

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

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

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

¹ *Fakulta lesnická a dřevařská, Česká zemědělská univerzita, Kamýcká 1176, CZ-16521 Praha, Česká republika*

² *Botanický ústav AV ČR, Zámek 1, CZ-25243 Průhonice, Česká republika*
*zenahlikova@fld.czu.cz

Abstract

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

Úvod

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

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

Úspěšná přirozená obnova může být limitována nevhodnými podmínkami pro klíčení, ale také nízkým přežíváním semenáčků (GRANHUS et al. 2008). Přežívání a vývoj semenáčků je ovlivňován řadou přirozených biotických i abiotických faktorů. Mezi nejdůležitějšími se uvádí mraz, pohyb sněhu, poškození zvěří a konkurence přizemní vegetace. Proces přirozené obnovy v horských polohách dále ztěžuje nepříznivý vliv klimatu a dlouhá perioda semenných let. Vývoj semenáčků je ovlivňován populační dynamikou stromového patra (KORPEL 1991), která určuje počet plodných stromů, frekvenci výskytu semenných roků, stav půdního povrchu a zápoj, který ovlivňuje dostupnost světelného záření umožňujícího lepší odrůstání obnovy (BRANG 1998; DIACI 2002; DE CHANTAL et al. 2003; BAIER et al. 2007). V rané fázi vývoje je smrk považován za stín tolerantní druh, může tak docházet k uchycování semenáčků pod zápojem mateřského porostu. Přítomnost semenné banky a banky semenáčků v porostech ještě před vznikem disturbance je důležitá, což potvrzují i další studie (SCHÖNENBERGER 2002; WOHLGEMUTH & KULL 2002; RAMMIG et al. 2006; ILISSON et al. 2007). Tito jedinci různorodých výšek a stáří jsou lépe schopni konkurovat vysoké vegetaci, která se rychle rozvíjí po rozpadu horního patra. Dále se obnova kolem nich může postupně rozšiřovat (GRASSI et al. 2004). Přítomnost banky zmlazení snižuje závislost vzniku nové generace stromového patra na zásadních procesech regenerace (RAMMIG et al. 2006). Zejména světelné poměry, vnitrodruhová konkurence i konkurence ostatních nízkých rostlin vedou k vysoké úmrtnosti nejmladších generací smrku do 4–5 let (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). V několika prvních letech po vyklíčení semenáčků může být jejich mortalita vysoká (NILSSON et al. 2002; GRANHUS et al. 2008) a s rostoucí výškou a věkem pak klesá (HANSEN 2003).

Výskyt obnovy je závislý nejen na struktuře mateřského porostu, ale také na typu substrátu. Závislost výskytu zmlazení na typu mikrostanoviště byla prokázána v mnoha studiích

(HOFGAARD 1993; KUULUVAINEN & KALMARI 2003; JONÁŠOVÁ 2004; BAIER et al. 2007; JONÁŠOVÁ & MATĚJKOVÁ 2007; SVOBODA 2007). Dále byla potvrzena preference tlejícího dřeva (ležící kmeny, vývraty, pahýly) (KORPEL 1989; KUULUVAINEN et al. 1998; HOFGAARD 1993; HOLEKSA 1998; JONÁŠOVÁ 2004; SVOBODA 2005; ZIELONKA 2006a; BAIER et al. 2007), které hraje důležitou roli v dostupnosti vody (BAIER et al. 2007), ochraně obnovy (SCHÖNENBERGER 2002; KUPPERSCHMID 2003; MATĚJKOVÁ & JONÁŠOVÁ 2004) a dynamice živin (ILISSON et al. 2007). Dalším faktorem ovlivňujícím obnovu je proces sukcese vegetace (RAMMIG et al. 2006). Rozložení a skladba vegetace může určovat, zda se semenáčky budou vyskytovat, či nikoli (KUULUVAINEN 1994). Nejvhodnějšími substráty pro uchycení a klíčení semenáčků jsou mechory, které dobře vážou vlhkost, hrabanka (HANSSEN 2003) a tlející dřevo (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). Jako nejlepší stanoviště pro odrůstání se udává hrabanka (HANSSEN 2003) a tlející dřevo (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004).

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

Cílem práce bylo vyhodnotit stav přirozené obnovy a její další vývoj v horském smrkovém lese těsně před a po rozpadu horního stromového patra v důsledku žíru způsobeného lýkožroutem smrkovým. Dílčí cíle této práce byly: 1) zjistit počet jedinců před narušením a změny v počtech jedinců během dalšího vývoje; 2) charakterizovat věkovou a výškovou strukturu zmlazení; 3) zjistit jaké druhy mikrostanovišť se v porostech vyskytují, jaká je jejich pokryvnost; 4) jak jednotlivá mikrostanoviště ovlivňují obnovu; a 5) jaká je mortalita zmlazení v prvních letech po rozpadu mateřského porostu.

