

# Retrospektivní sledování stavu smrkových ekosystémů v Národním parku Šumava

## Retrospective evaluation of Norway spruce montane forests status in the Šumava National Park

Pavel Cudlín\*, Ivo Moravec & Ewa Chmelíková

Laboratoř ekologie lesa – Ústav ekologie krajiny AV ČR,  
Na Sádkách 7, CZ-370 05 České Budějovice, Česká republika  
\*pavelcu@dale.uek.cas.cz

### Abstract

Crown structure transformation – formation of secondary shoots of different orders in successive series on damaged and/or defoliated branches, is a very sensitive indicator of retrospective Norway spruce (*Picea abies* /L./ Karst.) damage processes on the one hand, and of the subsequent regenerative processes on the other hand. Tree crowns on eight permanent research plots, situated in the Šumava National Park, were visually investigated and classified into several stages of crown structure transformation. Defoliation of primary structure, percentage of secondary shoots and stages of crown transformation provide us information about stress response history of the forest stand. Most of stands in the Šumava National Park have been submitted to mediate level of multiple stress.

**Key words:** stress response, crown transformation, secondary structure, defoliation, *Picea abies*

### ÚVOD

Za posledních třicet let bylo v rámci Evropy a Severní Ameriky učiněno velmi mnoho k odhalení příčin chřadnutí lesů (ULRICH 1994). Výzkumy prokázaly, že chřadnutí je důsledek synergického působení přírodních i antropogenních stresových faktorů (INNES 1987). Nový komplex faktorů způsobujících rozpad lesních ekosystémů nepříznivě ovlivňuje i nadále stabilitu lesních porostů nezávisle na původní příčině (KLEIN & PERKINS 1988). Mechanismus poškozování lesních dřevin probíhá jak přímým působením polutantů na asimilační orgány a kořeny rostlin, tak i nepřímým působením, například vlivem změn v komplexu půdních vlastností. Proces poškozování se liší podle typu, intenzity a délky stresového působení a jeho interakce s půdními, klimatickými a dalšími biotickými faktory. Ze všech sledovaných indikátorů, umožňujících zpětně rekonstruovat reakci horských smrkových ekosystémů na komplexní působení stresových faktorů (např. defoliace koruny, poškození jehlic, výskyt suchých větví, tvar horní části koruny, počet a poškození kořenových špiček, výskyt plodnic ektomykorrhizních hub, přirozené zmlazení, změny bylinného patra) se nejlépe osvědčila transformace struktury koruny (CUDLÍN & al. 1999). Je to způsobeno tím, že rostliny reagují na změny přírodního prostředí nebo působení stresových faktorů jak krátkodobou fyziologickou odesvou tak dlouhodobými fyziologickými, morfologickými a strukturálními změnami (DICKSON & ISEBRANDS 1991). Vzhledem ke skutečnosti, že základní charakteristikou stromů je jejich produktivita (SMITH 1981), byla jako principiální indikátor reakce stromu na synergické pů-

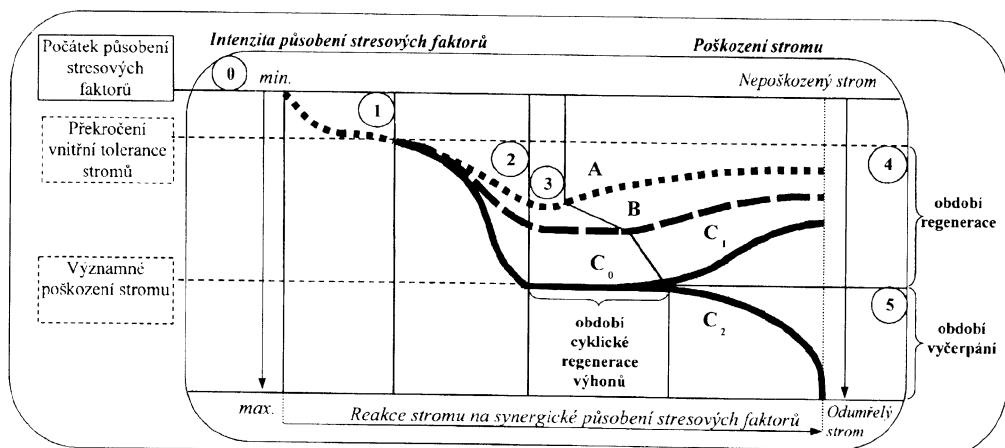
sobení stresových faktorů zvolena transformace struktury větví. K jejímu zjištění se používá měření roční produkce dřeva poškozených a regenerovaných výhonů.

