturally established Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings from different microhabitats – forest floor and coarse woody debris. *Silva Gabreta* 7, 223–234.
- Lička, D., 2002. Význam tlejícího dřeva v podmínkách NPR Kněžhyně – Čertův mlýn v Moravskoslezských Beskydech. Diploma Thesis, Mendel University of Agriculture and Forestry in Brno.
- Lindahl, B., Stenlid, J., Olsson, S., Finlay, R., 1999. Translocation of ³²P between interacting mycelia of a wood-decomposing fungus and ectomycorrhizal fungi in microcosm systems. *New Phytol.* 144, 183–193.
- Lonsdale, D., Pautasso, M., Holdenrieder, O., 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *Eur. J. For. Res.* 127, 1–22.
- Mori, A., Mizumachi, E., 2005. Season and substrate effects on the first-year establishment of current-year seedlings of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *For. Ecol. Manag.* 210, 461–467.
- Mori, A., Mizumachi, E., Osono, T., Doy, I., 2004. Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *For. Ecol. Manag.* 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. *For. Ecol. Manag.* 146, 15–23.
- Nakagawa, M., Kurahashi, A., Hogetsu, T., 2003. The regeneration characteristics of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* on cut stumps in the subboreal forests of Hokkaido Tokyo University Forest. *For. Ecol. Manag.* 180, 353–359.
- Narukawa, Y., Yamamoto, S., 2002. Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. *For. Ecol. Manag.* 163, 61–70.
- Narukawa, Y., Iida, S., Tanouchi, H., Abe, S., Yamamoto, S.I., 2003. State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. *Ecol. Res.* 18, 267–277.
- Neuhäuslová, Z., Eltsova, V., 2003. Climax spruce forests in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta* 9, 81–104.
- Ostrofsky, A., Jellison, J., Smith, K.T., Shortle, W.C., 1997. Changes in cation concentrations in red spruce wood decayed by brown rot and white rot fungi. *Can. J. For. Res.* 27, 567–571.
- Persson, Y., Vasaitis, R., Långström, B., Öhrn, P., Ihrmark, K., Stenlid, J., 2009. Fungi vectored by the bark beetle *Ips typographus* following hibernation under the bark of standing trees and in the forest litter. *Microb. Ecol.* 58, 651–659.
- Persson, Y., Ihrmark, K., Stenlid, J., 2011. Do bark beetles facilitate the establishment of rot fungi in Norway spruce? *Fungal Ecol.* 4, 262–269.
- Petty, T.M., Shaw, C.G., 1986. Isolation of *Fomitopsis pinicola* from in-flight bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Can. J. Bot.* 64, 1507–1509.
- 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.
- Pouska, V., Lepš, J., Svoboda, M., Lepšová, A., 2011. How do log characteristics influence the occurrence of wood fungi in a mountain spruce forest? *Fungal Ecol.* 4, 201–209.
- R development core team, 2010. R: A language and environment for statistical computing R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from: <<http://www.r-project.org>>.
- Rajala, T., Peltoniemi, M., Hantula, J., Mäkipää, R., Pennanen, T., 2011. RNA reveals a succession of active fungi during the decay of Norway spruce logs. *Fungal Ecol.* 4, 437–448.
- Rayner, A.D.M., Boddy, L., 1988. *Fungal Decomposition of Wood*. John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore.
- Renvall, P., 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35, 1–51.
- Rypáček, V., 1957. *Biologie dřevokazných hub*. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha.
- Schroeder, L.M., 2007. Retention or salvage logging of standing trees killed by the spruce bark beetle *Ips typographus*: consequences for dead wood dynamics and biodiversity. *Scand. J. For. Res.* 22, 524–530.
- Schwarze, F.W.M.R., Engels, J., Mattheck, C., 2000. *Fungal strategies of wood decay in trees*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Sippola, A.-L., Renvall, P., 1999. Wood-decomposing fungi and seed tree cutting: a 40-year perspective. *For. Ecol. Manag.* 115, 183–201.
- Stokland, J., Kause, H., 2004. *Phellinus nigrolimitatus* – a wood-decomposing fungus highly influenced by forestry. *For. Ecol. Manag.* 187, 333–343.
- Svoboda, M., Pouska, V., 2008. Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *For. Ecol. Manag.* 255, 2177–2188.
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R., Zenáhlíková, J., 2010. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *For. Ecol. Manag.* 260, 707–714.
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T.A., Fraver, S., Rejzek, J., Bače, R., 2011. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *J. Veg. Sci.*, doi:10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x.
- Takahashi, M., Sakai, Y., Ootomo, R., Shiozaki, M., 2000. Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea-Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Can. J. For. Res.* 30, 1148–1155.

- Takahashi, K., 1994. Effect of size structure, forest floor type and disturbance regime on tree species composition in a coniferous forest in Japan. *J. Ecol.* 82, 769–773.
- Tedersoo, L., Kõljalg, U., Hallenberg, N., Larsson, K.-H., 2003. Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytol.* 159, 153–165.
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 2003. Canoco 4.5. Biometris. Plant Research International, Wageningen, Netherlands.
- Vacek, S., 1982. Ekologické aspekty dekompozice biomasy v autochtonních ochranných smrčínách. *Zprávy lesnického výzkumu* 27, 5–11.
- Vrška, T. et al., 2004. Localities of natural forests in Czech Republic. VÚKOZ, vvi, Oddělení ekologie lesa. Available from: <<http://www.pralesy.cz/?id=6350>> (accessed 22.06.11.).
- Wallander, H., Lindahl, B.D., Nilsson, L.O., 2006. Limited transfer of nitrogen between wood decomposing and ectomycorrhizal mycelia when studied in the field. *Mycorrhiza* 16, 213–217.
- Ylisirniö, A.-L., Berglund, H., Aakala, T., Kuuluvainen, T., Kuparinen, A.M., Norokorpi, Y., Hallikainen, V., Mikkola, K., Huhta, E., 2009. Spatial distribution of dead wood and the occurrence of five saproxylic fungi in old-growth timberline forests in northern Finland. *Scand. J. For. Res.* 24, 527–540.
- Zielonka, T., Piatek, G., 2004. The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecol.* 172, 63–72.
- Zielonka, T., 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *J. Veg. Sci.* 17, 739–746.

5.4. Článek 4

Červenka, J., Bače, R., & Svoboda, M. (2014). **Stand-replacing disturbance does not directly alter the succession of Norway spruce regeneration on dead wood.** *J. For. Sci.* 60(10), 417-424.

Stand-replacing disturbance does not directly alter the succession of Norway spruce regeneration on dead wood

J. ČERVENKA, R. BAČE, M. SVOBODA

*Department of Forest Ecology, Faculty of Forestry and Wood Sciences,
Czech University of Life Sciences Prague, Prague, Czech Republic*

ABSTRACT: Density of regeneration in European subalpine Norway spruce (*Picea abies*) forests is typically low with regeneration primarily located on dead or decaying wood. The post-disturbance development of this regeneration is crucial for natural forest succession. The aim was to identify the influence of disturbance on regeneration on decaying logs immediately after a severe disturbance event. Study plots were established in two subalpine spruce forests: the first, an undisturbed site located in the Hrubý Jeseník Mts. and the second site in the Šumava Mts. that has experienced recent severe disturbance. Regeneration density increased between 2008 and 2011 by 7% (0.29 individuals per square meter of log) at the undisturbed site and by 33% (3.24 individuals per square meter of log) at the disturbed site. The increased regeneration density observed at the disturbed site was mostly associated with the smallest saplings. The highest increase in regeneration density was observed on logs with the largest diameters. Three years after severe disturbance caused 100% mortality of the parent stand in the Bohemian Forest, no significant effect was recorded on the growth rate and survival of established spruce saplings on dead wood.

