

Věková a prostorová struktura horského smrkového lesa v I. zóně „Trojmezná“ v NP Šumava

Temporal and spatial structure of the mountain Norway spruce forest in the core zone of “Trojmezná” in the Šumava NP

Pavel Janda*, Radek Bače, Miroslav Svoboda & Martin Starý

*Fakulta lesnická a dřevařská, Česká zemědělská univerzita v Praze,
Kamýčká 129, CZ-16521 Praha 6-Suchdol, Česká republika*

* jandap@fd.czu.cz

Abstract

Horizontal, vertical and temporal patterns of a mountain spruce forest in the “Trojmezná” locality of the Šumava NP were analysed in this paper. Two permanent study plots (PSP1, PSP2, both one hectare in area) were established in order to describe the forest. The PSP2 stand revealed a higher portion of dead trees as well as a higher amount of advanced regeneration than PSP1. There were 97 trees.ha⁻¹ on PSP1 and 314 trees.ha⁻¹ on PSP2 (ranging from 2 to 14 m high). The middle stand layer was partly suppressed by the higher layer, and the growth of trees in the middle layer was not correlated with time. At both plots, continuous regeneration had been ongoing for the 200-year period from 1710–1910, but 100 years ago was halted for 50 years. The resulting tree age distribution was rather wide on both plots, ranging from 100–300 years. The stand history of the last 300 years shows that the forest regenerated in small gaps that were relatively regularly distributed on the plots and, in some cases, linear elements were created by the regeneration.

Key words: Norway spruce, natural forest, disturbances

Úvod

Horské smrkové lesy patří mezi méně prozkoumaný typ lesa na území ČR a střední Evropy. Díky malému množství poznatků a ve střední Evropě také malému plošnému rozsahu neovlivněných horských smrkových lesů (KULAKOWSKI & BEBI 2004) vyvstává mnoho otázek ohledně fungování dynamiky a následné tvorby struktury horských smrkových lesů.

Dynamika a struktura porostů je řízena vnitřními a vnějšími silami. Mezi vnitřní síly můžeme řadit konkurenci jednotlivých druhů a genetickou proměnlivost. Jako vnější sílu možno zařadit disturbance a klimatické a stanovištní faktory. Významným typem disturbance lesů v mírném pásu Evropy je vítr (FRELICH 2002, SCHELHAAS 2003), dalším typem narušení horských smrkových lesů Evropy je lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.), oheň, laviny (KULAKOWSKI & BEBI 2004), houby a v některých případech dochází k odumírání vlivem stáří (KORPEL 1989, HOLEKSA & CYBULSKI 2001). Známa je také spojitost napadání živých jedinců smrku při zvýšené populační četnosti lýkožrouta smrkového po větrných disturbancech (SCHROEDER & LINDELÖW 2002). Právě režim narušení lesních porostů nebyl v tradičním pohledu na dynamiku a strukturu horských smrkových lesů v Česku a na Slovensku v pracích KORPELA (1989) i MÍCHALA (1983) příliš vysvětlen. KORPEL (1989) zařazuje části lesa do jednotlivých stadií a fází malého vývojového cyklu, které se mozaikovitě střídají ve skupi-

nách o velikosti desítek arů a vytváří vyrovnaný stav obnovování a odumírání na plochách řádově desítek hektarů, avšak cyklický průběhu malého vývojového cyklu bývá přerušen katastrofickým narušením, kdy dochází k posunu vývoje do počátečního stadia velkého vývojového cyklu KORPEL (1989).

Předešlé poznatky o vyrovnanosti odumírání a zmlazování nebyly potvrzeny v rozsáhlé práci HOLEKSY et al. (2007a). Dále HOLEKSA et al. (2007b) zjistili, že v karpatských horských smrčínách (Poľana) není nepřetržitá obnova a že zde chybí odrostlá obnova (na ploše >1 km²). Podle těchto poznatků se zdá, že tamní porosty jsou ovlivněny velkoplošným narušením (několik km²). Tyto poznatky jsou podporovány zjištěním uniformity rozdělení výčetních tloušťek zkoumaných porostů ve spojitosti s chybějící obnovou (HOLEKSA et al. 2007b).

Podle předešlých zjištění je pravděpodobné, že ve střední Evropě mohou být porosty ovlivňovány jak velkoplošnými, tak i maloplošnými disturbancemi. Podobně jsou popisovány horské jedlo-smrkové (*Abies balsamea* a *Picea rubens*) porosty v New Hampshire USA, které jsou řízeny kombinací velkoplošné a souběžně probíhající maloplošné disturbance (WORRALL et al. 2005). Maloplošné disturbance většinou způsobují rozšiřování existujících porostních mezer a méně často dávají vzniknout novým porostním mezerám. Tento jev obdobně popisují HOLEKSA & CYBULSKI (2001) v horských smrčínách střední Evropy. WORRALL et al. (2005) popisují velkoplošné narušení podkorním hmyzem, které se v tamních porostech pravidelně opakuje, tato dynamika by mohla mít za následek strukturu porostů popsaných v práci HOLEKSY et al. (2007a, b).

Cílem naší práce je popis horizontální, vertikální a věkové struktury. Popisem struktury lesa se pokusíme zjistit zda na jeho vývoj mají nebo měly vliv maloplošné či spíše velkoplošné disturbance či jejich kombinace.

METODIKA

Zájmové území a studijní plochy

Zájmové území se nalézá v I. zóně NP Šumava, lokalitě „Trojmezna“. Dle typologické mapy se zde nacházejí následující soubory lesních typů (SLT): 8V (Podmáčená klenová smrčina), 8S (Svěží smrčina) a 8N (Kamenitá kyselá smrčina). V této lokalitě bylo popsáno společenstvo *Athyrio alpestris-Piceetum* (NEUHÄUSLOVÁ & ELTSOVÁ 2003). Roční úhrn srážek je v rozmezí 1200–1500 mm, roční průměrná teplota v rozmezích hodnot 3,5–4 °C (KOPÁČEK et al. 2002). Půdy se zde tvoří na chudém podloží granitu.

V zájmovém území byly založeny dvě trvale výzkumné plochy (TVP1, TVP2) na mírném svahu do 15°, se SSZ expozicí, ve výškovém rozpětí 1215–1270 m n.m. TVP jsou čtvercového tvaru o rozměrech 100×100 m. Plochy byly umístěny v blízkosti spodní části trvalých výzkumných ploch popsaných v práci SVOBODA (2005). SVOBODA (2005) a SVOBODA & POUŠKA (2008) hodnotí spodní část transektu jako přírodně zachovalejší a lze ji označit jako les přírodní dle terminologie VRŠKY & HORTA (2003). Avšak ani toto území se nevyhnulo lidskému vlivu. Ve druhé polovině 19. stol. bylo dané území pomístně ovlivněno toulavou maloplošnou sečí (JELÍNEK 1997). Přes tyto přímé vlivy můžeme toto území označit za velmi cenné (JAKUŠ 2002, SVOBODA & POUŠKA 2008).

V NP Šumava docházelo od devadesátých let k rozpadu smrkových porostů (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004) a následně i k postupnému rozpadu porostů na Trojmezna (JAKUŠ 2002). Na TVP1 uschla většina dospělých stromů, což bylo zapříčiněno velkoplošným napadením podkorním hmyzem, tento stav bylo možno pozorovat na více než polovině území „Trojmezna“ (osobní pozorování 2008). V průběhu několika let dojde s vysokou pravděpodobností k od-

umění valné většiny dospělých jedinců smrku. V porostu na TVP1 bylo pozorováno, že převážně usychají a odumírají jedinci přesahující výšku 6 m (osobní pozorování 2008).

Sběr a zpracování dat

Vertikální a horizontální struktura

Na obou TVP byly zaměřeny pozice stromů (živých i odumřelých) s registrační výškou nad 0,5 m pomocí technologie Field-Map. Data o přirozené obnově (jedinci do 2 m výšky) jsou prezentována v práci BAČE et al. (2009). Stromy s registrační výškou nad 2 m byly popsány výškou s přesností na desetiny metru, výčetní tloušťkou s přesností na milimetry. U živých stromů bylo také zaznamenáno poškození koruny (hodnocení – bez poškození, vrcholový zlom, korunový zlom, kmenový zlom, ohnutí stromu, náhradní vrchol, opakovaný náhradní vrchol, živý vývrat). Dále byla zaznamenána korunová projekce stromů s registrační výškou nad 4 m jako svislý průmět koruny reprezentovaný alespoň pěti body a výška nasazení koruny. Horizontální zápoj korun byl vypočten pomocí aplikace ArcMap 9.2, v případě překrytí korun se započítávala plocha jen jednou. Na plochách byla také zaměřena poloha a zaznamenány charakteristiky všech rozkládajících se kmenů, jejichž pahýl se nacházel uvnitř TVP. Tato terénní šetření proběhla v letech 2005 a 2006.