V průběhu vývoje smrku dochází ke tvorbě třech typů výhonů, které se liší dobou mezi založením pupene a vyrašením výhonu. Proleptické výhony (v některých případech nazývané též sylepticke) vznikají z pupene založeného v tomtéž vegetačním období. Pravidelné (primární) výhony se tvoří z prezimujícího pupene, založeného v minulé vegetační sezóně. Náhradní neboli sekundární výhony se vytvářejí z pupenů založených přede dvěma a více lety. Základní metodou určování typu výhonu, zda se jedná o primární či sekundární, je jeho stáří vzhledem k „mateřskému dřevu“, ze kterého vyrůstá. Vizuálně se stáří hodnotí podle počtu ročních přírůstů. V případech, kdy nelze vzhledem k poškození zjistit stáří nejmladšího výhonu, určíme stáří sledovaného výhonu dendrochronologickou analýzou ročních přírůstů dřeva (CUDLÍN & al. 2001).

## RETROSPEKTIVNÍ SLEDOVÁNÍ STAVU SMRKOVÝCH EKOSYSTÉMŮ

Obdobně jako při rozlišování primární a sekundární (tvořené sekundárními výhony vyrůstajícími přímo na kmeli) koruny (GRUBER 1994), běžné u jedle i některých druhů smrku (například *Picea sitchensis* /Bong./ Carr.), jsme doporučili rozlišovat i u smrku ztepilého primární a sekundární strukturu koruny. Jde o soubor olistěných či neolistěných primárních nebo sekundárních výhonů. Transformace struktury koruny je proces, při kterém dochází k postupnému nahrazování primárních výhonů výhony sekundárními. Sekundární výhony se tvoří zvláště intenzivně při narušení rovnováhy mezi celkovým množstvím asimilačních orgánů a vnějšími (přísun fotosynteticky aktivního záření) nebo vnitřními (příjem vody a živin) podmínkami pro fotosyntetickou asimilaci. Výskyt sekundárních výhonů není specifickým symptomem imisního poškození smrku (GRUBER 1994).

Cílem naší práce bylo ověřit na několika dříve založených trvalých výzkumných plochách na území Národního parku Šumava (dále jen NP Šumava) možnosti využití vybraných indikátorů pro zjištění klíčových momentů v průběhu reakce porostu na komplexní působení stresových faktorů (překročení vnitřní tolerance stromu, významné poškození stromu, regenerace poškozovaných asimilačních orgánů) a dalšího pravděpodobného vývoje sledovaných porostů (CUDLÍN & al. 1999); Obr. 1).



Obr. 1. – Průběh reakce smrku ztepilého na působení stresových faktorů.

Fig. 1. – Stress response history reconstruction of Norway spruce under the multiple stress impact.

Rozeznáváme tři odlišné typy průběhu reakce stromu na stresové působení (viz. Obr. 1):

Typ A – došlo k překročení vnitřní tolerance stromu; během krátkého regeneračního období nahrazen poškozený asimilační aparát.

Typ B – opět dochází ke zvýšenému působení stresových faktorů; po kratším či delším období cyklické regenerace výhonů je poškozený asimilační aparát téměř nahrazen; degradační a regenerační procesy jsou v rovnováze.

Typ C – objevuje se významné poškození stromu (úplná ztráta primární struktury v produkční části koruny); po dlouhém období cyklické regenerace výhonů (C0) následuje regenerace (C1) nebo vyčerpání (C2).

V rámci průběhu reakce smrku ztepilého na synergické působení stresových faktorů rozlišujeme šest fází:

0 – Nestresovaný strom: hypotetická fáze při ideálních růstových podmínkách, velmi nízká úroveň působení stresových faktorů abiotického nebo biotického původu.