Keywords: decaying logs; natural regeneration; *Picea abies*

Until recently, wind disturbance and subsequent bark beetle (*Ips typographus* L.) outbreaks in central European forests were considered as a non-natural process without significant influence on natural forest succession and development (SPLECHTNA et al. 2005). Recent dendrochronological analysis (SVOBODA et al. 2012; ČADA et al. 2013) and studies derived from historical forest maps (e.g. BRUNA et al. 2013) have shown the opposite, with forest stand structure often linked to the last severe disturbance event. These forests have been disturbed several times in the recent past by disturbance events of varying severity and this has had a major impact on stand development over the last 120 years (BRUNA et al. 2013). These locations are crucial to understand forest recovery and the extent of variability in forest succession after severe disturbance events (ČADA et al. 2013) which are an important driver of central European mountain spruce forest dynam-

ics (ZIELONKA et al. 2010; SVOBODA et al. 2012). Every disturbance event creates biological legacies that are often necessary to promote biodiversity with many species dependent on frequent disturbance events (FRANKLIN, FRELICH 2002; ČADA et al. 2013). One such legacy of a disturbance event is the increased availability of decaying wood.

The density of regeneration in European subalpine spruce forests is typically low (WOHLGEMUTH, KULL 2002; STREIT et al. 2009) with the majority of regeneration focused on favourable microsites such as dead or decaying wood. The number of spruce seedlings (*Picea abies* [L.] Karst) occupying dead wood can be up to 80% of the total stand regeneration (SVOBODA et al. 2010). In these areas the issue of regeneration development and survival on decaying logs is crucial for forest dynamics. Environmental conditions change after a severe disturbance event that results in the death of parent

Supported by the Czech Science Foundation, Grant GACR No. P504/12/1218, and by the Czech University of Life Sciences Prague, Project IGA No. 20124352 and A09/14, and Radek Bače was also supported by the Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic, Project ESF and MŠMT CZ 1.07/2.3.00/30.0040.

stands, creating open canopy conditions that enable increased light exposure and subsequently more favourable conditions for regeneration growth (METSLAID et al. 2007). On the other hand, after a disturbance event, an increase in surface temperature (HAIS, KUČERA 2008) in combination with periods of drier weather in the previous years (MATĚJKA 2011) can cause desiccation of logs and subsequent sapling mortality. Each log has different qualitative characteristics that provide different conditions for sapling growth (ZIELONKA 2006). Previous research shows that characteristics such as decay stage, log diameter and presence of rot fungi play an important role in seedling density (BAČE et al. 2012). Currently, there is a lack of research on the importance of log characteristics after a disturbance event and if these conditions change. The aim of this paper is to observe the development of natural regeneration on decaying logs immediately after 100% mortality of the parent stand. The results are compared with the development of natural regeneration of spruce on decaying logs in an undisturbed mountain spruce forest stand. The main questions are: (i) how has the natural regeneration developed during the three-year study period at both the disturbed and undisturbed site; (ii) how has the density of saplings in each height category changed; and (iii) has this change been influenced by type of locality, original regeneration density or other log characteristic (e.g. log diameter, ground contact, decay stage, presence and type of rot fungi or surrounding vegetation)?

MATERIAL AND METHODS

Study site. Data was collected from two subalpine spruce forests in the Czech Republic. At each site, two square plots (100 × 100 m) were established. The first site, Eustaška, is situated in the central area of the Hrubý Jeseník Mts. (north-eastern Czech Republic) in the protected area, Praděd (50°5'N, 17°15'E). The plot is situated on a gentle south-eastern slope (up to 10°) with an altitudinal range between 1,240 and 1,270 m a.s.l. The total annual precipitation at this altitude is approximately 1,200 mm and the mean annual temperature is around 4°C. Plant communities were classified as *Calamagrostio villosae-Piceetum* (BANÁŠ et al. 2001). The stands in this area are a good representation of subalpine old-growth spruce forest, with virgin forest appearance. However, barked logs are occasionally identified as remnants of previous salvage logging in the area. According to Czech law

(Decree No. 64/2011 of the Statute Book), these stands are classified as near-natural forest (ADAM et al. 2011). The oldest trees in the region range in age from 260 to 300 years and are known to have survived a severe series of disturbance events between 1770 and 1840 while they were still young and adaptable trees. However, most of the trees forming the present-day canopy and upper storeys were established as a succession of a new generation of forest after this disturbance event. The current age of these trees ranges from 160 to 230 years; however, this generation has developed to create a structurally diverse and varied age stand without experiencing any large scale disturbance in the recent past (ADAM et al. 2011).

The second site Trojmezná is situated in Šumava National Park in the southern Šumava Mts. The study plot is located on a gentle northern slope (up to 10°) along the mountain ridge located between Třístoličník and Trojmezná (48°47'N, 13°49'E). The altitudinal range is from 1,250 to 1,270 m a.s.l. The total annual precipitation at this altitude is approximately 1,200 mm and the mean annual temperature around 4°C. Plant communities were classified as *Athyrio alpestris-Piceetum* (NEUHÄUSLOVÁ 2001). There is little evidence for past anthropogenic disturbance in this region suggesting a low impact of human activity. It is therefore considered one of the largest and best conserved complexes of old-growth mountain spruce forest in the Czech Republic (MÍCHAL, PETŘÍČEK 1999). Most of the trees at this site were older than 200 years before an outbreak of bark beetle that caused 100% parent stand mortality in 2008 (SVOBODA et al. 2012).

Data collection. In 2008, spruce regeneration on decaying and dead logs was recorded in both sites. All logs ≥ 2 m in length with a maximum diameter measurement of ≥ 0.15 m were analysed. Decaying logs were divided into 1.5 m long segments and the diameter of the middle of each segment measured. The position, length and diameter at both ends of the logs were measured using Field-Map (IFER-MMS, Field-Map Technology, 2009, <http://www.field-map.com>). For each log we recorded: decay stage ranging from 1 to 5 (SIPPOLA, RENVALL 1999); ground contact; surrounding vegetation; and dominant rot fungi (brown rot, white rot of *Phellinus nigrolimitatus* or other white rots) (BAČE et al. 2012).

All saplings were recorded on each log and divided into six height categories; (1) 0–5 cm, (2) 5–10 cm, (3) 10–20 cm, (4) 20–50 cm, (5) 50–100 cm and

(6) 100–200 cm. Current-year seedlings were not included because their count could change during the period of data collection (MORI et al. 2004). In 2011, measurements of natural regeneration were repeated at both sites.

Data analysis. Time changes in the correlation and development of spruce communities were tested using Principal Component Analysis (PCA). Species data was converted to a logarithm scale and divided into the defined height categories for two densities of saplings; density in 2008 (D_{08}) and density in 2011 (D_{11}). Density of spruce regeneration (total number of saplings) was divided by the log area (defined by the total sum of each 1.5 m segment rectangular area (middle diameter \times length) and calculated for each log and height category in 2008 and 2011. To test changes in density of regeneration the same height categories as for PCA analysis were used. The response variable was defined as Density change (D_{Δ}) and calculated as a natural logarithm of the proportion of sapling density in 2011 (D_{11}) compared to the starting density in 2008 (D_{08}). D_{Δ} was tested by one-sample t -test assuming a normal distribution of data. The segments without regeneration in both years were omitted. D_{Δ} was tested individually for each locality (Eq. 1).

$$D_{\Delta} = \ln \frac{D_{11} + 1}{D_{08} + 1} \quad (1)$$

where:

D_{08} – density in 2008,

D_{11} – density in 2011.