Veškeré zaznamenané stromy (živé i mrtvé) byly následovně rozděleny do kategorií: „stromy“ – živé stromy s reg. výškou nad 2 m, „odrostlá obnova“ – živé stromy s reg. výškou v rozmezí 0,5–2 m (smrk) a 0,3–2 m (jeřáb), „souše“ – mrtvé stromy s reg. výškou nad 2 m a „pahýly“ – mrtvé stromy s reg. výškou pod 2 m. U této skupiny byla měřena tloušťka ve výšce 1,3 m, avšak pokud byl pahýl nižší, byla výčetní tloušťka měřena v polovině jeho výšky. Horní výška byla počítána jako průměr deseti procent nejvyšších jedinců na jednotlivých TVP.

Pro porovnávání statisticky významné rozdílnosti skupin dat a korelací byla zjišťována podmínka normality jednotlivých rozdělení pomocí Shapiro-Wilkova testu normality, kdy zamítáme hypotézu o normalitě rozdělení na hladině významnosti 0,05. U většiny rozdělení byla normalita zamítnuta, proto byly dále používány neparametrické analýzy variance (Mann-Whitneyho U Test) a neparametrické testy korelace (Spearmanův korelační koeficient). Výpočty všech testů byly provedeny v programu Statistica 8.0.

Věková struktura

Na obou TVP byl odebrán pomocí Presslerova nebozezu z každého stromu o výšce nad 6 m alespoň jeden vývrt ve výčetní výšce 1,3 m kolmo na osu kmene. Odběr byl proveden ze strany, kde strom jevil největší přírůst. Pokud byla koruna asymetrická, odběr byl proveden pod částí koruny s nejhustším zavětvením; pokud nebyla asymetrická, vývrt byl odebrán z jedné strany, která byla kolmo na spádnici svahu. Odběr vzorků proběhl v letech 2006 a 2007. V laboratoři byly vzorky zpracovány standardními metodami (DRÁPELA & ZACH 1995). Samotné měření šířky letokruhů proběhlo pomocí binokulární lupy, měřicího stolu a zaznamenávacího zařízení (PC a softwaru PAST32) s přesností na 0,01 mm. Byly zpracovány vzorky všech živých stromů s výškou nad 6 m: 165 stromů na TVP1 (resp. 124 stromů na TVP2). U 114 (91) vývrtů chybí středová část se dřevem, tedy vývrt nezasáhl střed (excentrický střed, mimostřední vývrt). Pro tyto případy byl použit odhad vzdálenosti od prvního celého letokruhu k pomyslnému středu, kdy předpokládáme, že tvar letokruhů je kruhový. Odhad chybějících letokruhů spočívá také v předpokladu konstantního radiálního přírůstu chybějící části. Jeho hodnota je odvozena zprůměrováním prvních pěti měřitelných radiálních šířek letokruhů (SPLECHTNA et al. 2005). Průměrná odvozená vzdálenost byla 8,4 (10,2) mm, kdy u 80 % vzorků byla odhadnutá vzdálenost menší než 11,7 (16,2) mm a méně než 9 (11) odhadnutých letokruhů. U 33 (18) vzorků bylo u vývrtu dosaženo přesného středu a

nebylo nutno odhadovat chybějící letokruhy. 18 (15) vývrtů, u kterých nebylo možné použít ani tuto metodu odhadu (shnilé či poškozené – nebyl možný odhad vzdálenosti do středu), nebylo použito pro všechna vyhodnocení. Pro doplnění informace o věkové struktuře mladších jedinců ve výškovém rozmezí 4–6 m bylo odebráno 3 (18) vývrtů. Pro následné věkové analýzy bylo použito 147 (109) vzorků z celkového počtu živých stromů s výškou nad 6 m 165 (124).

Pro kontrolu správnosti měření, odhalení chybějících či zdvojených letokruhů a datování byla použita metoda významných roků, kdy byla naše data vizuálně porovnávána s významnými roky ze Šumavy z práce ČEJKOVÉ (2004) v programu PAST32. Dále byla vytvořena průměrná letokruhová křivka ze základních dat tak, že se vizuálně pomocí programu PAST32 srovnávaly jednotlivé vývrtky a hledaly vzorky, které spolu nejlépe synchronizují, nejlépe zesynchronizované vzorky jsme zprůměrovali. Průměrnou letokruhovou křivku jsme dále použili ke kontrole synchronizace jednotlivých dvacetiletých úseků chronologií s průměrnou letokruhovou křivkou v programu COFECHA v 6.06. Poté byly jednotlivé chronologie synchronizovány s průměrnou letokruhovou křivkou a hledány posuny v programu PAST32. Z následujících analýz vyplývá, že u 31 (39) vzorků byly detekovány chybějící letokruhy a u 2 (4) byly detekovány přebývající letokruhy, jejichž počet v 80 % nepřesáhl 5 (6) letokruhů. Podle předešlých výsledků bylo rozhodnuto nadále vyhodnocovat data ve dvacetiletých intervalech.

Pro odhad věku ve výšce 1,3 m pomocí výčetní tloušťky byl použit nelineární odhad metodou nejmenších čtverců v programu Statistica 8.0, kdy pro modelování vztahu byla použita Richards-Chapmanova růstová exponenciální funkce $Y = a(1 - e^{-bx})^c$ se třemi parametry a , b , c , kde Y je výčetní tloušťka a X věk ve výšce 1,3 m (RICHARDS 1959). Byla odvozena následující rovnice vztahu výčetní tloušťky s věkem ve výšce 1,3 m s parametry $a = 176,318$; $b = 0,003349$; $c = 1,59601$ (Obr. 1). Poměr vysvětlené variability tohoto modelu byl 60,6 % a $R = 0,779$.

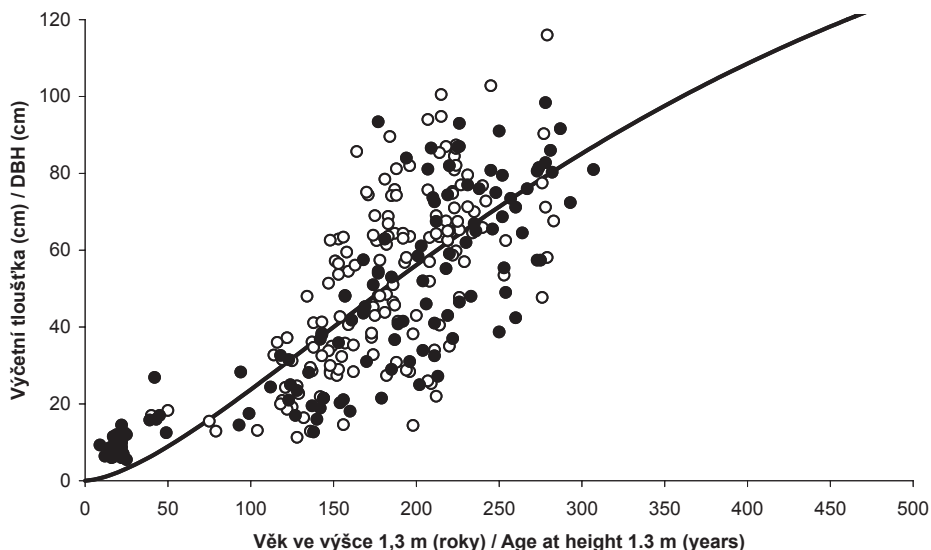
Prostorové vyobrazení jednotlivých stromů a výpočet prostorových vztahů byly provedeny pomocí programu ArcMap 9.2. Pro prostorově-časové vztahy byla použita funkce prostorové autokorelace (Moranovo I), kdy význam sledovaného faktoru klesal s jeho převrácenou hodnotou vzdálenosti (Inverse Distance). Nulovou hypotézu prostorové autokorelace v programu ArcMap 9.2 představuje tvrzení, že prostorové rozmístění bodů je náhodné. Tuto hypotézu vyhodnocujeme pomocí Z score, pokud nabývá hodnoty nad 1,96 či pod $-1,96$ zamítáme nulovou hypotézu (rozmístění bodů s obdobnými hodnotami je náhodné) na hladině významnosti 0,05. Pokud je nulová hypotéza zamítnuta, přejdeme k vyhodnocení Moranova I – pokud je hodnota Moranova I větší než 0, jedná se shlukovitý vzor a pokud je menší, jedná se o rozptýlený vzor.