METODIKA

Popis lokality a přírodních poměrů

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

Historický vývoj zájmové oblasti

Zkoumané porosty vznikly koncem 19. století, kdy toto území v roce 1870 zasáhla ničivá vichřice, následovaná přemnožením lýkožrouta smrkového a asanační těžbou mezi roky 1874 až 1882. Před tímto narušením byly porosty klasifikovány jako pralesovité, starší 140 let, s téměř 100% zastoupením smrku (JELÍNEK 1997). Porosty tedy vznikly kombinací působení větru, kůrovce a asanační těžby (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Vývoj porostů v první polovině minulého století probíhal bez zásadních lidských zásahů. Z hlediska druhové skladby převládala smrk, ojediněle byl zastoupen jeřáb a bříza (JELÍNEK 1997). Od roku 1950 do roku 1989, kdy se celé území ocitlo v zakázaném hraničním pásmu, byla intenzita lesnického hospodaření minimální. Od 90. let jsou porosty opakovaně ovlivňovány ničivým působením větrů a lýkožrouta smrkového, k čemuž přispělo i narušení porostů výstavbou cesty označované jako „Kalamitní svážnice“. Při vyhlášení NPŠ v roce 1991 bylo toto území spolu s Trojmezenským pralesem součástí jedné rozsáhlé první zóny. Po změně zonace v roce 1995 byly studované porosty z této první zóny vyčleněny a zahrnuty do zóny druhé. Podrobnější historický vývoj zájmové oblasti popsali SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ (2009).

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

Sběr dat

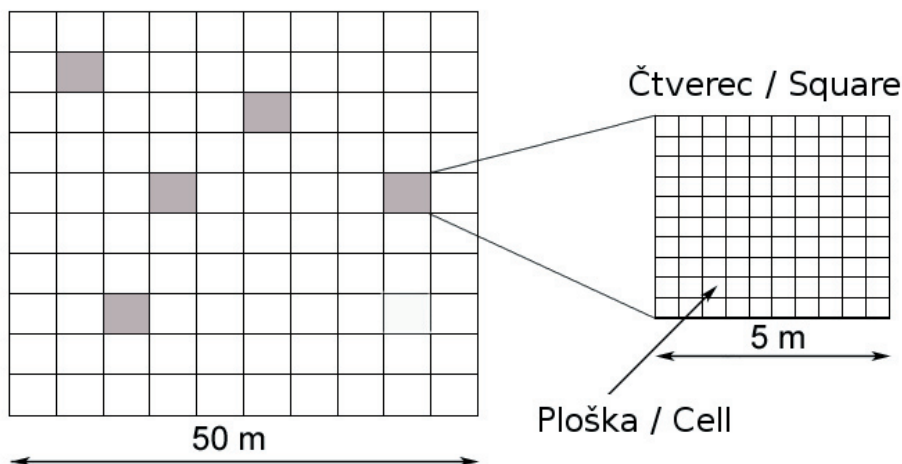
Data byla sbírána na existujících TVP založených v letech 2006–2007 a umístěných v lesních porostech na svahu pod hřebem mezi vrcholy Trístoličník a Trojmezna hora. Jedná se o čtyři TVP (P3–P6) o rozloze 0,25 ha (50×50 m), které byly detailně zmapovány (stromové patro, tlející dřevo, zmlazení, vegetace) technologií FieldMap (www.fieldmap.cz). Obecné charakteristiky ploch 50×50 m z měření v letech 2006–2007 jsou uvedeny v Tabulce 1 (podrobnosti SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Každá z ploch byla rozdělena na síť čtverců 5×5 m, v níž byla odhadnuta pokryvnost vegetace a odečteno množství zmlazení (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Na základě těchto údajů bylo v roce 2008 na každé ploše vybráno 5 čtverců pro následující výzkum tak, aby pokrývaly variabilitu v počtu jedinců zmlazení

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

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

Plocha / Plot	P3	P4	P5	P6
Nadmořská výška (m n.m.) / Altitude (m a.s.l.)	1275	1227	1200	1167
Počet živých stromů na 1 ha / Number of living trees per 1 ha	732	480	364	624
Počet souší nad 1,3 m výšky na 1 ha / Number of dead trees at 1.3 m height per 1 ha	848	548	276	492
Objem ležícího tlejícího dřeva / Volume of lying decaying wood (m ³ .ha ⁻¹)	60,2	66	127,9	136
Zápoj / Canopy density (%)	69,3	63,4	58,4	81
Smrkové zmlazení (výšky 0,21–2,5 m) / Spruce regeneration (heights of 0.21–2.5 m) (ind.ha ⁻¹)	2 964	5 512	12 788	21 608
Zmlazení jeřábu (výšky 0,21–2,5 m) / Rowan regeneration (heights of 0.21–2.5 m) (ind.ha ⁻¹)	636	152	616	2 952