The effects of explanatory variables on D_{Δ} for decaying logs were evaluated using linear models (LM). Saplings were analysed in three height classes: 0–5 cm, 5–10 cm and > 10 cm. The boundaries of height classes were determined with an emphasis on the highest resolution of the smallest individuals because of their significantly higher mortality rate (JONÁŠOVÁ, PRACH 2004; ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). Started with a null model and then used forward selection for all variables, in particular height classes. According to these results, we assigned the significant variables to the basic model. Then backward selection was performed to create the final model. In addition a new simpler model was created in case that there was no significant difference in the former model (F -test).

Statistical analyses were performed using the STATISTICA version 9 software (Statsoft, Tulsa, USA) and R version 2.14.1 software (R Development core team, Wien, Austria) using libraries “MASS” and “vioplot”.

RESULTS

Regeneration density on decaying logs increased during the study period at both sites. Total regeneration increased at the undisturbed site, Eustaška, by 7% (0.29 individuals per square meter of log) while regeneration at the recently disturbed site, Trojmezná, increased by 33% (3.24 individuals per square meter of log) (Table 1). Further, an increase

Table 1. Regeneration on decaying logs, density of regeneration in particular years, percentage change in density between the years 2008 and 2011 in both localities

	Eustaška		Trojmezná	
	2008	2011	2008	2011
Numbers of regeneration (innd·ha ⁻¹)	1,321	1,421	1,874	2,815
Total density (innd·ha ⁻¹)	3.75	4.04	6.45	9.69
Change in density after three years (%)		7.18		33.43

in the number of nurse logs with at least one sapling was observed at both sites. At Eustaška nurse logs increased from 90% to 93% and at Trojmezná there was an increase from 68% to 83% (Table 2).

An increase in regeneration density occurred at both sites in almost all height categories with the exception of categories 0–5 cm and 5–10 cm at Eustaška, where a significant decrease in density was observed. In all other categories at this site there was a significant increase in density (t -test, $P < 0.05$; Fig. 1). At Trojmezná no significant increase

Table 2. The characteristics of decaying logs in both localities; number of logs without regeneration, number of logs within a particular decay stage, area and volume of logs, mean (\bar{x}) and median (\tilde{x}) values of maximum log diameter

Decaying logs	Eustaška	Trojmezná
Number	110	75
Without regeneration 2008	11	24
Without regeneration 2011	8	13
Number in decay stage 2	12	13
Number in decay stage 3	53	30
Number in decay stage 4	36	21
Number in decay stage 5	9	11
Area of logs (m ²)	351.9	290.6
Volume of logs (m ³)	87.5	120.2
Maximum log diameter (\bar{x})	0.36	0.44
Maximum log diameter (\tilde{x})	0.35	0.4

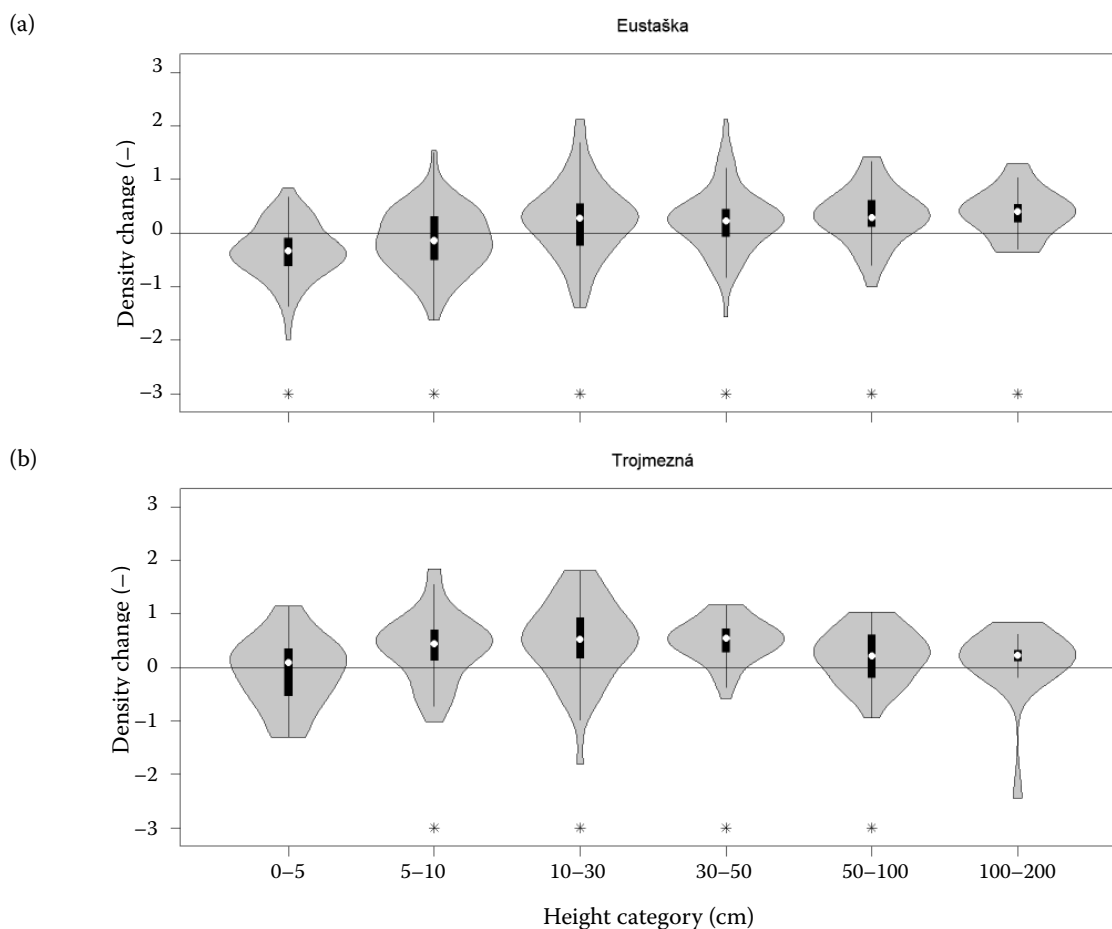


Fig. 1. Change in regeneration density in particular height categories between the years 2008 and 2011 on localities Eustaška (upper figure) and Trojmezná (lower figure). Violin plots represent median, 25% and 75% quartile, range without outliers and kernel density of change in regeneration density. Categories significantly different from zero with $P < 0.05$ are indicated by asterisks

in density was observed in the lowest and highest height categories only.

Only three of the recorded variables had a significant impact on density change (D_{Δ}): the starting density; the site Trojmezná; and the log diameter. A significant low increase in regeneration density was observed in all height categories on logs which originated with a high starting density. Higher increases in regeneration density occurred at the disturbed site, Trojmezná, in the first two height categories. In the last category, a significant impact of large diameter logs on an increase in regeneration density was observed. All values for linear models are displayed in Table 3.

The results of multivariate analysis (Fig. 2) show the successful growth of regeneration with the majority of saplings progressing to the following height category during the study period. The lowest height category of regeneration during three years is moving to the less occupied logs, against the direction of the decay stage of logs. Both locations recorded similar progression in the shift in height

classification. This result shows that the effect of severe disturbance and subsequent sudden change of light conditions and thermal regime has a low effect on the growth of saplings which were previously established before the disturbance event, independently of their starting height. Further, the effect has no influence on the colonization of new, less decayed logs. An identical position in the highest height category on the disturbed site Trojmezná shows a reduction in the height increment of the highest saplings.