VÝSLEDKY

Vertikální a horizontální struktura

Na obou TVP převažuje výskytem smrk ztepilý a ve spodním vrstvě porostu je přimíšena obnova jeřábu ptačího, kdy byli nalezeni pouze 4 jedinci jeřábu vyššího než 2 m, kteří nepřesáhli výšku 7 m. Základní charakteristiky porostu jsou shrnuty v Tab. 1.

Obě zájmové plochy vykazují stupňovité vyplnění zápoje s rozvolněným horizontálním zápojem stromů a horizontální projekci korun 29 % (23 %) (Obr. 2). Koruny stromů jsou hluboce zavětveny (v průměru 70 % stromové výšky). Vertikální strukturu živých stromů vyšších než 0,5 m lze popsat jako dvouetážovou s pozvolným přechodem a výskytem zástupců ve všech výškových (Obr. 3 a 4) i tloušťkových třídách (Obr. 5 a 6). Nejčetnější

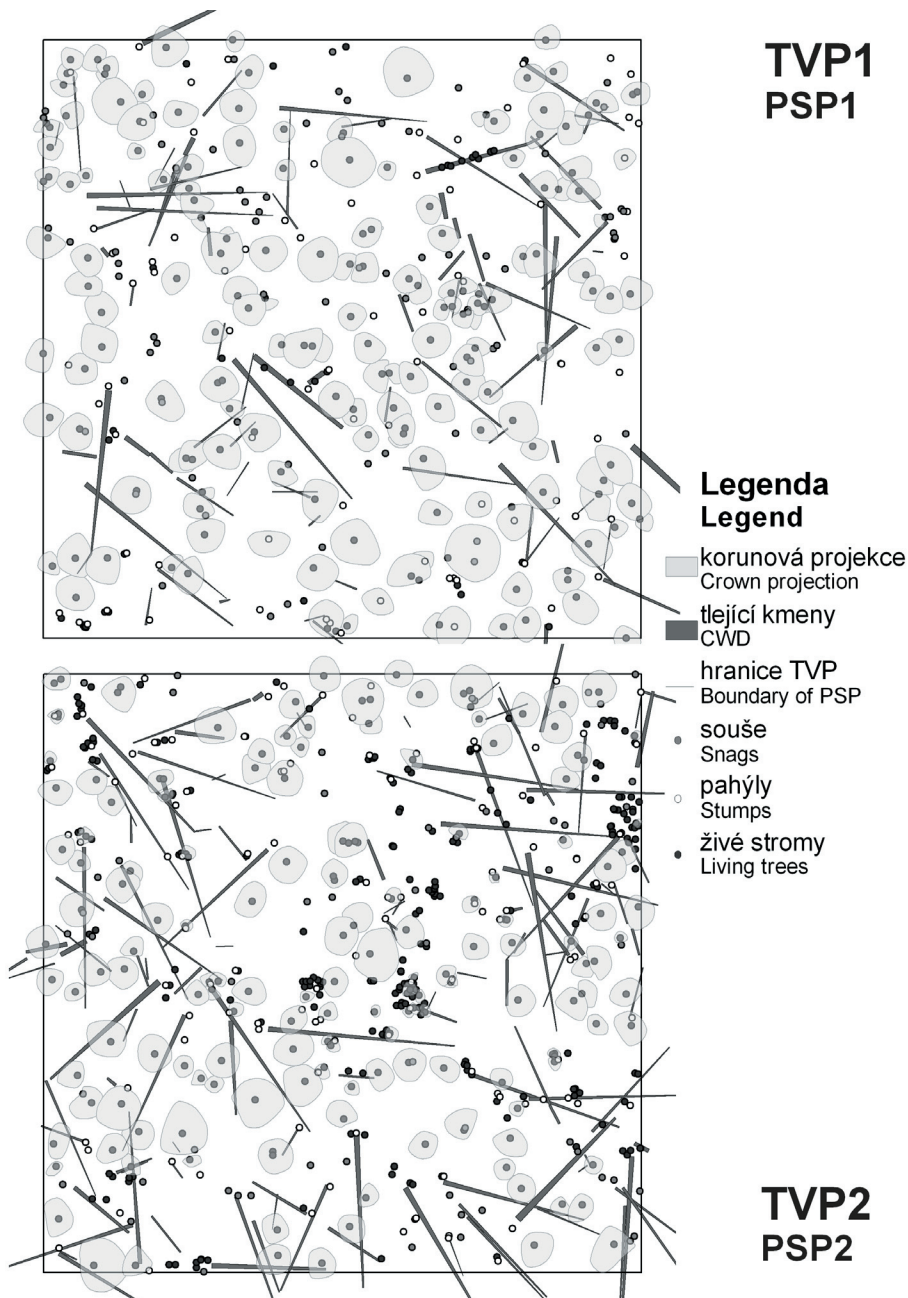


Obr. 1. Vztah výčetní tloušťky a měřeného věku ve výšce 1,3 m (bílé kruhy představují jedince z TVP1 a černé kruhy jedince z TVP2) s křivkou trendu.

Fig. 1. The outside bark tree diameter at breast height (DBH) – the measured age at height 1.3 m relationship for both permanent study plots (PSP1 empty circles and PSP2 black circles) with the fitted curve.

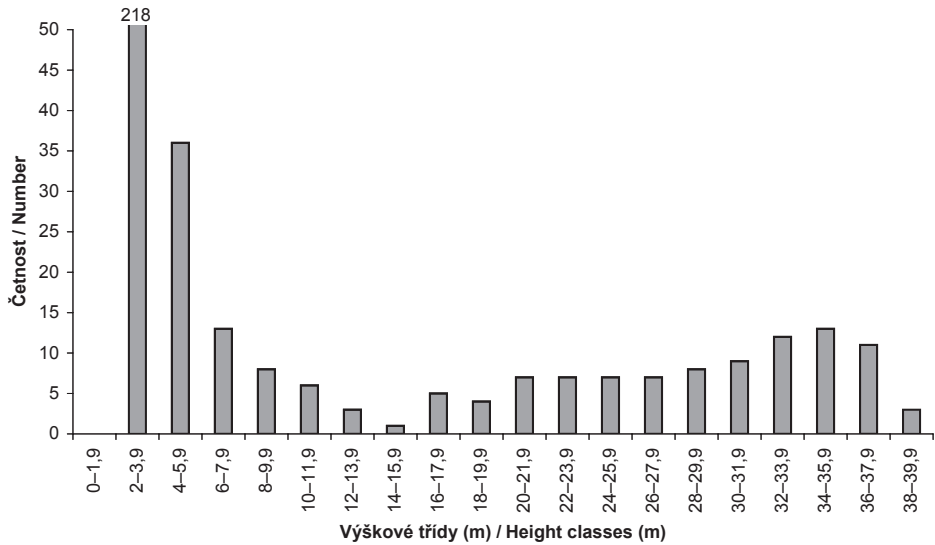
Tabulka 1. Porostní charakteristiky na TVP1 a TVP2 (údaje v závorce představují směrodatnou odchylku).
Table 1. The stand characteristics on the PSP1 and PSP2 (standard deviations in parentheses).

Stromové patro (stromy s výškou nad 2 m) / Tree layer (trees over 2 m of height)	TVP1 / PSP1		TVP2 / PSP2	
	Živé stromy / living trees	souše / snags	Živé stromy / living trees	souše / snags
Počet stromů (ha ⁻¹) / Number of trees per hectar (ha ⁻¹)	202	72	378	59
Výčetní základna (m ² .ha ⁻¹) / Stand basal area (m ² .ha ⁻¹)	44,9	12	32,6	17,6
Maximální výčetní tloušťka (cm) / Maximum DBH (cm)	116	99,2	98,4	103,4
Průměrná výčetní tloušťka (cm) / Average DBH (cm)	45,4 (27,7)	38,7 (25)	19,9 (26,5)	57 (24,1)
Horní výška (m) / Top height (m)	34,7 (1,4)	31,4 (2,1)	35,5 (1,9)	34,7 (1,7)
Maximální výška stromů (m) / Maximum height of tree (m)	37,5	33,9	38,6	38,2
Průměrná výška stromů (m) / Average height of trees (m)	21,2 (11,4)		9,9 (11,7)	
Průměrný štíhlostní koeficient (-) / Average slenderness coefficient (-)	51,4 (12,1)		62,1 (16,2)	
Koronová projekce (stromy s výškou nad 4 m) (m ² .ha ⁻¹) / Crown projection (trees over 4 m of height) (m ² .ha ⁻¹)	3147		2351	
Průměrná délka koruny (stromy s výškou nad 4 m) (m) / Average lenght of crown (trees with height over 4 m) (m)	17,5 (7,1)		15,6 (9,3)	