Plocha / Plot



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

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

a zastoupení dominantního typu vegetace. Jednotlivé čtverce byly vybírány záměrně podle výskytu dostatečného množství zmlazení různých výškových tříd. Na každém z pěti čtverců byla vyznačena trvalá síť plošek 0,5×0,5 m stabilizovaná pomocí kovových jehel. Tato ploška je základní jednotkou, v jejímž rámci probíhá sběr dat o populační dynamice obnovy a změnách mikrostanovišť (Obr. 1).

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

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

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

Zpracování dat

Vegetace

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

Obnova

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

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

Mortalita

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

Výše mortality smrkového zmlazení do výšky 10 cm ($M_{<10}$) byla odvozena z následující rovnice: $M_{<10} = N_{2008} - N_{2009} + S_{2009} - M_{>10}$; kde N_{2008} a N_{2009} jsou počty všech živých jedinců v roce 2008, resp. 2009, S_{2009} je počet živých jednoletých jedinců v roce 2009 a $M_{>10}$ počet nalezených odumřelých jedinců smrku nad 10 cm. Pro jednotlivá mikrostanoviště byl sledo-

ván pokles hustoty zmlazení do výšky 10 cm na 1 m² mikrostanoviště mezi roky 2008 a 2009. Vliv mikrostanoviště na výši mortality zmlazení byl testován pomocí jednocestné analýzy variance a mnohonásobného porovnávání (Tukey HSD test). Dále byly testovány rozdíly v hustotě zmlazení na m² mikrostanoviště mezi jednotlivými mikrostanovišti.

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

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

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

VÝSLEDKY

Výchozí stav obnovy těsně před odumřením porostů – v roce 2008

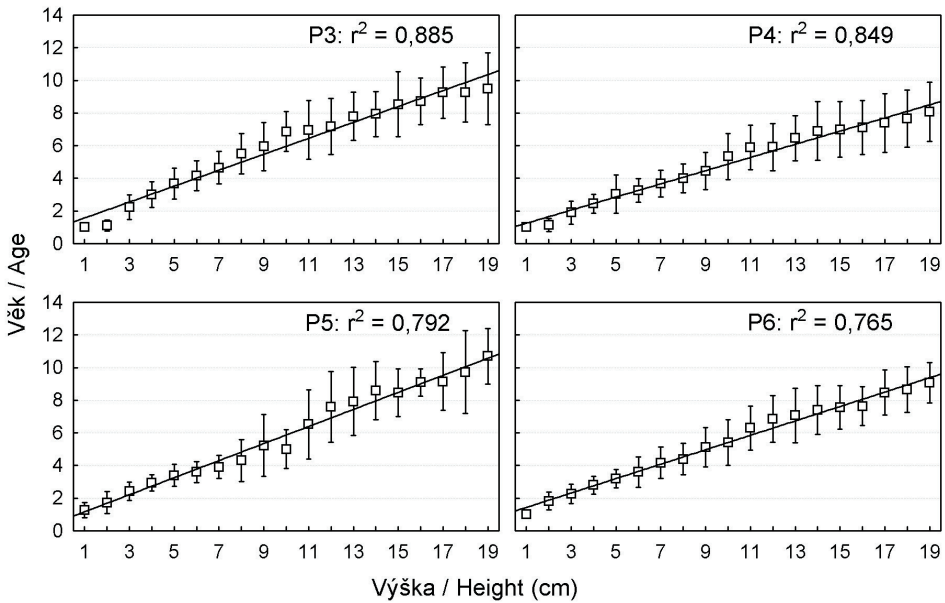
V obnově porostů druhově převažoval smrk (97 %), jeřáb byl zastoupen do 3 %. Nejvyšší počty jedinců byly u jedno- až tříletých semenáčků smrku. Jejich podíl na obnově se mezi plochami lišil. Největší byl na plochách P3 a P4 (průměrně 75 a 63 %), kde jejich podíl ve čtverci 5×5 m dosahoval až 85 % veškerého zmlazení. Oproti tomu na plochách P5 a P6 se podílely na obnově 21 a 14 %. Početnost zmlazení hlavní dřeviny smrku se v jednotlivých výškových třídách mezi plochami lišila (Tab. 2). Ve výškové struktuře porostů dominovali nejmenší jedinci, početnost obnovy klesala po dosažení výšky 30–40 cm, tito jedinci tvořili maximálně 4 % celkového zmlazení smrku (Tab. 2).