DISCUSSION

Although disturbance events often result in a sudden change in environmental conditions such as increased light availability (RAMMIG et al. 2006), our results did not show any significant difference in the development and mortality of spruce regeneration on dead or decaying logs in disturbed and undisturbed mountain spruce for-

Table 3. Results of linear models, the table shows impact of variables on change of regeneration density on decaying logs in three height categories

	Height categories					
	0–5 cm		5–10 cm		10–200 cm	
Starting density ₀₈	-0.2058	< 0.001	-0.1556	< 0.001	0.0676	< 0.001
Locality Trojmezna	0.3670	< 0.001	0.4437	0.0001	–	n.s.
Diameter of logs	–	n.s.	–	n.s.	0.0009	0.009
Ground contact	–	n.s.	–	n.s.	–	n.s.
Decay stage	–	n.s.	–	n.s.	–	n.s.
Surrounding vegetation	–	n.s.	–	n.s.	–	n.s.
White rot	–	n.s.	–	n.s.	–	n.s.
Brown rot	–	n.s.	–	n.s.	–	n.s.
Phellinus nigrolimitatus	–	n.s.	–	n.s.	–	n.s.
R^2	0.457		0.295		0.226	
n	118		109		130	

n.s. – not significant

est. At both sites, successful growth and development indicated by saplings progressing to the following height categories were observed. In the undisturbed site, Eustaška, the amount of light exposure should be considerably lower due to the dense stand conditions of the parent stand and could affect the growth rate. However, stands in these subalpine spruce forests allow for continuous sapling growth because the canopy in these forests is not fully closed allowing sufficient light to penetrate to the logs for successful sapling de-

velopment and regeneration (KATHKE, BRUELHEIDE 2010). Improvement of light conditions in disturbed sites does not have an immediate effect on the height growth of saplings and it can take several years for the post-disturbance conditions to take effect (METS LAID et al. 2005). This is probably the main reason why the variation between the two sites is small. In addition, there was no increase in mortality of saplings on the logs in disturbed area, as expected (KATHKE, BRUELHEIDE 2010). This is probably because during bark beetle

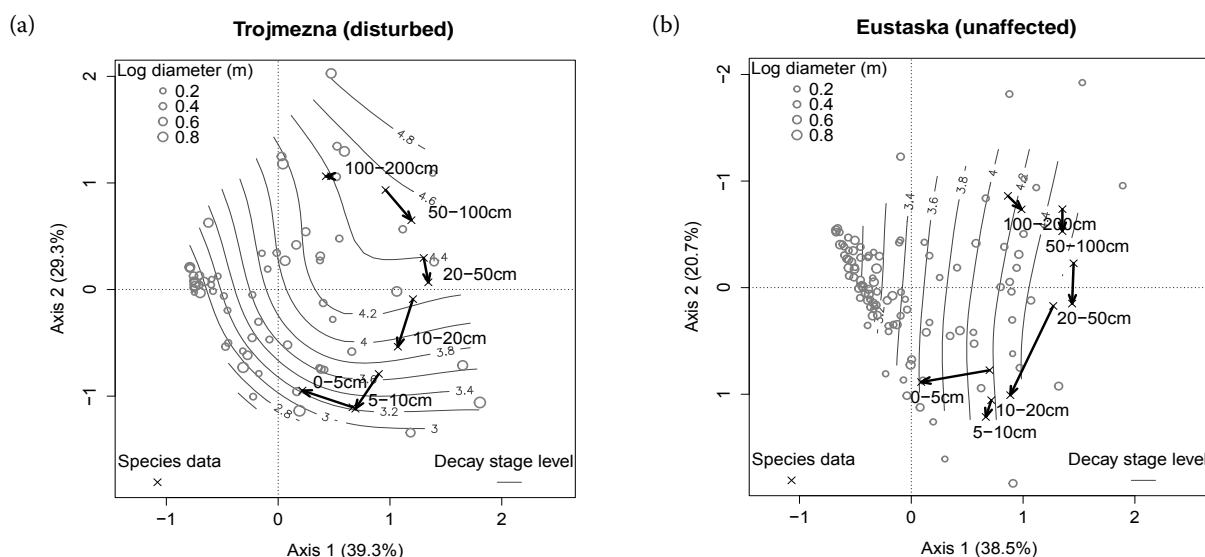


Fig. 2. Principal Component Analysis (PCA) at (a) disturbed site and (b) unaffected site. Species data (crosses) are density of spruce regeneration in the height categories in 2 years. The arrow always points from the original height class in 2008 to the new height class in 2011. Samples (decaying logs) are marked with brown circles, size of circles increases with log diameter. Isolines show the gradient of decay stage (2–5). The arrangement of height classes indicates the direction of the succession of spruce. In both localities we can see progress of succession in three years

outbreaks, snags with branches create shade, at least in the first few years after the disturbance, and provide protection against temperature extremes and potential drought (JONÁŠOVÁ, PRACH 2004).

The total number of saplings on decaying logs increased at both sites. There was a substantial increase in the number of saplings recorded in Trojmezná, in all height categories between 2008 and 2011. The high number of saplings in the first categories (0–5 cm, 5–10 cm, 10–30 cm) is in line with the findings of Heurich (2009), who suggested that environmental conditions during a succession of bark beetle outbreak are the same as the environmental conditions for the previous year and that spruce stands are able to maximize seed production just before they die. The decrease in the number of saplings in the two lowest categories at the undisturbed Eustaška site was probably caused by relatively low seed production due to a lack of environmental stress (HANSEN 2003) and because of sapling mortality. Seed supply is irregular in these areas (ŠERÁ et al. 2000) and seeds have a low germination capacity (NILSSON et al. 2002). Some of these saplings developed and moved to the following height categories but a considerable amount of saplings died. In areas of subalpine spruce forests extremely high mortality of spruce regeneration is often observed a few years after germination (JONÁŠOVÁ, PRACH 2004; ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). Saplings have to survive low temperatures, thick layer of long-lasting snow cover, lack of light and moisture (CUNNINGHAM et al. 2006). With increasing growth of spruce saplings and increased height increment (METS LAID et al. 2007) they develop resistance and sapling stability (HANSEN 2003; GRASSI et al. 2004; ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). Mortality or violation (e.g. breakage or dried terminal shoot) of higher saplings in disturbed stands can be caused by maturation feeding (*Ips typographus*), fall of snags, windfall or fraying by ungulates (own observation). These are potential reasons for the lack of development in regeneration density in the final height category in Trojmezná.

Impact of variables on changing density

The starting density (D_{08}) had a significant impact on the development of regeneration density and number of saplings in all three height categories. The suggested cause is the high mortality of saplings in the younger stages of development (ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). Most of the saplings had a clustering pattern because of the favourable characteristics of the decaying logs (BAČE et al. 2012). The majority of the favour-

able logs were already occupied, so the chance for establishment and survival of new seedlings is low. The aggregation of saplings on logs can result in higher interspecific competition (KUULUVAINEN, KALMARI 2003) with a growing number of saplings on decaying logs leading to a higher mortality rate (HARMON, FRANKLIN 1989; HOLEKSA 2001) when seedlings have to compete for light, water, space and nutrients (NILSSON et al. 2002).

The significant impact of Trojmezná locality on regeneration density, observed in the first two categories (0–5 cm, 5–10 cm), is probably as a result of the mast year following the bark beetle outbreak. Improved light conditions could ensure a higher rate of sapling survival (BRANG 1998). A further important variable for sapling establishment, growth and survival is the diameter of the decaying logs (TAKAHASHI 1994). This is in line with our results where the largest increase in height regeneration (> 10 cm) was observed on logs with the larger diameter. Larger logs support sapling abundance (BAČE et al. 2012) because of the larger area available for sapling establishment (HOLEKSA 2001). These logs, compared with the smaller diameter logs, provide more stable temperature and humidity conditions (HARMON et al. 1986). Larger logs also protect saplings against competition from surrounding vegetation (HARMON, FRANKLIN 1989; JONÁŠOVÁ 2001) and the competitive pressure of vegetation on the log surfaces is moderate, without significant impact on regeneration development (ZIELONKA, PIATEK 2004). TAKAHASHI (1994) found that small diameter logs (< 0.2 m) do not provide a favourable environment for regeneration of spruce (*Picea glehnii* Mast.).