1 – Nepozorovatelné poškození: reakce stromu na buněčné úrovni, snížení obsahu chlorofylu a+b, dochází ke strukturálním a chemickým změnám u ligninu, celulózy a dalších polárních i nepolárních molekul, v jehlicích roste obsah polárních látek a snižuje se lignifikace, tuto fazu nelze vizuálně detektovat, poškození lze odhalit při analýze odraženého záření v červené oblasti spektra – „red edge index“ nebo při použití metod využívajících fluorescenci.

2 – Poškození primární struktury: tato fáze začíná při překročení vnitřní tolerance stromu, degradační procesy dočasně převažují nad procesy regeneračními, dochází ke ztrátě primární struktury a snížení obsahu chlorofylu, které se projevuje žloutnutím a reznutím jehlic, zvyšuje se defoliace primární struktury.

3 – Období cyklické regenerace výhonů: degradační procesy se nacházejí v rovnováze s procesy regeneračními, tvorba sekundárních výhonů kompenzuje poškození nebo ztrátu primární struktury.

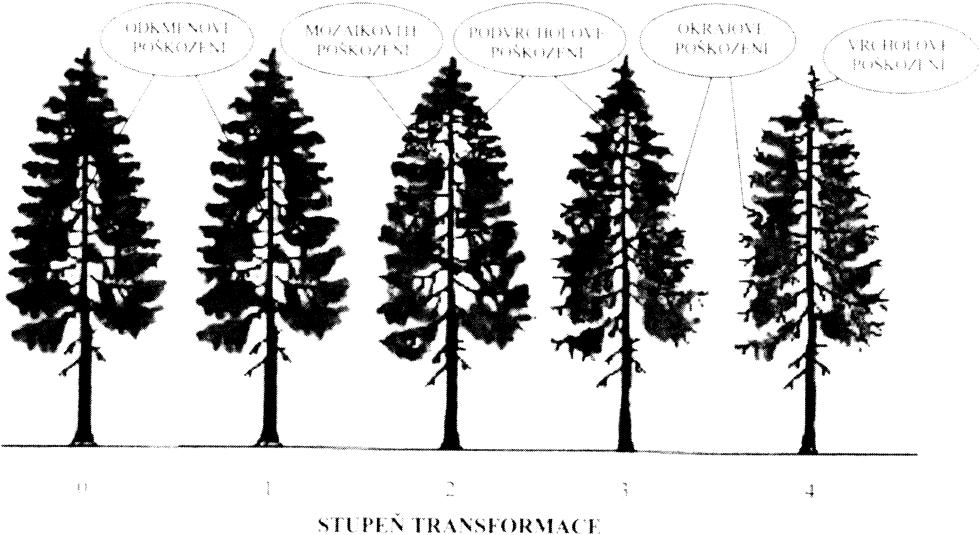
4 – Regenerace stromu: tuto fazu lze označit jako období zotavení, následně po významném poškození stromu nastupuje regenerace – regenerační procesy převládají nad degradačními, architektura koruny je obnovena tvorbou sekundárních výhonů.

5 – Vyčerpání stromu: dochází k překročení úrovně významného poškození, degradační procesy převládají na regeneračními, barevné změny jehlic a zvýšená defoliace pozorovatelé na primární i sekundární strukturu, strom je postupně vyčerpáván neustálou náhradou defoliových výhonů výhony sekundárními a nakonec hyne.

## MATERIÁL A METODY

Pro výzkum reakce smrkových ekosystémů v NP Šumava na synergické působení přírodních a antropogenních stresových faktorů jsme vybrali již dříve za jinými výzkumnými účely založené trvalé výzkumné plochy:

- Břežník → ZA 59 (Správa NP Šumava), plocha založená V. Zatloukalem pro studium přirozené obnovy ve smrkových porostech (porost silně narušený žírem lýkožrouta smrkového);
- Břežník → ZA 60 (Správa NP Šumava), plocha založená za stejným účelem jako předchozí plocha (porost odumřelý po žíru lýkožrouta smrkového, hodnoceny okolní stromy);
- Filipova huť → FH (IFER), plocha III. Úrovně monitoringu ICP-Forest;
- Javoří pila → JP (IFER), plocha III. Úrovně monitoringu ICP-Forest;
- Na ztraceném II → NZ-II (Katedra fyziologie rostlin PřF UK, Praha), plocha založená ve spolupráci s B. Rockem pro studium možností interpretace dat z DPZ;
- Smrčina → SM (Laboratoř ekologie lesa ÚEK AV ČR, České Budějovice), plocha byla založena v rámci projektu „Vliv hospodářských zásahů na změnu biologické diverzity ve zvláště chráněných územích“ (grant VAV 610/10/00);



Obr. 2. – Stupně transformace koruny smrku ztepilého.

Fig. 2. – Crown transformation stages of Norway spruce.

- Trojmezná – Ježový potok → T-JP (Laboratoř ekologie lesa ÚEK AV ČR, České Budějovice), plocha byla založena v rámci projektu „Vliv hospodářských zásahů na změnu biologické diverzity ve zvláště chráněných územích“ (grant VAV 610/10/00);
- Trojmezná – u Rakouské louky → T-RL (ÚEK AV ČR), trvalá výzkumná plocha.

Použitá metodika hodnocení transformace korun pomocí pozemního pozorování rozpracovává principy klasifikace zdravotního stavu lesa podle LESINSKY & LANDMANN (1988) a hodnocení transformace struktury vzorníkových větví, vycházející z principu „tvorby sekundárních výhonů v následných sériích“ (GRUBER 1994). Popsaná metoda je vhodná k měření účinků na základě zjišťování reakce smrkových porostů starších 40 let (autochtonních horských porostů i monokultur) na synergické působení přírodních a antropogenních stresových faktorů v posledních 20 až 40 letech podle stáří stromu.

Postupně modifikovaná metoda hodnocení stavu korun pozemním pozorováním pomocí dalekohledu byla odvozena z metodiky mezinárodního projektu ICP–Forests. Nejdříve bylo hodnoceno sociální postavení stromu a typ větvení. Koruna byla rozdělena vizuálně na tři části: horní – juvenilní část, střední – produkční část a spodní – saturační část. Juvenilní část koruny se liší od produkční jak charakterem větvení (GRUBER 1994), tak i svojí funkcí (vertikální růst koruny v konkurenci o světlo). Spodní část je většinou zastíněna a neprodukuje již tolik asimilátů jako střední, produkční část. U juvenilní části byl hodnocen její tvar podle modifikované metody Lesinského a Landmanna, u produkční části mimo jiné celková defolie, defolie primární struktury, procento sekundárních výhonů a typy poškození, podle nichž byly potom stromy na ploše zařazeny do pěti stupňů transformace koruny (Obr. 2).

Stupeň 0: mírné odkmenové nebo mozaikovité poškození u větví II. řádu, podíl sekundárních výhonů je menší než 20%.

Stupeň 1: mírné až střední odkmenové nebo mozaikovité poškození, podíl sekundárních výhonů se pohybuje mezi 20–50%.

Stupeň 2: objevuje se periferní poškození (suché konce větví I. řádu), časté podvrcholové poškození většinou v kombinaci s odkmenovým nebo mozaikovitým poškozením, podíl sekundárních výhonů 51–80%.

Stupeň 3: převládá periferní poškození, někdy vrcholové poškození, často v kombinaci s výše zmíněnými typy poškození, podíl sekundárních výhonů 81–99%.

Stupeň 4: periferní poškození u všech větví produkční části koruny, často v kombinaci s výše zmíněnými typy poškození, podíl sekundárních výhonů 100%.

Doplňkově byly hodnoceny znaky: transparency větví, žloutnutí a nekrózy jehlic, kvetení, tvorba šíšek, poškození zvěří, hmyzem a parazitickými houbami.

Podle výsledků hodnocení transformace struktury koruny byly za pomocí indikátorů uvedených v Tab. 1 odhadnutý fáze reakce osmi sledovaných horských smrkových porostů na synergické působení přírodních a antropogenních stresových faktorů v minulosti.

**Tabulka 1.** – Indikátory fází reakce porostů smrku ztepilého na působení stresových faktorů na úrovni stromu a porostu.