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

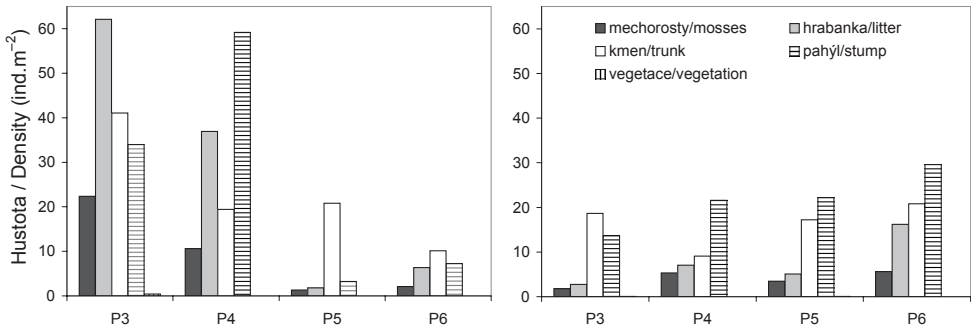
Tabulka 2. Charakteristiky zmlazení na jednotlivých plochách v roce 2008. Tabulka udává celkový počet zmlazení, procentuální podíl jeřábu z celkového počtu zmlazení (podíl smrku je dopočet do 100 %), podíl 1–3letých jedinců z celkového počtu zmlazení a počet smrkového zmlazení v jednotlivých výškových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

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

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



Obr. 2. Závislost věku (zjištěného odečtením počtu přeslenů) na průměrné výšce pro zmlazení do výšky 20 cm. Chybové úsečky značí směrodatnou odchylku průměru.
Fig. 2. Relationship of the age on the mean height of spruce saplings until 20 cm of height. Error bars indicate standard deviation of the mean.



Obr. 3. Hustota smrkového zmlazení podle mikrostanovišť na jednotlivých plochách (P3–P6). Vlevo zmlazení do výšky 10 cm, vpravo zmlazení nad 10 cm.
Fig. 3. Density of spruce regeneration according to microsites on individual plots (P3–P6). Left plot for spruce saplings <10 cm, right plot for spruce saplings >10 cm.

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

Početnost obnovy na jednotlivých typech mikrostanovišť se lišila i v závislosti na výšce jedinců. Celkové počty jedinců na plochách do výšky 10 cm dosahovaly nejvyšších hodnot

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

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

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

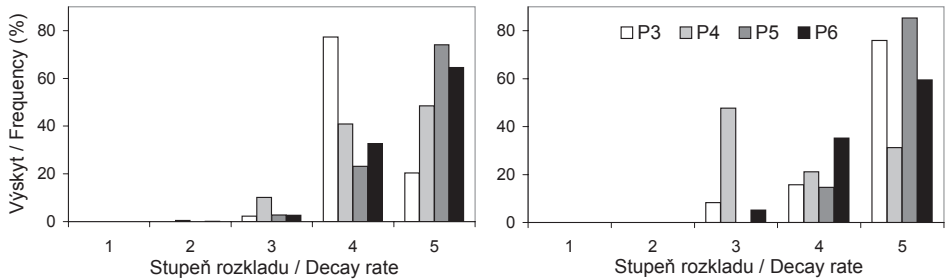
^a součet pokryvností vegetace není roven 100 % z důvodu překryvu mikrostanovišť / the sum of vegetation cover does not equal to 100% due to overlaps of microsites