CONCLUSION

Results show that the development of spruce regeneration on decaying logs three years after disturbance is similar to regeneration in an undisturbed locality. The effect of a severe disturbance event does not have an essential influence on the growth and survival rate of spruce saplings. Under both conditions, saplings grow and progress to subsequent height categories. At both locations there is an increase in the total number of saplings with a high increase in regeneration density at the disturbed site, Trojmezná, and on logs with larger diameter.

Three years after the total mortality of the parent stand caused by a bark beetle outbreak, the strong effect of disturbance on regeneration and succession has not yet occurred. It can be suggested that three years are a too short time for observing sig-

nificant differences between the disturbed and undisturbed sites.

Acknowledgments

We thank the authorities of the Šumava National Park and Jeseníky for their permission to collect data. We would like to thank JITKA ZENÁHLÍKOVÁ, MAGDA POSPÍŠILOVÁ and MARIAN ROJÍČEK for the assistance during field work. JENNIFER CLEAR revised the English.

References

- ADAM D., DOLEŽELOVÁ P., HORT H., ANIK D., KRÁL, K., UNAR P., VRŠKA T. (2011): Vývoj dřevinného patra v lokalitě Eustaška v období 1999–2011. [Development of tree layer in Eustaška in year in period 1999–2011.] Brno, Zpracováno v rámci Programu péče o krajinu: PPK-S69a/83/11.
- BAČE R., SVOBODA M., POUŠKA V., JANDA P., Červenka J. (2012): Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management*, **266**: 254–262.
- BANAŠ M., LEKEŠ V., TREML V. (2001): Determination of Upper Forest Limit in Ash Mts. Olomouc, *Taxonia*: 76.
- 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.
- BRŮNA J., WILD J., SVOBODA M., HEURICH M., MÜLLEROVÁ J. (2013). Impacts and underlying factors of landscape-scale, historical disturbance of mountain forest identified using archival documents. *Forest Ecology and Management*, **305**: 294–306.
- ČADA V., SVOBODA M., JANDA P. (2013). Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, **295**: 59–68.
- CUNNINGHAM C., ZIMMERMANN N.E., STOECKLI V., BUGMANN H. (2006): Growth of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in subalpine forests in Switzerland: does spring climate matter? *Forest Ecology and Management*, **228**: 19–32.
- FRANKLIN J., FRELICH L.E. (2002): *Forest dynamics and disturbance regimes*. Cambridge, Cambridge University Press: 266.
- 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.
- HAIŠ M., KUČERA T. (2008): Surface temperature change of spruce forest as a result of bark beetle attack: remote sensing and GIS approach. *European Journal of Forest Research*, **127**, 327–336.
- HANSEN 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. (1989): Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology*, **70**: 48–59.
- 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. (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. (2001): Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **120**: 256–270.
- 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. (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: MÁNEK J. (ed.): *Aktuality šumavského výzkumu. Sborník z conference. Srní, 2.–4. 4. 2001. Vimperk, Správa NP a CHKO Šumava*: 161–164.
- KATHKE S., BRUELHEIDE H. (2010). Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*. *Forest Ecology and Management*, **259**: 1597–1605.
- 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.
- MATĚJKA K. (2011): Rozbor průběhu počasí na Churáňově (Šumava) v období 1983–2010 a jeho možná interpretace z hlediska dynamiky ekosystémů. [Analysis of Weather in Churáňov (Bohemia Forest) in the Period 1983–2010 and its Possible Interpretation in Terms of Ecosystem Dynamics.] Praha, IDS: 18. Available at <http://www.infodatasy.cz/climate/globalgradients.pdf> (accessed February 1, 2014).
- 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.

- MÍCHAL I., PETŘÍČEK V. (1999): Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. [Management of Protected Areas II. Forest Communities.] Praha, Agentura ochrany přírody a krajiny v ČR: 714.
- MORI A., MIZUMACHI E., OSONO T., DOY I. (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.
- NEUHÁSLOVÁ Z. (2001): Mapa potenciální přirozené vegetace národního parku Šumava. [The map of potential natural vegetation of the Šumava National Park.] *Silva Gabreta, Supl. 1*: 1–190.
- 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.
- 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.
- SIPPOLA A.L., RENVALL P. (1999): Wood-decomposing fungi and seed tree cutting: A 40-year perspective. *Forest Ecology and Management* **115**: 183–201.
- SPLICHTNA B.E., GRATZER G., BLACK B.A. (2005): Disturbance history of a European oldgrowthmixed-species forest – a spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, **16**: 511–522.
- 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., FRAVER S., JANDA P., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J. (2010). Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, **260**: 707–714.
- SVOBODA M., JANDA P., NAGEL T. A., FRAVER S., REJZEK J., BAČE R. (2012). Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, **23**: 86–97.
- 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**: 769–773.
- 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.
- 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**: 37–54.
- ZIELONKA T. (2006): 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., HOLEKSA J., FLEISCHER P., KAPUSTA P. (2010). A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, **21**: 31–42.
- ZIELONKA T., PIATEK G. (2004): The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecology*, **172**: 63–72.

Received for publication April 9, 2014

Accepted after corrections September 1, 2014

Corresponding author:

Ing. JAROSLAV ČERVENKA, Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 1176, 165 21 Prague 6-Suchbát, Czech Republic; e-mail: cervenkaj@fd.czu.cz, jaroslav.cervenka4@gmail.com

6. SHRNU TÍ VÝSLEDKŮ

Mnoho porostů horských smrčín střední Evropy bylo v posledních desetiletích silně ovlivňováno zvětšujícím se počtem disturbancí, především větrnými polomy a následnou gradací lýkožrouta smrkového. S postupnou změnou klimatu se nechá předpokládat, že tento trend bude pokračovat. Hlavním tématem této disertační práce bylo poodhalit některé faktory ovlivňující strukturu porostů a proces přirozené obnovy horských smrkových lesů střední Evropy před a po disturbanci. Pro určení nejvhodnějšího managementu těchto lesů, je velice důležité pochopit některé aspekty fungování dynamiky těchto porostů a jejich obnovy.

Naše výsledky ukazují, že gradace lýkožrouta smrkového způsobila během krátké doby (max. 4 roky) výraznou změnu struktury původních lesních porostů. Mortalita horního stromového patra byla více než 99%. Rychlost a vysoké procento odumření, které nejsou pravidlem pro tyto typy lesů, byla v našem případě způsobena kombinací několika faktorů. Částečně se na tom podílel orkán Kyrill s přispěním periody teplejšího počasí v letech před rozpadem a také absence silných disturbancí v zájmovém území od poloviny 19. století. Porosty byly tvořeny starými stromy silných dimenzí s heterogenní strukturou, které jsou náchylné k rychlému nástupu gradace. Živé stromy pocházely z banky zmlazení, která během sledovaného období dosáhla registrační hranice ($DBH > 7$ cm) a dosahovaly hustoty 16 ks/ha. Je třeba říct, že tyto stromy se vyskytovaly téměř výhradně v porostech s více heterogenní strukturou (spodní polovina oblasti), která je dána disturbanční historií. Z toho usuzujeme, že struktura budoucího porostu bude podobná struktuře minulé, ve spodní části vznikne opět porost více heterogenní, zatímco ve výše položené části tomu bude naopak.

Naše výsledky jako jedny z prvních dokumentují rychlost rozpadu odumřelých porostů. Během 3 let došlo k rozpadu 26 % odumřelých stromů (kmeny zlomené minimálně o polovinu původní délky). Rozpad je tedy poměrně rychlý v porovnání s dosavadními výsledky. To může být způsobeno hojným výskytem troudnatce pasovaného, který rozklad urychluje. Naše výsledky neprokázaly závislost mezi DBH a časem rozpadu, není rozdíl v rychlosti rozpadu mezi stromy různých tlouštěk. Objem tlejícího dřeva v porostu po disturbanci stoupl téměř 2,5 násobně. Tlející dřevo je tzv. biologickým dědictvím, které po sobě každá disturbance zanechá. S jeho nárůstem a prosvětlením porostů lze očekávat zvýšení biodiverzity velké škály ať už rostlinných nebo

živočišných druhů. Postupným rozkladem se stane i příhodným mikrostanovištěm pro přirozenou obnovu lesních ekosystémů.