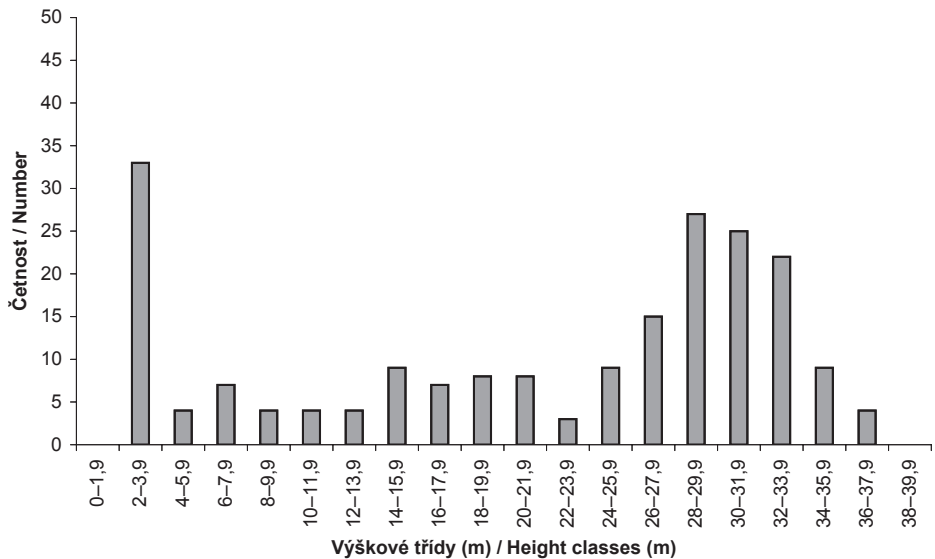


Obr. 2. Mapa prostorového rozmístění živých stromů s korunovými projekcemi (živé stromy nad 4 m výšky), souší, pahýlů a tlejících kmenů na zemi.

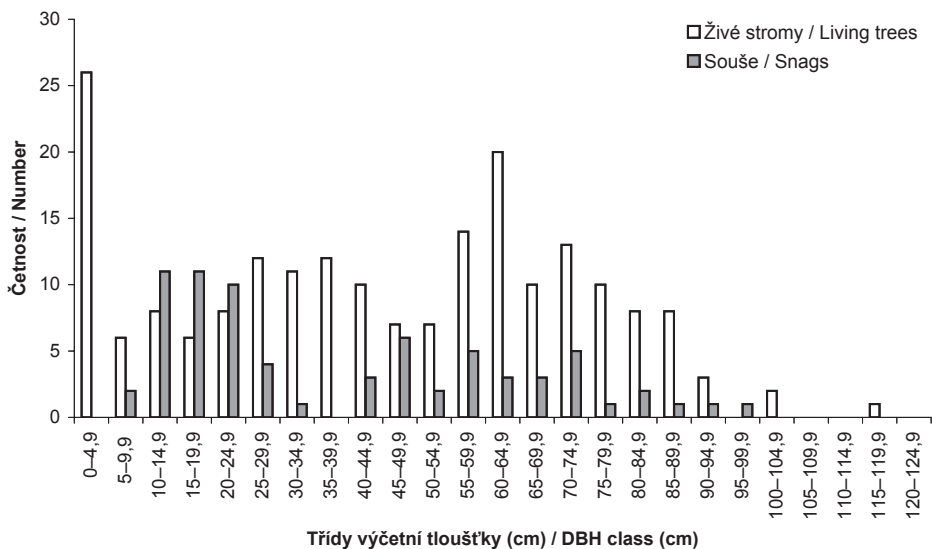
Fig. 2. The map of spatial patterns of the living trees with crown projections (living trees with the height over 4 m), snags, stumps and coarse woody debris (CWD) on the ground.



Obr. 3. Distribuce výšek živých stromů na TVP1.
Fig. 3. The height distribution of living trees on the PSP1.

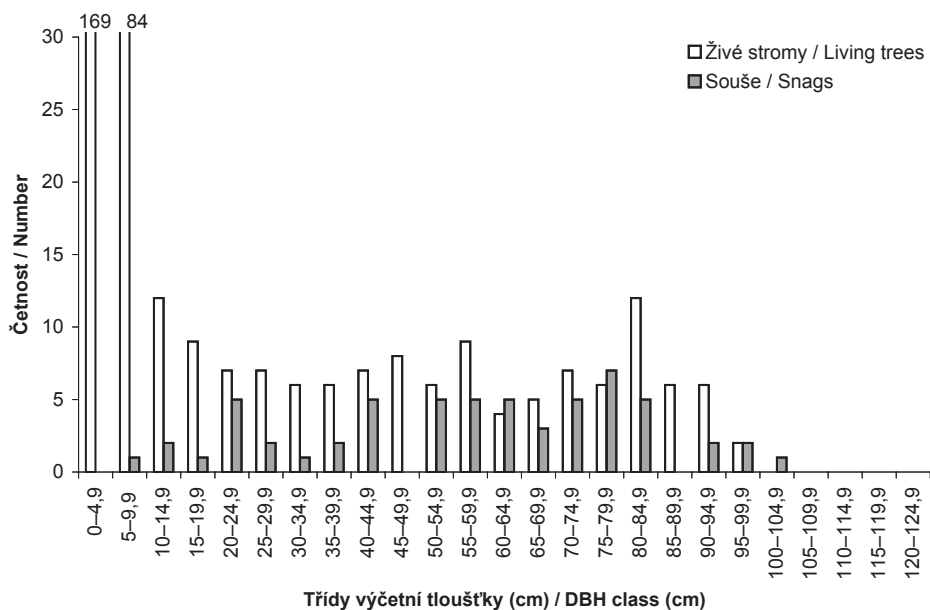


Obr. 4. Distribuce výšek živých stromů na TVP2.
Fig. 4. The height distribution of living trees on the PSP2.



Obr. 5. Distribuce výčetních tloušťek živých stromů a souší na TVP1.

Fig. 5. The outside bark tree diameter at breast height (DBH) distribution of living and dead trees on the PSP1.



Obr. 6. Distribuce výčetních tloušťek živých stromů a souší na TVP2.

Fig. 6. The outside bark tree diameter at breast height (DBH) distribution of living and dead trees on the PSP2.

výškovou i tloušťkovou třídou je ta nejnižší a až za první třetinou rozdělení polygonů najdeme dva méně výrazné vrcholy. U souší je rozdělení jednotlivých tloušťkových intervalů odlišné, kdy na TVP1 je těžiště rozdělení výčetních tloušťek větší než medián (medián = 28 cm, průměr = 39 cm) a na druhé ploše je těžiště menší než medián (medián = 60 cm, průměr = 57 cm). Mezi soubory dat výčetních tloušťek souší na TVP1 a TVP2 byl prokázán statisticky významný rozdíl (Mann-Whitneyho U test, $z = -3,97$, $p < 0,05$). Ve spodním stromové vrstvě odrůstá obnova a místy přechází v odrostlejší jedince (Obr. 3 a 4).

Padlé a tlející kmeny jsou přítomny na obou TVP, na TVP1 se nachází 80 kmenů o objemu 125 m³ a na TVP2 bylo nalezeno 120 kmenů o objemu 203 m³. Výčetní základna pahýlů byla na obou TVP okolo 19 m² a souší 12 m² na TVP1 a 18 m² na TVP2.