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

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

Poškození přirozené obnovy zvěří

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



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

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

Mortalita

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

Nalezení odumřelí jedinci – mortalita zmlazení nad 10 cm

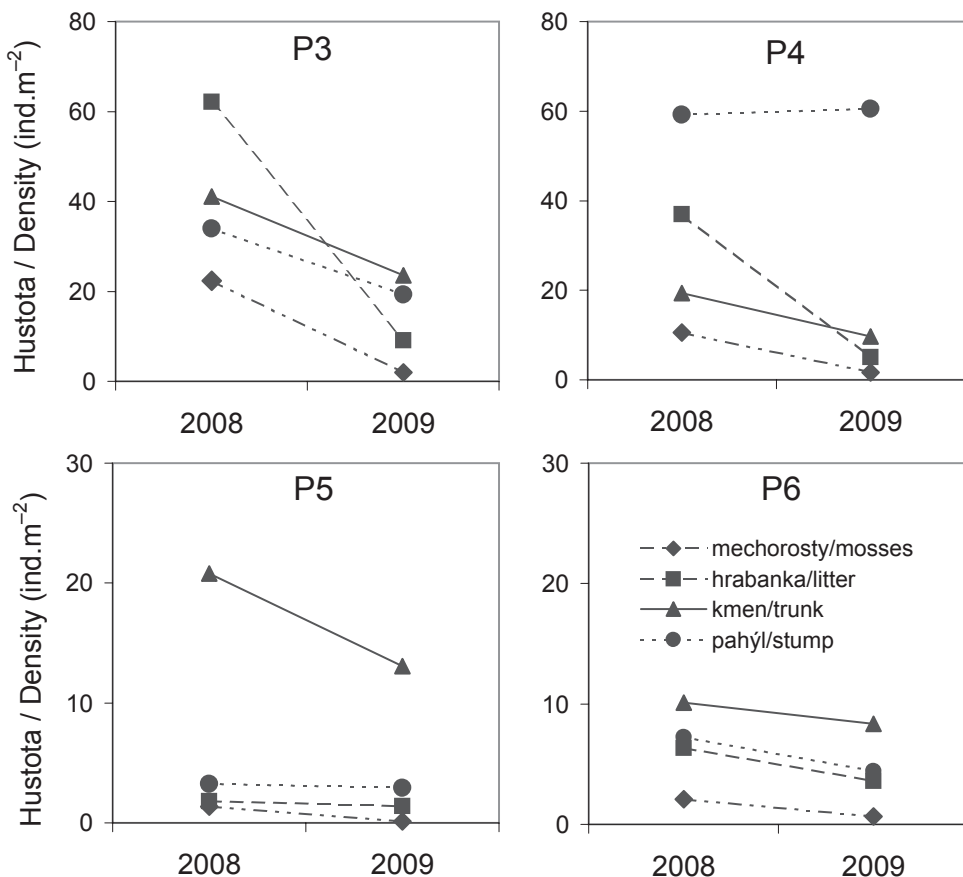
V roce 2008 bylo nalezeno 83 odumřelých jedinců (Tab. 4), tento údaj zahrnuje jedince odumřelé i několik let zpět. V roce 2009 bylo nalezeno 80 odumřelých jedinců, kteří představují zmlazení odumřelé během jednoho roku. Mrtví jedinci pocházeli rovnoměrně ze všech ploch. Průměrná výška všech nalezených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

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

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

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

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



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

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

následoval ležící kmen (3,8 %), pahýl (2,8 %) a nejméně mechorosty (1,4 %). Nulová mortalita byla ve vegetaci, kde nebyl nalezen žádný odumřelý jedinec.

Mortalita zmlazení do výšky 10 cm

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

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

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

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

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

DISKUSE

Výchozí stav obnovy těsně před odumřením porostů

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

Výškové rozdělení banky zmlazení má typický exponenciálně klesající charakter, který odráží vývoj obnovy pod uzavřeným zápojem hlavního porostu. Výškový růst obnovy závisí na mnoha faktorech, v našich podmínkách dorůstal smrkový semenáček výšky 10 cm přibližně po 5–7 letech, což souhlasí s výsledky měření STREIT et al. (2009), že semenáček dosáhne výšky 10 cm v 5 letech. S rostoucí výškou početnost zmlazení klesala, což by mohlo svědčit o vysoké mortalitě zmlazení se zvyšující se výškou. Větší zmlazení nad 1 m výšky se vyskytovalo pouze na ploše P5. Tato plocha se svým původem a tím i strukturou od zbývajících lišila (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Pravděpodobně hlavním důvodem nižšího zastoupení větších jedinců jsou nepříznivé světelné podmínky. Ačkoliv je většina mladých jedinců smrku schopna snášet vysoký zástín, v případě, že se světelné podmínky dlouhodobě nemění, odumírá a uvolněné místo mohou zaujmout noví jedinci, kteří vznikají vyklíčením ze semen. Z vysokých počtů celkového zmlazení na plochách (SVOBODA & ZENÁHLÍKOVÁ 2009) je zřejmé, že smrkový porost s vysokou hustotou zápoje je schopný si udr-

žet životaschopnou banku přirozené obnovy. Tito jedinci banky zmlazení přítomného ještě před odumřením mateřského porostu představují klíčový základ pro vznik nové generace lesa, což potvrzují četné studie (SCHÖNENBERGER 2002; WOHLGEMUTH & KULL 2002; RAMMIG et al. 2006; ILLISSON et al. 2007).

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

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

Mortalita

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

Největší mortalita byla u nejmenších jednoletých semenáčků, což potvrzují i jiné studie (GRANHUS et al. 2008). Námi zjištěná mortalita jednoletých semenáčků činila 96 % jedinců vyklíčených v roce 2008. S rostoucím věkem mortalita klesala, přesto u sledovaného zmlazení do věku 8 let neklesla pro jednotlivé věkové ročníky pod 20 %. SIMARD et al. (2003) uvádí, že většina semenáčků odumírá do pěti let svého života. KUPFERSCHMID et al. (2002) prokázala během prvních pěti let života zmlazení mortalitu 88 %, kdy během prvního roku odumřelo 15–42 % jednorokních semenáčků. Námi zjištěná mortalita jednoletých semenáč-

ků za jeden rok je tedy více než dvojnásobná. Stupeň úmrtnosti semenáčků a odrostlejšího zmlazení odráží velký pokles mortality smrku s rostoucím věkem (HANSEN 2003). VÁVROVÁ (2009) zaznamenala výrazný pokles mortality od 5. roku života semenáčků. V našem případě, kdy byla zjišťována mortalita pro jednotlivé ročníky (do 8 let), mortalita taktéž rapidně klesala do 4. roku života.