Výše zmíněné ukazuje, že velkoplošné disturbance s sebou přinášejí výraznou změnu struktury lesa, ale i přírodních podmínek. Rozporuplným tématem, ať už v chráněných územích či v lesích hospodářských, je způsob managementu těchto porostů. Pokud se diskutuje o ponechání těchto porostů samovolnému vývoji, debaty většinou provázejí obavy o budoucí vzhled těchto porostů. Klíčovým faktorem v rozhodování je fungování, početnost a druhové složení přirozené obnovy, která se v porostech po disturbancech nachází. Důležité jsou také faktory ovlivňující vlastnosti přirozené obnovy.

V některých případech dochází krátce po disturbance k nárůstu pionýrských druhů, avšak v našem případě se na plochách vyskytovala pouze obnova smrku a jeřábu. Početnost obnovy nižší než 1,3 m dosahovala 4000 jedinců na hektar a jeřáb tvořil necelé 2 % veškeré obnovy, u obnovy přesahující výšku 1,3 m bylo zastoupení jeřábu výraznější (19 %) a medián činil 252 jedinců na hektar. V našich podmínkách se druhové složení po narušení nemění, zůstává stejné jako u mateřského porostu. Přeskočením pionýrské fáze obnovy je popřena klasická teorie vývoje lesa po velkoplošné disturbance. V případě kůrovcové disturbance nedochází k narušení půdy a šance pro uchycení pionýrských druhů je tak dosti mizivá. Smrk je adaptován na režim disturbance tím, že si vytváří kontinuálně banku zmlazení (ještě před samotným rozpadem), podíl jedinců uchycených před disturbance čínil 88 %. Početnost obnovy se s nadmořskou výškou signifikantně nelišila, lišila se však její velikost. S rostoucí nadmořskou výškou se velikost zmlazení snižovala a obnova byla více homogenní, i poměrně malá změna výškového gradientu má výrazný vliv na rychlost růstu obnovy smrku i jeřábu. Se zvyšující se nadmořskou výškou se zhoršují klimatické podmínky, to má vliv na růst i přežívání zmlazení. Zmlazení se zvyšující se výškou potřebuje více světla, proto odrůstá pomaleji. Rozdíly ve struktuře obnovy (90 % obnovy vyšší než 1,3 m se nacházelo ve spodní části sledované oblasti) mohou být dále vysvětleny rozdílnou disturbance historií jednotlivých částí lokality, jak už bylo zmíněno výše v případě živých stromů ($DBH > 7\text{cm}$) nacházejících se v lokalitě po odumření horního stromového patra. Struktura obnovy může být významně ovlivněna také strukturou porostu před disturbance, v našem případě však žádná z porostních charakteristik prokazatelně nevysvětlovala rozdílnost v početnosti zmlazení.

Přirozená obnova se nejvíce vyskytovala na třech mikrostanovištích - mechu (32 %), blízko paty stromu nebo souše (28 %) a na tlejícím dřevě (27 %). Tyto výsledky jen potvrzují velký význam těchto mikrostanovišť pro přirozenou obnovu. Pozitivní vliv tlejícího dřeva byl prokázán v mnoha dřívějších pracích, avšak početnost obnovy mezi jednotlivými kmeny může být velmi variabilní. Proto se práce dále zabývala vlivem doposud nezkoumaných vlastností tlejícího dřeva na početnost obnovy.

Zaměřili jsme se na vlastnosti ležících kmenů, které byly doposud opomíjeny. Výsledky ukazují, že hustota obnovy smrku na ležících kmenech se mění v závislosti na různých stupních rozkladu těchto kmenů. Semenáčky se začaly objevovat už ve stupni rozkladu II s velmi malou hustotou, největší hustota se nacházela ve stupních rozkladu III a IV, kdy kmeny poskytují už příhodné podmínky pro uchycení, růst a přežívání zmlazení. Na kmenech s nejvyšším stupněm rozkladu (V) byly hustoty zmlazení nižší, zde se projevuje vliv vnitrodruhové a mezidruhové kompetice. Dalšími vlastnostmi ovlivňujícími početnost obnovy byly kontakt kmene se zemí, příčina odumření kmene, jeho tloušťka, zakrytí kmene postranní vegetací a výskyt různého druhu dřevokazných hub. Kmeny v přímém kontaktu se zemí se rychleji rozkládají, a proto poskytují dříve vhodné podmínky pro obnovu. Další výsledky ukazují pozitivní efekt kmenů velkých dimenzí na početnost obnovy. Tyto kmeny většinou pocházely z vývratů, naopak málo vyhovující byly kmeny menších průměrů, které odumřely následkem vnitrodruhové kompetice. Kmeny rozkládané bílou hnilobou způsobenou václavkou (*Armillaria spp*) nebo ohňovcem ohraničeným (*Phellinus nigrolimitatus*) poskytovaly výrazně lepší podmínky pro zmlazení než kmeny rozkládané (hnědou hnilobou) troudnatcem pásovaným (*Fomitopsis pinicola*), který se vyskytoval především na kmenech, které odumřely následkem žíru lýkožrouta smrkového. Negativní efekt na nižší zmlazení (<15 cm) pak mělo vysoké zakrytí kmene postranní vegetací, které konkuruje smrku na ležících kmenech, naopak pozitivní vliv mělo mírné zakrytí kmenů postranní vegetací, kdy postranní vegetace redukovala riziko vysychání klád a její opad mohl být využit jako podpora pro zmlazení. Efekt postranní vegetace se tak mění v závislosti na průběhu rozpadu ležících kmenů.

Tato práce prokázala, že disturbance s sebou přináší náhlou změnu struktury lesa a s tím spojenou změnu přírodních podmínek. Všechny výše uvedené vlastnosti ležících kmenů a jejich vliv na početnost obnovy byly šetřeny v nenarušených porostech. Proto nás dále zajímalo, jak bude probíhat vývoj přirozené obnovy na tlejících kmenech po odumření horního stromového patra. Dojde k vyšší mortalitě obnovy následkem vysychání kmenů a

změny teplotního režimu? Nebo naopak bude zmlazení výrazně přirůstat díky zvýšenému přísunu světla? Dále jsme ověřili, zda některé vlastnosti tlejícího dřeva (rozměry, stupeň rozkladu, kontakt se zemí, zakrytí postranní vegetací, nebo typ hniloby) měly vliv na změnu početnosti zmlazení po takto rychlém odumření horního stromového patra.

Přestože disturbance vedou k náhlé změně přírodních podmínek, jako je zvýšení přísunu světla nebo změna teplotního režimu, tato práce neshledává zásadní rozdíly ve vývoji přirozené obnovy na tlejících kmenech mezi disturbovanou lokalitou a lokalitou bez narušení. Na obou lokalitách zmlazení úspěšně odrůstalo a posouvalo se do následujících výškových tříd. Po odumření horního stromového patra nebyla zaznamenána změna mortality, jak predikovaly některé dřívější studie, ani výrazný přírůst obnovy jako reakce na větší přísun světla. Podobný vývoj obnovy na rozdílných lokalitách může být daný přirozeně mezernatým zápojem nenarušených porostů, který umožňuje průchod dostatečného množství světla pro zmlazení pod porostem. Zmlazení smrku pod odumřelým porostem nereaguje okamžitým přírůstem na větší přísun světla, tři roky jsou příliš krátká doba na to, aby se tento efekt mohl projevit. Nicméně otevření porostu a zlepšení světelných podmínek mělo pravděpodobně vliv na přežívání nově vyklíčených jedinců. Na obou lokalitách se zvýšila početnost zmlazení na ležících kmenech, avšak výrazný nárůst (33 %) byl zaznamenán na narušené lokalitě, kde byla po semenném roku, který většinou přichází současně s kůrovcovou gradací, minimální mortalita. Dále jsme zjistili, že důležitým faktorem pro uchycování, růst a přežívání obnovy je průměr tlejících kmenů. Největší nárůst početnosti zmlazení nastal na kmenech s větším průměrem, které poskytují jedincům dostatečný prostor pro uchycení, stabilnější teplotní a vlhkostní podmínky, nebo konkurenční výhodu před okolní vegetací. Slabé kmeny nenesou tolik obnovy a nezajišťují tak dobré podmínky pro uchycení, růst a přežívání.