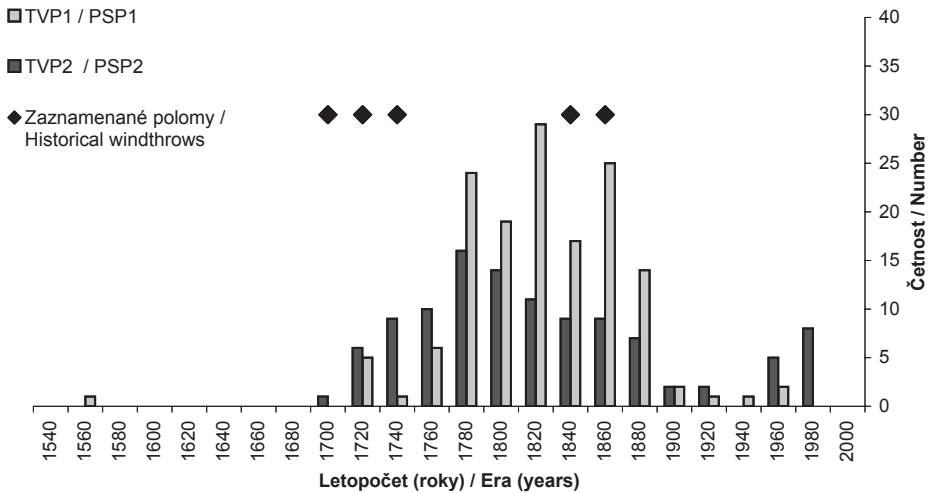
Věková struktura

Polygon četnosti měřených věků obou TVP (Obr. 7) ukazuje obdobně velký rozsah rozdělení věků, kdy se většina analyzovaných jedinců (97 % na TVP1, resp. 85 % na TVP2) nachází v rozmezí 200 let (110–300, resp. 110–310 let). Absolutně nejstarší jedinec byl nalezen na TVP1 u kterého byl zjištěn věk 454 let. Druhý nejstarší jedinec s výrazně nižším věkem 306 let byl nalezen na TVP2. V části věkového rozdělení do sta let věku se nachází zbytek analyzovaných jedinců, kdy je větší zastoupení mladších jedinců na TVP2. Na obou TVP jsou patrné lokální vrcholy v rozdělení do věkových tříd měřených věků ve výšce 1,3 m (Obr. 7) v následujících třídách na TVP1 1850–1870, 1810–1830, 1770–1790, resp. na TVP2 1850–1870, 1770–1790, 1730–1750, kde nejsou vrcholy rozdělení tak výrazné. Pokud porovnáme soubory věků dvou horních porostních vrstev (porostní vrstva představuje rozdělení porostu na 3 stejné horizontální vrstvy a výška vrstvy je 1/3 horní výšky) obou TVP, zjistíme, že věk na TVP2 je ve srovnání s TVP1 statisticky průkazně (Mann-Whitneyho U test, $z = 3,83$, $p < 0,05$) vyšší (průměrný věk na TVP1 191 let a na TVP2 213 let). Mladší jedinci, souše a živé stromy u nichž nebylo proveditelné datování nejsou na Obr. 7 zobrazení, tento polygon je složen pouze z živých jedinců vyšších než 6 m, u nichž bylo možné změřit věk podle radiálního přírůstu. Pro doplnění chybějících dat jsme provedli odhad věku za pomoci vztahu mezi věkem a výčetní tloušťkou nezměřených živých jedinců a souší. Předpokládáme, že souše odumřely v době nedávno minulé. Tento odhad byl použit pro vytvoření polygonu věků zachyceném na Obr. 8 a prostorově-časových vztahů (Obr. 9). Díky tomuto odhadu získáme lepší pohled na situaci v posledních 100 letech, kdy v období mezi lety 1900 a 1950 došlo k výraznému poklesu četnosti dorostu stromů do výčetní výše. Dále došlo ke zvýraznění a mírným posunům vrcholů na TVP2. Při porovnávání věku s dendrometrickými cha-

Tabulka 2. Koefficienty Spearmanovy korelace mezi výškami, věky a výčetními tloušťkami živých stromů v jednotlivých vrstvách porostu na TVP1 a TVP2, statisticky významné korelace ($p < 0,05$) zvýrazněny tučně.

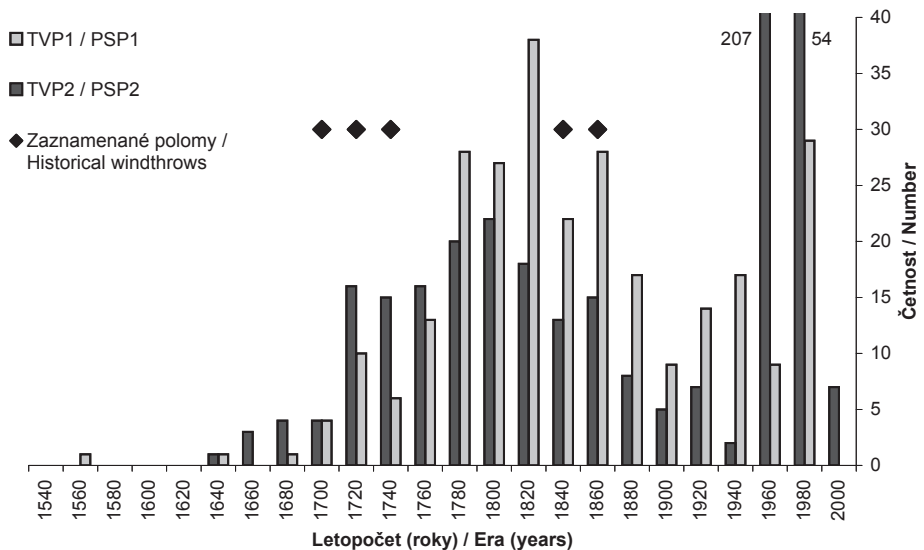
Table 2. Spearman correlation coefficients between the tree height, outside bark tree diameter at breast height (DBH), and tree age of living trees divided into stand layers on the PSP1 and PSP2, bold numbers indicate significant correlations ($p < 0,05$).

Porostní vrstvy / Tree layers	Věk × výčetní tloušťka / Age × DBH		Věk × výška / age × height		Výčetní tloušťka × výška / DBH × height	
	TVP1 / PSP1	TVP2 / PSP2	TVP1 / PSP1	TVP2 / PSP2	TVP1 / PSP1	TVP2 / PSP2
Nad 24 m / Over 24 m of height	0,47	0,37	0,28	0,46	0,74	0,77
12–24 m / 12–24 m of height	0,18	0,38	0,19	0,3	0,66	0,88
Pod 12 m / Under 12 m of height	0,44	0,78	0,62	0,7	0,83	0,89
Celkově / Total	0,68	0,82	0,62	0,83	0,92	0,96



Obr. 7. Distribuce měřeného stáří dorostu živých stromů do výšky 1,3m na TVP1 a TVP2 se záznamem let, kdy došlo k významné větrné distorbanci.

Fig. 7. The measured age distribution of living trees at 1.3 m height on the PSP1 and PSP2 with the records strong wind activity.



Obr. 8. Distribuce měřeného a odhadnutého stáří dorostu živých stromů a souší ve výšce 1,3m na TVP1 a TVP2 se záznamem let, kdy došlo k významné větrné distorbanci.

Fig. 8. The measured and predicted age distribution of living and dead trees at 1.3 m height on the PSP1 and PSP2 with the records of strong wind activity.

**TVP1
PSP1**

**Legenda
Legend**

**živé stromy (N=202/378)
Living trees (N=202/378)**

**věkové rozpětí (roky)
Age range (years)**

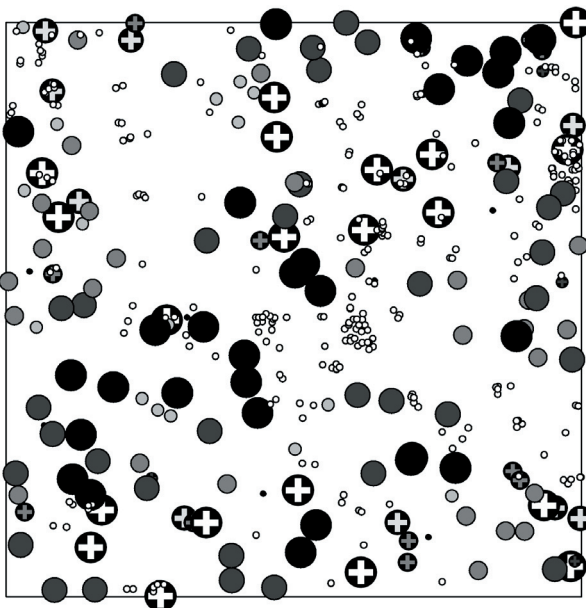
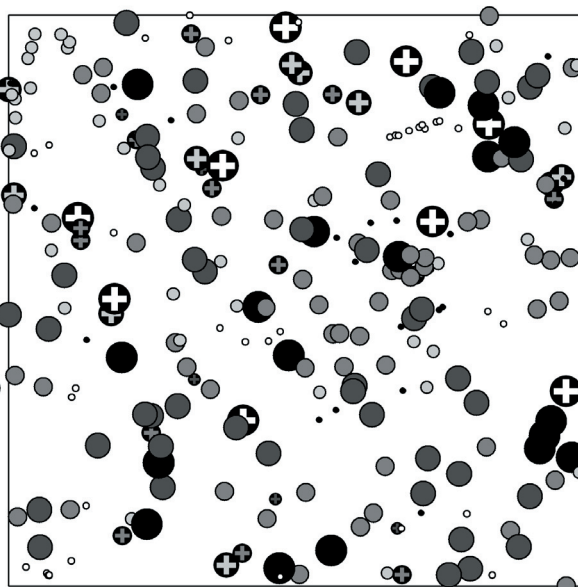
- 12 - 100
- 101 - 150
- 151 - 200
- 201 - 250
- + 251