Mortalita jedinců o výšce menší než 10 cm představovala necelých 66 %, byla tedy značně vyšší než u zmlazení většiny nad 10 cm, u něhož došlo k poklesu mortality až na 3,2 %. Ke stejné hodnotě došli i v některých studiích ze Skandinávie (LUNDQVIST & NILSON 2007). STREIT et al. (2009) v horských lesích Švýcarska při sledování mortality semenáčků po pěti letech zaznamenal u jedinců do 10 cm výšky úmrtnost 53 %, 33 % těchto jedinců úspěšně odrostlo a 14 % nepřekročilo výšku 10 cm, u vyšších jedinců (nad 10 cm) stupeň úmrtnosti dosáhl 20 %.

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

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

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

U odrostlejšího zmlazení (nad 10 cm) došlo k poklesu mortality na mikrostanovišti hrabanka a mechorosty na úkor zvýšení mortality na ležících kmenech. Přirozená obnova smrku obecně preferuje tato mikrostanoviště, nachází se na nich i nejvíce obnovy. Větší hustota obnovy soustředěná na těchto mikrostanovištích může vést ke konkurenci mezi jedinci a tím k jejich odumírání vlivem nedostatku světla, vody nebo živin (HANSEN 2003). Zvýšení mortality u ležících kmenů potvrzuje zjištění jiných autorů (HUNZIKER & BRANG 2005; KUPFERSCHMID & BUGMANN 2005), že tlející dřevo je příznivé zejména pro malé semenáčky a není vhodné pro odrůstání obnovy zejména z důvodu nižší dostupnosti živin, která není nezbytná pro malé semenáčky. Přesto se na ležících kmenech vyskytovala stále podstatná část zmlazení. Tlející dřevo má velmi příznivé vlhkostní podmínky, dochází na něm k dřívějšímu tání sněhu, chrání obnovu před konkurencí s vegetací a před pohyby sněhu (HOFGAARD 1993; KUULUVAINEN & KALMARI 2003; BAIER et al. 2007). Odumírání zmlazení na tlejícím dřevě, především ležících kmenech, by mohlo souviset s preferencí zmlazení, a tím vysokou hustotou zmlazení na těchto stanovištích, čímž dochází k odumírání vlivem konkurenčního tlaku. Na druhé straně na mikrostanovišti pahýl se vyskytovala také velká část obnovy, na ploše

P4 byla dokonce na tomto substrátu nejvyšší hustota zmlazení do výšky 10 cm, přesto k výraznému úbytku došlo pouze na ploše P3. Pahýl by tak mohl představovat výhodné mikrostanoviště pro přežívání obnovy.

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

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

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

ZÁVĚR

V příspěvku byl zhodnocen stav přirozené obnovy smrku v porostech odumřelých v roce 2008 po napadení lýkožroutem smrkovým a vývoj obnovy v prvním roce po odumření mateřského porostu. Na analyzovaných plochách byla nalezena početná banka obnovy smrku, která na plochách odrostla ještě před odumřením stromů. V roce 2008 tvořily největší podíl malé semenáčky smrku. Mezi roky 2008 a 2009 došlo k poklesu početnosti obnovy. Nejvyšší mortalita byla zaznamenána u jednoletých semenáčků, během prvního roku jich odumřelo téměř 96 %. Mortalita výškové třídy zmlazení do 10 cm dosahovala 66 % a k největšímu úbytku hustoty došlo na mikrostanovištích hrabanka a mechorosty, která jsou tímto zmlazením preferována. S rostoucí výškou a věkem mortalita zmlazení klesala, u jedinců větších než 10 cm dosahovala maximálně 6 %. Mortalita obnovy vyšší než 10 cm se mezi mikrostanovišti výrazně nelišila, největší byla u hrabanky a tlejčího dřeva.

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

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

LITERATURA

- BAČE R., JANDA P. & SVOBODA M., 2009: Effect of microsite and upper tree layer on natural regeneration in the mountain spruce forest stand Trojmezna (Šumava National Park). *Silva Gabreta*, 15: 67–84.
- BAIER R., MEYER J. & GOTTLEIN A., 2007: Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forest of the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research*,

126: 11–22.