Tři roky po odumření horního stromového patra následkem přemnožení lýkožrouta smrkového se efekt silné disturbance na obnovu a její vývoj zásadně zatím neprojevil. To nám ukazuje, že tři roky jsou příliš krátká doba pro pozorování významných rozdílů mezi lokalitami s narušením a bez něho.

Tato práce popisuje pouze některé aspekty dynamiky a obnovy horských smrkových lesů. Přesto by příklady vývoje těchto oblastí po velkoplošných disturbancích mohly být vodítkem pro stanovení vhodného managementu. A to především v chráněných

územích, kde je primárním cílem ochrana přírody, zachování přirozených procesů a zvýšení biodiverzity, tedy produkční funkce lesa nejsou upřednostňovány. Při rozhodování o budoucím managementu je les třeba vnímat jako celek, nejen jako živé stromové patro, a zahrnout do rozhodování i aspekty uvedené v této i jiných pracích. Naše práce potvrzuje, že ponecháním horských smrkových lesů samovolnému vývoji podpoříme procesy vedoucí k bezproblémové přirozené obnově a k zvýšení biodiverzity těchto ekosystémů. Přirozené disturbance zvyšují heterogenitu porostů na rozdíl od asanačních zásahů, které narušují přirozený proces obnovy a fungování celého ekosystému vytvořením homogenních podmínek na rozsáhlých holinách. Pokud jsou porosty ponechány samovolnému vývoji, odrazí se struktura předchozího porostu v porostu následném díky bance zmlazení, která preferuje příhodná stanoviště pro svůj růst. Při tradičním hospodaření v těchto oblastech dochází k narušení velké části banky zmlazení, narušení půdy způsobené přibližováním podporuje nástup pionýrských druhů rostlin, které ztěžují obnovu. Běžným standardem je odstraňování odumřelého dřeva z porostu, zvláště pak kmenů větších dimenzí, které jak plyne z výsledků této práce, mají zásadní vliv v procesu přirozené obnovy. Pokud by se uvažovalo o ponechání ležících kmenů pro podporu přirozené obnovy i v hospodářských lesích, měly by to být především kmeny větších dimenzí. Námi studované lokality jsou ideálním příkladem lesů s přirozeným charakterem, které se samovolně vyvíjí po velkoplošné disturbanci. Tyto disturbance přinášejí rychlý rozpad mateřských porostů a tím pádem i kontinuální vývoj obnovy v dostatečných počtech pro zachování kontinuity lesa. Smrk i jeřáb bez problémů snášejí podmínky po velkoplošných disturbancích. V oblastech horských smrčín, kde jsou upozaděny produkční funkce lesa, je z hlediska přírodních procesů ponechání těchto lesů samovolnému vývoji tím nejlepším managementovým opatřením.

7. LITERATURA

Adam, D., Doleželová, P., Hort, H., Anik, D., Král, K., Unar, P., Vrška, T., 2011: Vývoj dřevinného patra v lokalitě Eustaška v období 1999-2011. Zpracováno v rámci Programu péče o krajinu, číslo smlouvy: PPK-S69a/83/11. Brno.

Albrecht, J. et al. 2003: Českobudějovicko - Chráněná území ČR, svazek VIII. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha, s. 417–472.

Bače, R., Janda, P. et 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.

Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., Červenka, J., 2012: Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management*, 266: 254–262.

Baier, R., Ettl, R., Hahn, C. et 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. et 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. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung (German Journal of Forest Research)* 2/3: 43 – 51.

Brang, P., 1998: Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian Journal of Forest Research* 28 (4): 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.
- Clark J.S., Macklin, E., Wood, L., 1998: Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecol Monogr* 68(2):213–235
- Cunningham, C., Zimmermann, N. E., Stoeckli, V. et Bugmann, H., 2006: Growth of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in subalpine forests in Switzerland: does spring climate matter? *Forest Ecology and Management*, 228: 19–32.
- 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., Pisek, R. et Boncina, A., 2005: Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European Journal of Forest Reserch*, 124: 29–36.
- 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., Frelich, L.E., 2002: Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen-deciduous forests. *Cambridge Studies in Ecology*. Cambridge University Press.
- Gensac, P., 1990: Regeneration of Norway spruce (*Picea abies*) on stumps at high altitudes in the French Alps. *Annals of Forest Science.*, 47 (1990), pp. 173–182.
- 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.
- Greene, D. F., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., Simard M., 1999: A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 29, No. 6 : pp. 824-839.
- Gromtsev, A., 2002: Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: A review. *Silva Fennica*, 36(1): 41–55.

- 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.
- Hanssen, K.H., 2002: Effects of seedbed substrates regeneration of *Picea abies* from seeds. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 17: 511–521.
- 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 et Cummins, K. W., 1986: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15: 133-302.
- 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.
- 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., 2001: Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 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. et 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.
- Holub, S. M., Lajtha, K., Spears, J. D., 2001: A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 1894–1902.
- Hošek, E., 1982: Průzkum dlouhodobého vývoje lesních porostů v oblasti SPR Bílá Opava, (Ms.), depon in Správa CHKO Jeseníky, 42 str.

Husová, M., Jirásek, J., Moravec, J., 2002: Jehličnaté lesy. In: Moravec, J. (ed.): Přehled vegetace České republiky. Svazek 3. Praha, *Academia*: 127 s.

Iijima, H., Shibuya, M., Saito, H., 2007: The water relation of seedlings of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 664-670.

Ilisson, T., Koster, 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.

Jankovský, L., Lička, D., Ježek, K., 2004: Inventory of dead wood in the KněhyněČertův mlýn national Nature Reserve, the Moravian-Silesian Beskids. *Journal of Forest Science* 50(4): 171-180.

Jelínek, J., 1997: Historický průzkum – Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava. Ms., Správa Národního Parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava, nestránkováno.

Jelínek, J., 2005: Od jihočeských pralesů k hospodářským lesům Šumavy. Ministerstvo zemědělství ČR, Úsek lesního hospodářství, Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem, Prague.

Ježek, 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. et 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., 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).

Jonson, B.G., Kruys, N., Ranius, T., 2005: Ecology of species living on dead wood - Lessons for dead wood management. *Silva Fenica*, 39: 289-309.

Kooijman, A.M., Emmer, I.M., Fanta, J., Sevink J., 2000: Natural regeneration potential of the degraded Krkonoše forests. *Land Degradation & Development* 11: 459–473.