**souše (N=72/59)
Snags (N=72/59)**

**věkové rozpětí (roky)
Age range (years)**

- 43 - 100
- 101 - 150
- ⊕ 151 - 200
- ⊕ 201 - 250
- ⊕ + 251

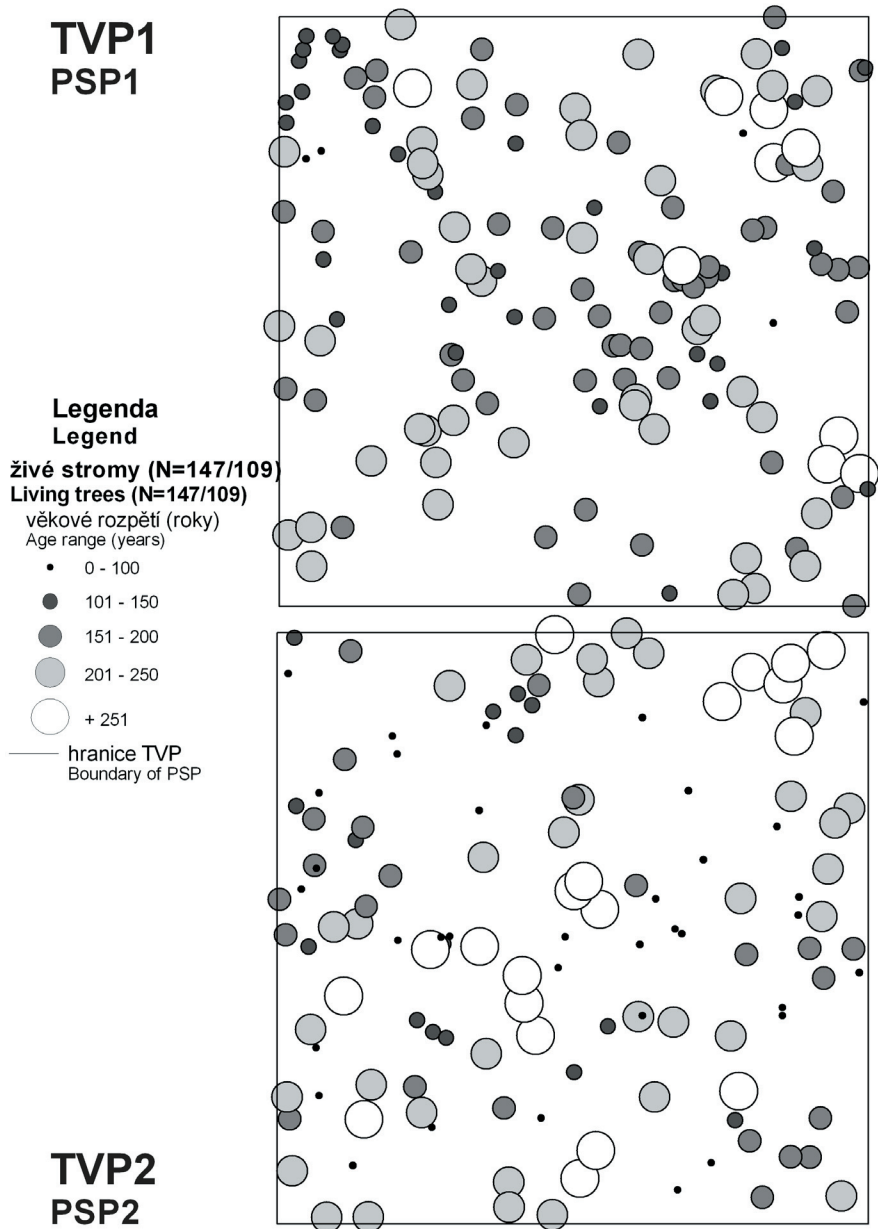
— hranice TVP
Boundary of PSP



**TVP2
PSP2**

Obr. 9. Mapa časově-prostorových vztahů živých stromů a souší (se změřeným i odhadnutým věkem) na TVP1 a TVP2.

Fig. 9. The distribution of the live and dead trees (with the measured and predicted age together) showing spatial-temporal patterns on the PSP1 and PSP2.



Obr. 10. Mapa časově-prostorových vztahů živých stromů (se změřeným věkem) na TVP1 a TVP2.
Fig. 10. The distribution of the live trees (with the measured age) showing spatial-temporal patterns on the PSP1 and PSP2.

rakteristikami byla zjištěna silná korelace mezi výškou, výčetní tloušťkou a věkem (Tab. 2). Avšak po rozdělení porostu do tří rovnoměrných vrstev podle výšky se ukázalo, že prostřední část porostu vykazuje nejslabší korelaci, která není navíc statisticky průkazná oproti vrstvám horní a spodní na TVP2 a oproti horní na TVP1 (Tab. 2).

Prostorová autokorelační analýza nabývá Moranova indexu 0,041 na TVP1, resp. 0,078 na TVP2 při Z skóre 3,627, resp. 5,426 na hladině významnosti $p = 0,000$, což odpovídá shlukovité struktuře jedinců s obdobným věkem na TVP1 i TVP2. Toto zjištění si můžeme ověřit prostorovým zobrazením jedinců s ohledem na jejich věk (Obr. 10).

DISKUSE

Vertikální a horizontální struktura

Druhové složení dřevin odpovídá vymezení fytoecologické asociace *Athyrio alpestris-Piceetum* (NEUHÄUSLOVÁ & ELTSOVÁ 2003) a dle lesnické typologie SLT 8V, 8S, 8N (typologická mapa) můžeme také potvrdit dominantní výskyt smrku ztepilého s vtroušeným jeřábem ptačím ve spodní porostní vrstvě. Jeřáb se v současné době začíná pravděpodobně uvolňovat a odrůstat s rozpadem horní korunové vrstvy, podobný trend nepravidelného výskytu jeřábu v korunovém patře popisuje ŽYWIEC & LEDWON (2008) i KORPEL (1989).

Polygony výčetních tloušťek a výšek živých stromů na obou TVP vykazovaly podobné trendy, avšak s rozdílem, že na TVP2 bylo větší zastoupení souší velkých rozměrů i průkazně vyšší stáří jedinců horní porostní vrstvy. Rozpad porostu byl způsoben tlakem podkorního hmyzu (JAKUŠ 2002, JONÁŠOVÁ & PRACH 2004), kdy podobný trend postupného rozpadu zapříčiněný podkorním hmyzem popisují ve svých pracích HOLEKSA & CYBULSKI (2001) a WORRALL et al. (2005). Avšak tento postupný rozpad přešel ve velkoplošný a v současné době přežívají na TVP1 jen jedinci nepřesahující 6 m výšky (pozorování autora 2008) a podobný stav pravděpodobně nastane v nejbližší době i na TVP2.

Díky pokročilejšímu rozpadu horní porostní vrstvy na TVP2 docházelo pravděpodobně k uvolňování a odrůstání obnovy, nárostů (BAČE et al. 2009) a jedinců do 12 m výšky. V daných extrémních podmínkách byl i relativně nízký horizontální zápoj na TVP1 pravděpodobnou příčinou menší četnosti obnovy (BAČE et al. 2009) a jedinců do 12 m výšky. Podobný vývoj, kdy je zastaveno odrůstání a vývoj obnovy, popisuje HOLEKSA et al. (2007, 2007b), ale také KORPEL (1989) i MICHAL (1983) v rámci malého vývojového cyklu. O důsledku uvolnění obnovy vypovídala i nižší mortalita jedinců menších dimenzí na TVP2 v podobě souší, kdy na TVP1 byl aritmetický průměr výčetních tloušťek souší větší než medián a na TVP2 tomu bylo právě naopak. Také výčetní tloušťka souší byla statisticky průkazně vyšší na TVP2. Nízký horizontální zápoj na obou TVP byl pravděpodobně od počátku růstu většiny stromů, o čemž svědčí hluboké zavětvení korun (70 % stromové výšky) i vysoká korelace věku s výškou a výčetní tloušťkou u analyzovaných stromů. Vysoká korelace věku s výčetní tloušťkou a výškou je pravděpodobně dána dostatkem růstového prostoru bez silných konkurenčních vztahů, kdy podobný trend zachytil VACEK (1981) v porostu pod horní hranicí lesa se slabšími konkurenčními vztahy, kde byl vyšší korelační koeficient závislosti věku na výčetní tloušťce, než v porostech níže položených a více zapojených. Avšak pokud rozdělíme porost do tří rovnoměrných vrstev, zjistíme, že průkazná korelace mezi věkem a výčetní tloušťkou je v nejvyšší vrstvě a poté v nejnižší pouze na TVP2, kde jedinci pravděpodobně rostlí bez větších konkurenčních vztahů. Prostřední vrstvy na obou TVP a spodní vrstva na TVP1 byly pravděpodobně pod tlakem konkurence, protože nebyl prokázán korelační vztah mezi věkem a výčetní tloušťkou a korelační koeficienty byly nízké.