**Table 1.** – Indicators of critical phases at tree and forest stand level as a response of Norway spruce to multiple stress impact.

Fáze reakce na působení stresu	Indikátory	
	Na úrovni stromu	Na úrovni porostu
Překročení vnitřní tolerance	Defoliace primární struktury ≥ 50%	Více než 50% stromů s defoliací primární struktury ≥ 50%
Významné poškození asimilačního aparátu	Převládající periferní poškození u větví I. rádu (úplná defoliace primární struktury)	Více než 50% stromů s transformací koruny 3 a 4
Období cyklické regenerace výhonů	Významné poškození asimilačního aparátu, regenerační a degradační procesy v rovnováze	Významné poškození porostu, regenerační a degradační procesy v rovnováze
Vyčerpání (převládnutí degradačních procesů)	Strom vykazuje významné poškození asimilačního aparátu → celková defoliace > 35% a stupeň transformace koruny 4 (podíl sekundárních výhonů je 100%)	Významné poškození porostu → více než 50% stromů s celkovou defoliací > 35% a stupněm transformace koruny 4
Regenerace (převládnutí regeneračních procesů)	Strom vykazuje významné poškození asimilačního aparátu → celková defoliace ≤ 35% a stupeň transformace koruny 3 nebo 4 (podíl sekundárních výhonů > 80%)	Významné poškození porostu → více než 50% stromů s celkovou defoliací ≤ 35% a stupněm transformace koruny 3 nebo 4

## VÝSLEDKY A DISKUSE

Analýza transformace struktury koruny, zvláště pak zastoupení tříd celkové defoliace (odrážející současný stav stromu), defoliace primární struktury (jako parametr kumulativního poškozování asimilačního aparátu), podílu sekundárních výhonů (indikátor dlouhodobě probíhajících regeneračních procesů) a procentuální zastoupení jednotlivých stupňů transformace koruny, poskytuje velmi dobré podklady pro odhad doby trvání a intenzity defoliačních procesů v minulosti a další průběh regeneračních procesů. Průměrné hodnoty pro výše uvedené parametry jsou shrnuty v Tab. 2.

S výjimkou porostu na nejvíše položené trvalé výzkumné ploše Trojmezná – u Rakouské louky s vyšší defoliací primární struktury (68%), vysokým podílem sekundárních výhonů (59%) a nejvyšším průměrným stupněm transformace (2,2) byly ostatní porosty v minulosti jen středně zatěžovány synergickým působením přírodních a antropogenních stresových faktorů (viz Tab. 2). Defoliace primární struktury se pohybuje kolem 60% a průměrný stupeň transformace od 1,3 do 1,8. Na trvalých výzkumných plochách ve srovnatelných nadmořských výškách v Krkonoších se průměrná celková defoliace pohybuje od 40 do 54% (na

**Tabulka 2.** – Základní charakteristiky stavu korun smrků na trvalých výzkumných plochách v NP Šumava.  
**Table 2.** – The basic characteristics of Norway spruce crown status on the permanent research plots in the Šumava National Park.

Plocha	Celková defoliace		Defoliace primární struktury		Podíl sekundárních výhonů		Stupeň transformace	
	průměr	směrodatná odchylka	průměr	směrodatná odchylka	průměr	směrodatná odchylka	průměr	směrodatná odchylka
Břežník-ZA 59	39	7,0	56	11,6	42	17,3	1,5	0,6
Břežník-ZA 60	45	7,1	68	15,1	53	17,7	1,8	0,8
Filipova Huť	31	10,0	51	13,4	36	16,2	1,8	0,3
Javoří Pila	25	7,4	50	16,4	37	16,3	1,7	0,4
Na ztraceném II	25	9,4	48	17,9	35	20,2	1,3	0,6
Smrčina	39	5,2	72	15,0	55	22,0	1,7	0,7
Trojmezna u Ježového potoka	38	4,7	71	13,4	54	21,0	1,8	0,7
Trojmezna u Rakouské louky	37	12,5	68	21,4	59	24,3	2,2	0,8

**Tabulka 3.** – Průběh reakce sledovaných porostů na působení stresových faktorů na trvalých výzkumných plochách v NP Šumava.