- BRANG P., 1998: Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 626–639.
- DE CHANTAL M., LEINONEN K., KUULUVAINEN T. & CESCATTI A., 2003: Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to an experimental canopy gap in a boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 176: 321–336.
- CORNETT M.W., PUETTMANN K.J. & REICH P.B., 1998: Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 196–205.
- DIACI J., 2002: Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, 161: 27–38.
- DIACI J., PISEK R. & BONCINA A., 2005: Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European Journal of Forest Research*, 124: 29–36.
- DOBROVOLNÝ P. & BRÁZDIL R., 2003: Documentary evidence on strong winds related to convective storms in the Czech Republic since AD 1500. *Atmospheric Research*, 67–68: 95–116.
- FISCHER A., LINDNER M., ABS C. & LASCH P., 2002: Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, 37: 17–32.
- FRELICH L. E., 2002: Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, 266 pp.
- GRASSI G., MINOTTA G., TONON G. & BAGNARESI U., 2004: Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 141–149.
- GRANHUS A., HANSSEN K. H. & DE CHANTAL M., 2008: Emergence and seasonal mortality of naturally regenerated *Picea abies* seedlings: impact of overstorey density and two site preparation methods. *New Forests*, 35: 75–87.
- HANSSEN K. H., 2003: Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180: 199–213.
- HEURICH M., 2009: Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta*, 15: 49–66.
- HOFGAARD A., 1993: Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4: 601–608.
- HOLEKSA J., 1998: Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest. *Monographiae Botanicae*, 82: 1–211.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S. & WODKA M., 2006: Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126: 303–313.
- HÖRNBERG G., OHLSON M. & ZACKRISSON O., 1997: Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1015–1023.
- HUNZIKER U. & BRANG P., 2005: Microsite pattern of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management*, 210: 67–79.
- CHYTRÝ M., EXNER A., HRIVNÁK R., UJHÁZY K., VALACHOVIČ M. & WILLNER W., 2002: Context-dependence of di-agnostic species: A case study of the Central European spruce forests. *Folia Geobotanica*, 37: 403–417.
- LISSON T., KÖSTER K., VODDE F. & JOGISTE K., 2007: Regeneration development 4–5 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. *Forest Ecology and Management*, 250: 17–24.
- JELÍNEK J., 1997: Historický průzkum – Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava [Historical research – Verification of the genofond of Norway spruce *P. abies* (L.) on selected localities of the Šumava National Park]. Ms., Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk (in Czech). (Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk)
- JONÁŠOVÁ M., 2004: Zmlazení dřevin v horských smrčínách odumřelých po napadení lýkožroutem smrkovým [Central-European mountain spruce forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak]. In: *Aktuality šumavského výzkumu II*, DVOŘÁK L. & ŠUSTR P. (eds) Srní, 4–7 October 2004, Správa NP a CHKO Šumava: 265–269 (in Czech).
- JONÁŠOVÁ M. & PRACH K., 2004: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15–27.
- JONÁŠOVÁ M. & MATĚJKOVÁ I., 2007: Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1907–1914.
- KOPÁČEK J., KAŇA J., ŠANTRŮČKOVÁ H., PORCAL P., HEJZLAR J., PICEK T. & VESELÝ, J., 2002: Physical, chemical, and biochemical properties of soils in watersheds of the Bohemian Forest lakes: I. Plešné Lake. *Silva Gabreta*, 8: 43–66.