Podle záznamů z historické těžební mapy z roku 1882 (JELÍNEK 1997) byla v této oblasti

provedena jednotlivá výběrná seč, při které byly z porostu o rozloze okolo 500 ha odstraněny řádově stovky plnometrů (měrná jednotka dřeva, udávající skutečné množství dřevní hmoty v m³), což v průměru neodpovídá ani jednomu dospělému stromu na jeden hektar. U některých pahýlů (okolo dvou desítek na každé ploše) byl patrný rovný řez (pozorování autora 2006, 2007), což nasvědčuje na lidský zásah v průběhu dvacátého století, což je časový horizont rozpadu tlejících kmenů (HOLEKSA 2008). Přes jistý přímý vliv lidské činnosti se na obou TVP nachází velké množství tlejícího dřeva v horizontální poloze (TVP1 – 80 kmenů o objemu 125,2 m³, TVP2 – 120 kmenů o objemu 202,6 m³), které má velký význam pro obnovu (BAČE et al. 2009) a udržuje vyšší rozmanitost prostředí. Objem ležících kmenů je srovnatelný či převyšuje hodnoty zjištěné ve střední Evropě (KORPEL 1989 – 158 m³, HOLEKSA 2001 – 131 m³, SVOBODA 2005 – 167–317 m³, JANKOVSKÝ et al. 2004 – 172 m³). Porosty nejsou bez vlivu lidské činnosti, avšak z pohledu množství ležících kmenů jsou srovnatelné s porosty ve výše uvedených prácích.

Věková struktura

Věková struktura obou TVP je široce různověká, kdy věk nejstaršího smrku 454 let na TVP1 se nachází v rozmezí uváděném ve studiích z obdobných ekosystémů, kde autoři uvádějí následná zjištění: VACEK (1981) – smrk 380 let, HUBENÝ (2007) – smrk 544 let, avšak tento jedinec je výjimkou. Většina analyzovaných jedinců (97 % na TVP1, resp. 85 % na TVP2) se nachází v rozmezí 200 let (110–300, resp. 110–310 let), kdy jednotlivé věkové stupně jsou v tomto rozmezí zastoupeny relativně rovnoměrně. Pokud doplníme rozdělení věků ve výšce 1,3 m odhadem věků jedinců nezměřených a souší, které, jak předpokládáme, odumřely v době nedávno minulé, získáme lepší pohled na situaci v posledních 100 letech. Věkové rozdělení nám vypovídá o jisté nevyváženosti, kdy došlo k přerušení kontinuity obnovy během let 1900–1950, podobný stav popisuje (HOLEKSA et al. 2007a, HOLEKSA et al. 2007b). Tento stav vypovídá o jistém zablokování odrůstání obnovy, které by mohlo být důsledkem zaplnění růstového prostoru a byl diskutován již v předchozím odstavci.

Vliv disturbancí na věkovou strukturu porostů jako následné navýšení četnosti obnovy popisuje SPLECHTNA et al. (2005) ve smíšených porostech. Podle této hypotézy bychom mohli nalézt jisté spojení nárůstu četnosti obnovy v rozdělení věků (Obr. 7, 8) Jednotlivé vrcholy mohly mít spojitost s událostmi výskytu silného větru na Šumavě, jako běžného faktoru narušování lesů Evropy (SCHELHAAS 2003) i celého mírného pásu (FRELICH 2002), kdy vítr může působit maloplošně (rozšiřování mezer v zápoji) či s velkoplošným účinkem. Po silnější větrné disturbanci je možné následné navýšení populace podkorního hmyzu, který by byl následně schopen usmrctvat živé stromy (SCHROEDER & LINDELÖW 2002).

Významné větrné události na území Šumavy, které by mohly souviset se vznikem a vývojem porostu, byly zaznamenány v letech 1710, 1726, 1740, 1834, 1840, 1868–1875 (HUBENÝ 1998, BRÁZDIL et al. 2004). Vynesením daných letopočtů do grafu polygonů věkových četností, získáme obrázek o možné spojitosti větrných událostí v letech 1710, 1726, 1740 s následným navýšením dorostu stromů do výše 1,3 m (Obr. 7, 8), kdy je patrný nárůst dorostlých jedinců v období 1710–1790 na obou TVP. Tento trend byl také zachycen ve stejné oblasti v práci SVOBODY & POUŠKY (2008).

Tyto události by mohly vyvolat velkoplošný rozpad porostu a uvolnit pomalu rostoucí obnovu pod zápojem či umožnit vyklíčení a odrůstání nových jedinců ze semenné banky. MOTTA et al. (2002) upozorňuje na pomalou odezvu smrkové obnovy v Alpách po narušení, která by mohla posunout efekt navýšení jedinců v jednotlivých věkových třídách až o několik decenní. Tento efekt by mohl být dále zastřen faktem, že naše záznamy stárí stromů jsou z výčetní výšky 1,3 m, do které stromy v daných podmínkách dorůstají v průměru ve věku 20 let (BAČE nepublikováno). Dalším faktorem, který diverzifikuje věk dorostu jedinců do

výčetní výše, je doba po odumření stromu a následné zetlení ležícího stromu, který je nejvhodnějším mikrostanovištěm pro vyklíčení a odrůstání nového jedince ve zdejších extrémních podmínkách (BAČE et al. 2009). Tato doba se v podmínkách horských smrčín pohybuje mezi 10–20 lety (ZIELONKA 2006) a tuto schopnost si udržuje i nadále (ZIELONKA & PIĄTEK 2004). Podle práce HOLEKSY (2008) se klády rozkládají v horských smrčínách i přes 100 let, než úplně splynou s povrchem. Prakticky po celou tuto dobu, ve všech stádiích rozkladu, jsou vhodným substrátem pro klíčení a vývoj obnovy (ZIELONKA & PIĄTEK 2004). Po velkoplošném rozpadu způsobeném podkorním hmyzem v Alpách bylo pozorováno šíření kapradřorostů na úkor ostatní vegetace (KUPFERSCHMIDT & BUGMANN 2005), což by ještě zvýraznilo vhodnost obnovy na tlejícím dřevě, kdy kapradřorosty jsou největšími konkurenty obnovy smrku (BAČE et al. 2009). Kolonizace tlejících kmenů by byla pravděpodobně pomalá, z důvodu nedostatku semenného materiálu po působení velkoplošné disturbance. Tento postupný vývoj diferenciací věku by mohl nastat v horizontu 100 let po uvažované velkoplošné disturbance a následná diferenciací mohla být způsobena pomalou kolonizací vhodných stanovišť v daných extrémních podmínkách, či následným působením maloplošných disturbance.

Pokud se podrobněji podíváme na prostorové rozmístění smrků na TVP s ohledem na jejich věk, zjistíme jisté nahlučení a v některých případech i liniově orientované prvky (Obr. 9, 10). Tyto útvary pravděpodobně vypovídají o dlouhodobém trendu, kdy se projevují vazby obnovy smrku na mikrostanoviště tlejícího dřeva (SVOBODA 2005b, BAČE et al. 2009). Podle daných zjištění můžeme říci, že tamní struktura porostů se během několika set let pravděpodobně utvářela díky přítomnosti a rozmístění tlejícího dřeva, kdy se porost obnovoval ve skupinkách či liniích. Avšak tato velmi jemná textura neodpovídá popisu maloplošného rozdělení skupin stromů (řádově desítek arů) patřících do jednotlivých vývojových stadií a fází malého vývojového cyklu zjištěná v pracích KORPELA (1989) a MÍCHALA (1983). Malé skupinky stromů a souší jednotlivých věkových kohort jsou rozmístěny relativně rovnoměrně po ploše. V době dorostu do výčetní výšky zmíněných kohort musely mít vhodné podmínky pro odrůstání obnovy na celé ploše. Což nás přivádí opět k hypotéze o velkoplošném rozpadu a postupném obsazování plochy obnovou smrku.

Dalším možným vysvětlením vzniku věkové rozrůzněnosti by mohl být neustálý tlak maloplošných disturbance s velkou frekvencí, které se vyskytovaly rovnoměrně po celé ploše, ale zde vyplývá další otázka, proč by byl tento trend přerušen v období 1900–1950, kdy došlo k celoplošnému zablokování odrůstání obnovy, která by mohla být důsledkem zaplnění růstového prostoru jako v pracích HOLEKSY et al. (2007a, b). Pokud dojde k tomuto stavu na větší ploše, porost postupně stárne a stává se náchylnější k velkoplošnějšímu rozpadu. Což nás opět přivádí k myšlence o možném uzavření kruhu v případě, že by se zde jednalo o dynamiku podmíněnou velkoplošným rozpadem.