**Table 3.** – Stress response history of Norway spruce forest stands on the permanent research plots in the Šumava National Park.

Lokalita (nadmořská výška)	Průměrný věkporostu porostu (rok)	Překročení vnitřní tolerance stromů v porostu (+/-) *	Významné poškození stromů v porostu (+/-) *	Regenerace/ koloběh výhonů/ vyčerpání	Stupeň transformace koruny podle klesajícího zastoupení
Břežník-ZA 59 (1200 m n.m.)	100	+	-	nehodnoceno	1,2,3
Břežník-ZA 60 (1220 m n.m.)	120	+	-	nehodnoceno	2,1,3
Filipova huť (1170 m n.m.)	100	+	-	nehodnoceno	1,2,3
Javoří pila (1100 m n.m.)	120	+	-	nehodnoceno	2,1,3
Na ztraceném II (1060 m n.m.)	100	+	-	nehodnoceno	1,2,3
Smrčina (1300 m n.m.)	175	+	-	nehodnoceno	1,2,3
Trojmezna u Ježového potoka (1290 m n.m.)	150	+	-	nehodnoceno	2,1,3
Trojmezna u Rakouské louky (1350 m n.m.)	150	+	- (+) **	nehodnoceno	2,3,1,4

\*) + došlo k překročení vnitřní tolerance stromů v porostu, resp. k významnému poškození stromů v porostu;  
– k překročení vnitřní tolerance stromů v porostu, resp. k významnému poškození stromů v porostu nedošlo.

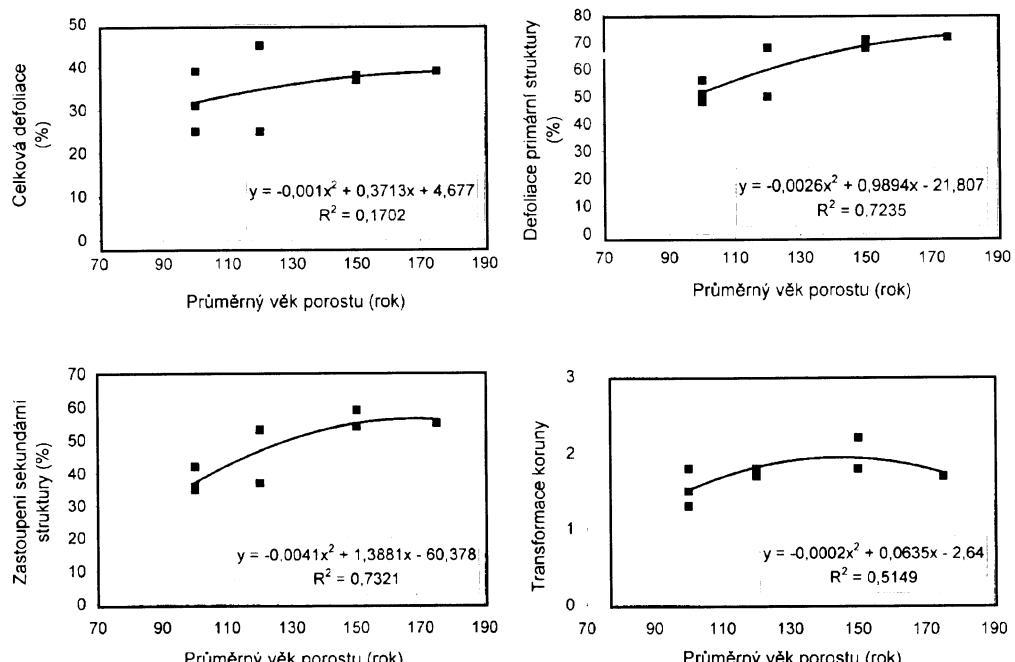
\*\*) stav porostu se blíží k hranici významného poškození stromů v porostu

Šumavě od 25 do 45%) a průměrné zastoupení sekundárních výhonů od 62 do 94% (na Šumavě od 35 do 59%).