- KORPEL Š., 1989: *Pralesy Slovenska [Primeval forests of Slovakia]*. Veda, Bratislava, 329 pp. (in Slovak).
- KORPEL Š., 1991: *Pestovanie lesa [Silviculture]*. Príroda, Bratislava, 465 pp. (in Slovak).
- KUBÁT K., HROUDA L., CHRTEK J., KAPLAN Z., KIRCHNER J. & ŠTĚPÁNEK J. (eds.), 2002: *Klíč ke květeně České republiky [Key to the flora of the Czech Republic]*. Academia, Praha, 928 pp. (in Czech).
- KULAKOWSKI D. & BEBI P., 2004: Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen*, 47–54.
- KUPFFERSCHMID A.D. & BUGMANN H., 2005: Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 205: 251–265.
- KUPFFERSCHMID A.D., SCHÖNENBERGER W. & WASEM U., 2002: Tree regeneration in a Norway spruce snag stand after tree die-back caused by *Ips typographus*. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 149–160.
- KUPFFERSCHMID A.D., BRANG P., SCHÖNENBERGER W. & BUGMANN H., 2003: Decay of *Picea abies* snag stands on steep mountain slopes. *Forestry Chronicle*, 79: 247–252.
- KUPFFERSCHMID A.D., BRANG P., SCHÖNENBERGER W. & BUGMANN H., 2006: Predicting tree regeneration in *Picea abies* snag stands. *European Journal of Forest Research*, 125: 163–179.
- KUULUVAINEN T., 1994: Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Annales Zoologici Fennici*, 31: 35–51.
- KUULUVAINEN T. & KALMARI R., 2003: Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 40: 401–413.
- KUULUVAINEN T., SYRJANEN K. & KALLIOLA R., 1998: Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *Journal of Vegetation Science*, 9: 563–574.
- LONSDALE D., PAUTASSO M. & HOLDENRIEDER O., 2008: Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*, 127: 1–22.
- LUNDQVIST L. & NILSON K., 2007: Regeneration dynamics in an uneven-aged virgin Norway spruce forest in northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22: 304–309.
- MASER C., ANDERSON R.G., CROMACK K.J., WILLIAMS J.T. & MARTIN R.E., 1979: Dead and down woody material. In: *Wildlife Habitat in managed forests of the Blue Mountains of Oregon and Washington*, THOMAS, J.W. (ed.), USDA Forest Service, Agriculture Handbook 553, Portland, pp. 78–95.
- MATĚJKOVÁ I. & JONÁŠOVÁ M., 2004: Vliv managementu na obnovu šumavských lešů [Impact of management of forests regeneration on the Bohemian Forest]. In: *Aktuality šumavského výzkumu II*, DVORÁK L. & ŠUSTR P. (eds) Srní, 4–7 October 2004, Správa NP a CHKO Šumava: 270–274 (in Czech).
- MAYER P., ABS C. & FISCHER A., 2004: Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian Forest – key factors and relevance for forest dynamics. *Forest Ecology and Management*, 188: 279–289.
- MÍČAL I., 1983: Dynamika přírodního lesa I–VI [Natural forest dynamics I–VI]. *Živa*, 31 (69): 8–13, 48–53, 85–88, 128–133, 163–168, 233–238 (in Czech).
- MOTTA R., 2003: Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 181: 139–150.
- NEUHÄUSLOVÁ Z. & ELTSOVÁ V., 2003: Climax spruce forests in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 9: 81–104.
- NILSSON U., GEMMEL P., JOHANSSON U., KARLSSON M. & WELANDER T., 2002: Natural regeneration of Norway spruce, Scot pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 161: 133–145.
- OHLSON M. & ZACKRISSON O., 1992: Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 22: 1869–1877.
- PLÍVA K., 1991: *Funkčně integrované lesní hospodářství, I. díl [Functionally integrated forestry, Volume I]*. Ústav pro hospodářskou úpravu lešů, Brandýs nad Labem, 263 pp. (in Czech).
- RAMMIG A., FAHSE L., BUGMANN H. & BEBI P., 2006: Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 222: 123–136.
- SIMARD M.J., BERGERON Y. & SIROIS L., 2003: Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 672–681.
- SCHÖNENBERGER W., 2002: Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first 10 years after the 1990 storm Vivian. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 61–80.
- STREIT K., WUNDER J. & BRANG P., 2009: Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 257: 1902–1909.
- ŠVOBODA M., 2005: 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).
- ŠVOBODA M., 2007: Les ve druhé zóně v oblasti Trojmezny není hospodářskou smrčínou: změní se management dřeva než vznikne rozsáhlá asanovaná plocha? [The origin of the forest in the second zone next to Trojmezna old-growth forest is natural: does the management change before it will be cut down?]. *Silva Gabreta*, 13: 1–18 (in Czech).

- SVOBODA M. & ZENÁHLÍKOVÁ J., 2009: Historický vývoj a současný stav lesních porostů v druhé zóně NP Šumava kolem „Kalamitní svážnice“ v oblasti Trojmezí [Past development and recent structure of forests stands in the Bohemian Forest National Park in the area of Trojmezí]. *Příroda*, 28: 71–122 (in Czech).
- VÁVROVÁ E., 2009: Dynamika přízemní vegetace a přirozená generativní obnova smrku ztepilého v horských smrčínách Krkonoš v období po výrazném snížení imisí SO₂ [Dynamic of ground vegetation and natural generative regeneration of Norway spruce in mountain spruce forests in the Krkonoše Mts. after a substantial reduction in SO₂ air pollution]. Ms., Ph.D. thesis, Charles University, Prague, 151 pp. (in Czech). (Library of the Institute for Environmental Studies, Charles University, Prague)
- WOHLGEMUTH T. & KULL P., 2002: Disturbance of microsites and early tree regeneration after catastrophic windthrow Vivian 1990 in Swiss mountain forests. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 17–47.
- ZIELONKA T., 2006a: Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2614–2622.
- ZIELONKA T., 2006b: When does dead wood turn into a substrate for spruce regeneration? *Journal of Vegetation Science*, 17: 739–746.

Received: 19 May 2010
Accepted: 14 January 2011