- Korpeľ, Š., 1991: Pestovanie lesa. *Príroda*, Bratislava, 465 s.
- Kulakowski, D. et Bebi, P., 2004: Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen*, 2004: 47–54.
- Kupferschmid, A. D., 2003: Succession in a protection forest after *Picea abies* die-back. *PhD thesis*, No. 15228, ETH Zürich.
- Lesprojekt Brandýs nad Labem 1952 : Hmotové tabulky ÚLT.
- Lička, D., 2002: The rotten wood under conditions of the Kněhyně - Čertův mlýn nature reserve in the Moravian - Silesian Beskids. *Diploma Thesis*, Mendel University of Agriculture and Forestry in Brno.
- 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.
- 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.
- Mayer, P., Abs, C. et 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.
- McEuen, A.B., Curran, L.M., 2004: Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments. *Ecology* 85(2):507–518
- Míchal, I. et Petříček, V., 1999: Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. *Agentura ochrany přírody a krajiny v ČR, Praha*, 714 pp.
- Míchal, I., 1999: Ponechávání odumřelého dřeva z hlediska péče o biologickou rozmanitost, In: *Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech*, Vranov nad Dyjí, 9-17.
- Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., De Ruiter, P.C., Dong, Q., Hasings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhaver, K., Rosemond, A.D.,

- Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J., Wall, D.H., 2004: Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 584–600.
- Morgan, P., Aplet, G.H., Haufler, J.B., Humphries, H.C., Moore, M.M., Wilson, W.D., 1994: Historical range of variability: a useful tool for evaluating ecosystem change. *J. Sustainable For.* 2: 87–111.
- Mori, A., Mizumachi, E., Osono, T., Doy, I., 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.
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Rettelbach, T., Duelli P., 2008: The European spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) in a national park—from pest to keystone species. *Biodivers. Conserv.*, 17, pp. 2979–3001.
- Neuhäslová, Z. (ed.), 2001: Mapa potenciální přirozené vegetace národního parku Šumava. *Silva Gabreta*, Supplementum1: 1–190.
- Nováková, M. H. et Edwards-Jonášová, M. (2015). Restoration of Central-European mountain Norway spruce forest 15 years after natural and anthropogenic disturbance. *Forest Ecology and Management*, 344, 120-130.
- Nilsson, U., Gemmel, P., Johansson, U., Karlsson, M. et 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. et Zackrisson O., 1992: Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 22: 1869–1877.
- Paluch, J.G., 2005: The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forests. *Forest Ecology and Management* 205: 283-298.

- Pouska, V., 2005: Tlející dřevo smrku a výskyt hub na Trojmezské hoře na Šumavě. [Dp. Thesis, in Czech.] 40 p. Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice.
- Pouska, V., Svoboda, M., Lepsova, A., 2010: The diversity of wood-decaying fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. *European Journal of Forest Research* 129: 219-231.
- Přůša, E., 1990: Přirozené lesy České republiky. *Státní zemědělské nakladatelství, Praha*.
- Rammig, A., Fahse, L., Bugmann, H. et Bebi, P., 2006: Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 222: 123–136.
- Renvall, P., 1995: Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia*, 35: 1-51.
- 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.
- 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., Punttila, 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.
- Sippola, A.L., Renvall, P., 1999: Wood-decomposing fungi and seed tree cutting: A 40-year perspective. *Forest Ecology and Management* 115: 183-201.
- Stenlid, J. et Gustafsson, M., 2001: Are rare wood decay fungi threatened by inability to spread? *Ecological Bulletins*, 49: 85-91.

Streit, K., Wunder, J. et 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., 2003: Biological activity, nitrogen dynamics, and chemical characteristics of the Norway spruce forest soils in the National Park Šumava (Bohemian Forest). *Journal of Forest Science* 49: 302-312.

Svoboda, M., 2005a: Množství a struktura mrtvého dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezna. *Zprávy lesnického výzkumu*. 50: 33-45.

Svoboda, M., 2005b: Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezné ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. *Silva Gabreta* 11: 43-62.

Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bace, R. et 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., Bače, R., 2011: Disturbance history of an old-growth subalpine *Picea abies* stand in the Bohemian forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*. *Journal of Vegetation Science* 23 (2012): 86–97.

Szewczyk, J. et Szwagrzyk, J., 1996: Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Vegetatio*, 122: 37-46.

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: 769-773.

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.

Takahashi, M., Sakai, Y., Ootomo, R., Shiozaki, M., 2000: Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea-Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 1148-1155.

Tolasz R., Míková T., Valeriánová A., Voženílek V., Stříž M., Srněnský R., Brázdil R., Bulíř O., Dobrovolný P., Dubrovský M., Hájková L., Halášová O., Hostýnek J., Janouch

M., Kohut M., Krška K., Křivancová S., Květoň V., Lepka Z., Lipina P., Macková J., Metelka L., Mrkvica Z., Mořný Z., Nekovář J., Němec L., Pokorný J., Reitschläger J. D., Richterová D., Rožnovský J., Řepka M., Semerádová D., Sosna V., Stříž M., Šercl P., Škáchová H., Štěpánek P., Štěpánková P., Trnka M., Valter J., Vaníček K., Vavruška F., Vořenilek V., Vráblík T., Vysoudil M., Zahradníček J., Zusková I., Ťák M., Ťalud Z., Baštýřová Z., Blažek Z., Brhel R., Elleder L., Franz J., Galandák M., Holtan M., Kain I., Ondruch V., Ployhar J., Reischig J., Setvák M., Skalák P., Smolíková Z., Smutný V., Šálek M., Šrejber J., Šuvarinová O., Tolaszová P., Valerián H., Valeriánová D., Valeriánová V., Vilhelmová Z., Záruba J., 2007. Atlas podnebí Česka. Vydal Český hydrometeorologický ústav v koedici s Univerzitou Palackého v Olomouci, ISBN 978-80-86690-26-1 (ČHMÚ), ISBN 978-80-244-1626-7 (UP), 255 str.

Vacek, S., 1982: Ekologické aspekty dekompozice biomasy v autochtonních ochranných smrčínách. *Zprávy lesnického výzkumu*, 27 (2): 5-11.

Van Roon, T., 1993: Spontaneous regeneration of trees in the Krkonoše Mountains, Czech Republic. Ms. *Department of Forestry, Agricultural University of Wageningen*). 22 str.

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).

Vrška, T., Hort, L., 2002: Zásady názvosloví při hodnocení „přirozenosti“ lesních porostů. Sebrané spisy projektu vav 610/6/02 – svazek 2 - AOPK ČR, Brno. 2002. 8 s.

Vrška, T., Hort, L., Odehnalová, P., Horal, D., Adam, D., 2001: The Boubín virgin forest after 24 years (1972 - 1996) - development of tree layer. *Journal of Forest Science*, 47: 439-460.

Vyskot, M. et al., 1981: Československé pralesy. *Academia Praha*.

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., 2002: Disturbance of microsites and early tree regeneration after catastrophic windthrow Vivian 1990 in Swiss mountain forests. *For. Snow Landsc. Res.*, 77: 17–47.

Zatloukal, V., 2001: Předběžné vyhodnocení stavu a vývoje přirozené obnovy v NP Šumava v prostoru Mokrůvka-Špičnick-Březnická hájenka. In: *Aktuality Šumavského výzkumu*, (Srní, 2.-4. 2001). -Vimperk, pp. 110-115.

Zebre, S., 2001: On the ecology of *Sorbus aucuparia* (Rosaceae) with special regard to germination, establishment and growth. *Polish botanical journal*, 46(2).

Zenáhlíková, J., 2012: Přirozený vývoj horských lesů po velkoplošných disturbancích. Disertační práce, dep. *Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Praha*, 124 pp. (in Czech).

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.

Zielonka, T., 2006b: When does dead wood turn into a substrate for spruce regeneration? *Journal of Vegetation Science*, 17: 739–746.

Zielonka, T., Niklason, M., 2001: Dynamics of dead wood and regeneration pattern in natural spruce forest in the Tatra Mountains, Poland. *Ecological Bulletins*, 49:159–163.

Zielonka, T., Piatek, G., 2004: The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecology*, 172: 63-72.

Żywiec, M., Ledwoń, M. 2008: Spatial and temporal patterns of rowan (*Sorbus aucuparia* L.) regeneration in West Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology*, 194(2), 283-291.