Z procentuálního zastoupení stromů s jednotlivými stupni transformace koruny jasně vyplývá, že nejméně je transformován porost na lokalitě Na ztraceném II (Obr. 3), což je do značné míry způsobeno nižším průměrným věkem porostu i nižší nadmořskou výškou. Interpretaci hodnot celkové defoliace a transformace struktury koruny lze dobře demonstrovat na stromech na lokalitách Trojmezna – u Rakouské louky a Březník – ZA 60, které mají přibližně stejné hodnoty defoliace primární struktury a podílu sekundárních výhonů (Tab. 2). Druhý z uvedených porostů má však větší celkovou defoliaci. Ve srovnání s porostem na Trojmezne – u Rakouské louky vykazuje tento porost menší rezistenci.

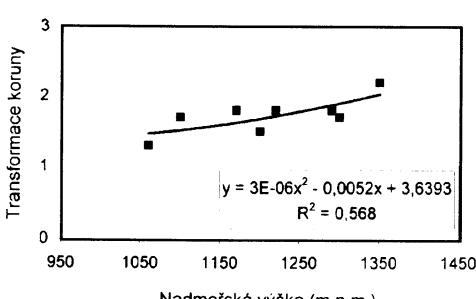
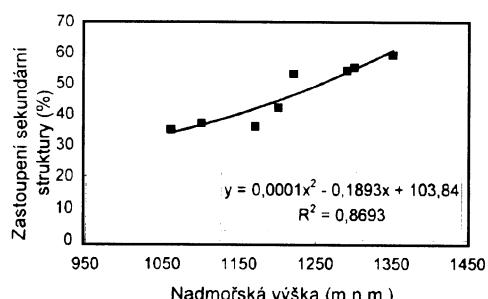
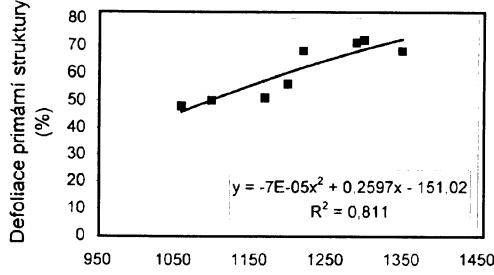
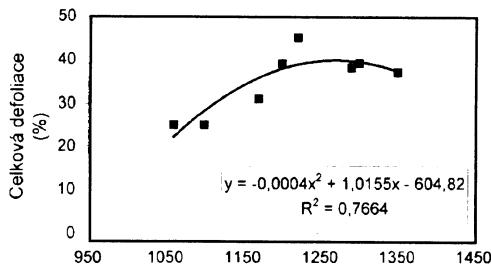
V Tab. 3 je pomocí vybraných indikátorů odhadnut retrospektivní průběh reakce horských smrkových porostů na trvalých výzkumných plochách na synergické působení přírodních a antropogenních stresových faktorů. Zatímco vnitřní tolerance porostu vůči tomuto stresovému působení je překročena na všech plochách, k významnému poškození porostu zatím nedošlo. Pouze porost na Trojmezne – Rakouské louky se blíží k hranici této fáze reakce na stresové působení. Více než 30% stromů vykazuje vyšší než 2. stupeň transformace koruny a u téměř 7% stromů, jako u jediného sledovaného porostu, byl zjištěn stupeň transformace 4.

Mezi hlavní faktory ovlivňující fenotyp stromu patří vedle daných genetických vlastností a charakteristik stanoviště (mimořádný význam má nadmořská výška) i stádium ontogenetického vývoje stromu (GRUBER 1994). Pro zjištění závislosti mezi průměrným věkem poros-



Obr. 3. – Korelační závislost mezi průměrným věkem porostů a sledovanými charakteristikami struktury koruny smrku ztepilého na trvalých výzkumných plochách v NP Šumava.

Fig. 3. – Correlation of mean forest stand age with crown structure characteristics of Norway spruce on the permanent research plots in the Šumava National Park.



Obr. 4. – Korelační závislost mezi nadmořskou výškou porostů a sledovanými charakteristikami struktury koruny smrku ztepilého na trvalých výzkumných plochách v NP Šumava.