ZÁVĚR

Obě TVP byly na první pohled velice podobné, dvouetážová struktura porostu, která vytvářela stupňovité vyplnění zápoje s méně vyvinutou a potlačenou střední stromovou vrstvou. Rozdílem bylo, že TVP2 se nacházela v pokročilejším stupni rozpadu a byla charakteristická větším množstvím odrůstající obnovy, mlazin a tyčkovin. O pokročilejším stupni rozpadu dále vypovídala větší četnost a rozměry souší na TVP2. Samotné rozdělení věkových stupňů na obou TVP bylo velice široké a naznačovalo pomalý či postupný vývoj porostů. Neprerušité doplňování obnovy na obou TVP bylo po dobu okolo 200 let, avšak v období mezi roky 1900 a 1950 docházelo k nepravidelnému doplňování nových jedinců. V průběhu 300 let vývoje se porost obnovoval ve skupinkách o velikosti řádově arů, které netvořily

souvislejší plochy, ale byly jednotlivě a relativně rovnoměrně rozmístěny na celé ploše. V některých případech jsou patrné liniové prvky stromů s obdobným věkem, kde se pravděpodobně smrk obnovoval na tlejících kmenech. Na základě dosavadních poznatků jsme nedošli k jasnému závěru ohledně historie disturbancí porostu.

Poděkování. Tento příspěvek vznikl za podpory projektu VaV MŽP SP/2d2/111/08 a projektů IGA FLD ČZU 200943120005 a 200843120016 a CIGA ČZU 20104302. Třetí autor M. Svoboda byl podpořen také projektem MŠMT 2B06012. Děkujeme recenzentům za podnětné připomínky. Děkujeme také Správě NP a CHKO Šumava za umožnění tohoto výzkumu.

LITERATURA

- BAČE R., JANDA P. & SVOBODA M., 2009: Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezí [Effect of microsite and upper tree layer on natural regeneration in the mountain spruce forest stand Trojmezí (Šumava National Park)]. *Silva Gabreta*, 15: 67–84 (in Czech).
- BRÁZDIL R., DOBROVOLNÝ P., ŠTEKL, J., KOTYZA O., VALÁŠEK H. & JEŽ J., 2004: *History of Weather and Climate in the Czech Lands VI: Strong Winds*. Brno, Masaryk University, 378 pp.
- ČEJKOVÁ A., 2004: Dendrochronologická analýza *Picea abies* na transektu nadmořské výšky ze Šumavy a Šumavského podhůří [Dendrochronological investigation of *Picea abies* along an altitudinal transect in the Bohemian Forest and its foothills]. MS, diploma thesis, University of South Bohemia, České Budějovice, 76 pp. (in Czech). (Library of the University of South Bohemia, České Budějovice).
- DRAPELA K. & ZACH J., 1995: *Dendrometrie (dendrochronologie) [Forest Mensuration (Dendrochronology)]*. Mendel University of Agriculture and Forestry in Brno, 149 pp. (in Czech).
- FREHLICH L.E. 2002: *Forest Dynamics and Disturbance Regimes*. Cambridge University Press, 266 pp.
- 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 Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 120: 331–348.
- HOLEKSA J., KRAWCZYK B., SKAWIŃSKI P., WESOŁOWSKA M. & WIK A., 2007a: Changes of a subalpine spruce forest in the Tatra National Park in 1973–2002. *Sylvan*, 151: 29–40.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIĆ T., FERENC S. & WODKA M., 2007b: 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.
- 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. *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 415–428.
- HUBENÝ P., 2007: Věk lesa [The age of forest]. *Šumava*, zima 2007: 14–15 (in Czech).
- HUBENÝ P., 1998: Boubínský prales – 140. výročí přírodní rezervace [The Boubín Reserve – the 140th Anniversary of the Nature Reserve] *Šumava*, léto 1998: 14–15 (in Czech).
- JAKUŠ R., 2002: Stanovisko k problematice odumírání lesa a ochranných opatření v oblasti rezervace Trojmezí v NP Šumava [State of the problems of the forest dieback and forest protection in the Nature Reserve “Trojmezí” of the Šumava NP]. MS, www.drosera.cz/sumava/info/studieadokumenty/studieainfo/posudky/RJ_3M04.doc (in Czech).
- 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: 171–180.
- JELÍNEK J., 1997: Historický průzkum – Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava [Historical research – Verification of the genofond of Norway spruce *P. abies* (L.) Karst. on selected localities of the Šumava NP]. MS, Správa Národního Parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava, nestránkováno (in Czech).
- JONÁŠOVÁ M. & PRACH K., 2004: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15–27.
- KOPÁČEK J., KAŇA J., ŠANTRŮČKOVÁ H., PORCAL P., HEJZLAR J., PICEK T. & VESELÝ J., 2002: Physical, chemical, and biochemical properties of soils in watersheds of the Bohemian Forest lakes: I. Plešné Lake. *Silva Gabreta*, 8: 43–66.
- KORPEL, Š., 1989: *Pralesy Slovenska [Primeval Forest in Slovakia]*. Veda, Bratislava, 328 pp. (in Slovak).
- KULAKOWSKI D. & BEBI P., 2004: Range of variability of unmanaged subalpine forests. In: *Forum für Wissen: Schutzwald und Naturgefahren*. Eidgenössische Forschungsanstalt WSL (Hrsg.), Forum für Wissen 2004: 47–54.

- KUPFFERSCHMIDT, A.D., BUGMANN, H., 2005: Predicting decay and ground vegetation development in *Picea abies* snag stands. *Plant Ecology*, 179: 247–268.
- MÍČHAL I., 1983: Dynamika přírodního lesa I–VI [Dynamics of natural forest, Parts I–VI]. *Živa*, 31: 1–6, 8–13, 48–53, 85–88, 128–133, 163–168, 233–238 (in Czech).
- MOTTA R., NOLA P. & PIUSSI P., 1999: Structure and stand development in three subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Paneveggio (Trento, Italy). *Global Ecology and Biogeography*, 8: 455–471.
- MOTTA R., NOLA P. & PIUSSI P., 2002: Long-term investigations in a strict forest reserve in the eastern Italian Alps: spatio-temporal origin and development in two multi-layered subalpine stands. *Journal of Ecology*, 90: 495–507.
- NEUHÄSLOVÁ Z. & ELTŠOVÁ V., 2003: Climax spruce forests in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 9: 81–104.
- RICHARDS, F.J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany*, 10: 290–300.
- 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.
- SCHROEDER M. L. & LINDELÖW A., 2002: Attacks on living spruce trees by bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology*, 4: 47–56.
- SPLĚCHTNA B., GRATZER G. & BLACK B., 2005: Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – A spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 16: 511–522.
- SVOBODA M., 2005a: Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám [Structure of the mountain spruce forest in Trojmezna area related to historical development and site conditions]. *Silva Gabreta*, 11: 42–63 (in Czech).
- SVOBODA M., 2005b: Množství a struktura mrtvého dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezna [Amount and structure of the dead wood and its importance for spruce regeneration in Trojmezna old-growth spruce mountain forest]. *Zprávy lesnického výzkumu*, 50: 33–45 (in Czech).
- SVOBODA M. & POUŠKA V., 2008: Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *Forest Ecology and Management*, 255: 2177–2188.
- VACEK S., 1981: Věková struktura autochtonní smrčiny v Krkonoších [Age structure of autochthonous Norway spruce forest in the Krkonoše Mts.]. *Lesnictví*, 27: 213–228 (in Czech).
- VRŠKA T. & HORT L., 2003: Terminologie pro lesy v chráněných územích [Terminology for the forests in protected areas]. *Lesnická práce*, 11: 585–587 (in Czech).
- WORRALL J.J., LEE T.D. & HARRINGTON T.C., 2005: Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea-Abies* forests of Crawford Notch, New Hampshire, USA. *Journal of Ecology*, 93: 178–190.
- ZIELONKA T. & PIĄTEK G., 2004: The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecology*, 172: 63–72.
- ZIELONKA T., 2006: When does dead wood turn into a substrate for spruce regeneration? *Journal of Vegetation Science*, 17: 739–746.
- ŻYWIĘC M. & LEDWON M., 2008: Spatial and temporal patterns of rowan (*Sorbus aucuparia* L.) regeneration in West Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology*, 194: 283–291.

Received: 30 April 2009
Accepted: 3 February 2010