Fig. 4. – Correlation of forest stand altitude with crown structure characteristics of Norway spruce on the permanent research plots in the Šumava National Park.

tu, případně nadmořskou výškou lokality a sledovanými charakteristikami koruny byla použita polynomiální regresní rovnice s polynomem druhého stupně. Získané údaje ukazují významnou závislost mezi všemi sledovanými charakteristikami koruny, odrážejícími intenzitu degradačních (defoliace primární struktury) nebo regeneračních procesů (zastoupení sekundární struktury, stupeň transformace koruny) a průměrným věkem porostů na sledovaných lokalitách. Mezi celkovou defoliací a průměrným věkem porostu byla závislost nevýznamná. Mezi všemi sledovanými charakteristikami koruny, včetně celkové defoliace, a nadmořskou výškou byla nalezena statisticky významná závislost (Obr. 3, 4).

## ZÁVĚRY

Transformace struktury koruny smrku ztepilého (*Picea abies* /L./ Karst.) představovaná tvorbou sekundárních výhonů v následných sériích na poškozených nebo defoliovanych větvích je velmi citlivým indikátorem vhodným pro zjištování rekonstrukce reakce stromu na synergické působení stresových faktorů. Na osmi trvalých výzkumných plochách na území Národního parku Šumava bylo provedeno pozemní vizuální hodnocení transformace korun smrku ztepilého. Na základě vizuálního hodnocení byly jednotlivé stromy zařazeny do stupňů transformace koruny. Defoliace primární struktury, procento zastoupení sekundárních výhonů a transformace koruny poskytují zásadní informaci ke klíčovým momentům z hlediska odpovědi stromu i porostu na komplexní působení stresových faktorů. Většina porostů v Národním parku Šumava byla v minulosti jen středně zatěžována synergickým působením přírodních i antropogenních stresových faktorů.

**Poděkování.** Práce, jejíž výsledky jsou zde předkládány, byla realizována s grantovou podporou projektu EU IC15–CT98–151 a MŠMT OK 389.

## LITERATURA

- CUDLÍN P., NOVOTNÝ R. & CHMELÍKOVÁ E., 1999: Studies of crown structure transformation to clarify the response of Norway spruce forest to multiple stress impact. In: *EFI Proceedings from International Workshop on Spruce Monocultures in Central Europe – Problems and Prospects*, KUIMO E., HAGER H. & KULHAVÝ J. (eds), European Forest Institute, Joensuu, Finnland, 33: 103–112.
- CUDLÍN P., NOVOTNÝ R., MORAVEC I. & CHMELÍKOVÁ E., 2001: Retrospective evaluation of the response of montane forest ecosystems to multiple stress. *Ecology (Bratislava)*, 20: 108–124.
- DICKSON P.E. & ISEBRANDS E.G., 1991: Leaves as regulators of stress response. In: *Response of plants to multiple stress*, MOONEY H.A., WINNER W.E., PELL E.J. & CHU E. (eds), Academic Press, London, pp. 4–34.
- GRUBER F., 1994: Morphology of coniferous trees: possible effects of soil acidification on the morphology of Norway spruce and silver fir. In: *Effects of acid rain on forest processes*, GODBOLD D.L. & HUTTERMANN A. (eds), Wiley–Liss, New York, pp. 265–324.
- INNES J.L., 1987: Air pollution and forestry. *Forestry Commission, Bulletin*, 70, 40 pp.
- KLEIN R.M. & PERKINS T.D., 1988: Primary and secondary causes and consequences of contemporary forest decline. *Botanical Review*, 54: 1–43.
- LESINSKY J.A. & LANDMANN G., 1985: Crown and branch malformation in conifers related to forest decline. In: *Scientific Basis of Forest Decline Symptomatology*, CAPE J.N. & MATHY P. (eds), Commission of the European Communities, Brussels, Air Pollution Research Report, 15: 92–105.
- SMITH W.H., 1981: Air pollution and forests. Springer Verlag, Berlin, 379 pp.
- ULRICH B., 1985: Process hierarchy in forest ecosystems: an integrative ecosystem theory. In: *Effects of acid rain on forest processes*, GODBOLD D.L. & HUTTERMANN A. (eds), Wiley–Liss, New York, pp. 353–397.