

## 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)

Radek Bače\*, Pavel Janda & Miroslav Svoboda

Katedra pěstování lesa, Fakulta lesnická a dřevařská, Česká zemědělská univerzita, Kamýcká 1176, CZ-16521 Praha, Česká republika

\*bace@fd.czu.cz

#### Abstract

Quantitative and qualitative features of natural regeneration co-determine a post-disturbance development of the forest stand. The aim of our study was to analyze the state of natural regeneration of Norway spruce (*Picea abies*) and rowan (*Sorbus aucuparia*) in the mountain spruce old-growth forest Trojmezí (Šumava National Park), where the bark beetle outbreak is currently in progress. The inventory of the stand, coarse woody debris, regeneration and coverage of particular plant species were analyzed on two plots (100×100 m). The height class, terminal shoot length and type of microsites were identified for all individuals of the regeneration. Mean spruce seedlings density was 4400 individuals (height <50 cm) per hectare. Saplings density was 1111 (spruce, 50–200 cm) and 254 (rowan, 30–200 cm) individuals per hectare. Spruce regeneration occurred mainly on lying logs (38%), on stumps (15%), and near the base of living mature trees or snags (22%). In addition, the rate of saplings growing on microsites of the herb species is significantly smaller than that of seedlings. Rowan has ability to establish itself in the smaller plant vegetation, but cannot do this in an area of high fern. Mature trees enable more numerous establishments of seedlings, but considerably limit their growth.

*Key words:* *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*, seedlings, saplings, light availability

#### Úvod

Obnova smrku v horských lesích bývá díky drsnějším klimatickým vlivům řídká a méně pravidelná (MÍCHAL 1983). Se stoupající nadmořskou výškou klesá intenzita a frekvence semenných roků (MENCUCINI et al. 1995). Snižuje se klíčivost smrkového semene, anebo alespoň klesá jeho energie klíčení (MÍCHAL 1983). Proto klesá hustota zmlazení smrku s nárůstem nadmořské výšky o 200 m zhruba o jeden řád ve všech stádiích dynamiky lesa (VORČÁK et al. 2006). Struktura zmlazení se stává s rostoucí nadmořskou výškou více hloučkovitou (MÍCHAL 1983). Také se výrazně snižuje rychlost růstu zmlazení a u horní hranice lesa dosahují smrky výšky 1,3 m až ve věku 40 i více let (VACEK 1981). Rovněž hustota zmlazení jeřábu klesá velmi výrazně (VORČÁK et al. 2006). Proto po intenzivních distorbancích, jakými jsou například lýkožroutem smrkovým způsobené odumření dospělých stromů nebo vichřice, mohou vznikat obavy, zda se narušené porosty obnoví a zda budou i nadále plnit

všechny své funkce. Po narušení je pak pro další vývoj lesa rozhodující jednak početnost a rozmístění před disturbancí se uchytivšího zmlazení a jednak intenzita a frekvence dopadu nových semen, jejich klíčení a uchycování v drsných horských podmínkách (RAMMIG et al. 2006).

Mezi nejčastěji zkoumané ekologické faktory s významným dopadem na výskyt a růst zmlazení v horských lesích střední Evropy patří přímé a difúzní světlo, průběh teploty a srážek během celého roku, trvání sněhové pokrývky (CUNNINGHAM et al. 2006), pokrytí jednotlivými druhy bylinného patra a s ním související tloušťka surového nadložního humusu (BAIER et al. 2007) a rozsah ostatních typů mikrostanovišť (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004, HOLEKSA et al. 2006, MOTTA et al. 2006, BAIER et al. 2007), z nichž bývá nejvýznamnější mrtvé dřevo. Prospěšnost mrtvého dřeva pro uchycení a růst semenáčků rodu *Picea* byla popsána v horských smrkových lesích střední Evropy (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004, HOLEKSA et al. 2006, VORČÁK et al. 2006), v boreálních lesích (HOFGAARD 1993), v horských smíšených lesích (BAIER et al. 2007) i v jiných typech lesů celého světa (LONSDALE et al. 2008). Podíl zmlazení rostoucího na mrtvém dřevě je většinou významný a se stoupající nadmořskou výškou se zvyšuje (JONÁŠOVÁ 2001, HOLEKSA et al. 2006). Oproti smrku souvisí výskyt jeřábu se způsobem chování ptáků z čeledi drozdovitých, kteří zajišťují distribuci jeho semen (ZYWIEC & LEDWON 2008). Zásadní vliv na zmlazování jeřábu má ovšem také konkurence bylinné vegetace (HOLEKSA & ZYWIEC 2005). Kompetiční tlak bylin je na mrtvém dřevě nižší (ZIELONKA & PIATEK 2004), proto by mrtvé dřevo mohlo být vhodným substrátem i pro zmlazování jeřábu. Po celém světě totiž byla již u desítek listnatých druhů dřevin prokázána výhodnost mrtvého dřeva pro výskyt a odrůstání zmlazení (BELLINGHAM & RICHARDSON 2006, LONSDALE et al. 2008) a navíc mají silnější vazbu ke zmlazování na mrtvém dřevě dřeviny s menšími semeny (LUSK 1995, CHRISTIE & ARMESTO 2003, MORI et al. 2004).

Při hledání vhodného managementu více či méně přirozených porostů horských smrčín panují značně rozdílné názory. Často je poukazováno na nezbytnost použití umělé obnovy (např. VICENA 2004), nebo je naopak početnost přirozené obnovy považována za dostatečnou (např. HÝNEK 2005). Je také zmiňován nedostatek mrtvého dřeva, který má za následek nižší hustotu přirozené obnovy (MOTTA et al. 2006), nebo se naopak vyskytuje názor, že mrtvé dřevo není vhodným substrátem pro zmlazení (např. VICENA 2004). Proto jsme se zaměřili na vliv mrtvého dřeva na zmlazení v přírodním lese.

Cílem naší studie bylo zjistit, jaká je hustota, druhové složení a prostorová struktura jedinců zmlazení ve vztahu k mikrostanovištím a dospělým stromům v přírodním horském smrkovém lese na Trojmezí.

## METODIKA

### Lokalita a výzkumné plochy

Zájmová oblast se nachází v jihovýchodní části Národního parku Šumava na území I. zóny Trojmezí. Průměrná roční teplota zde většinou nepřesahuje 4 °C, roční úhrn srážek přesahuje 1200 mm. Podloží tvoří světlá dvojslídlná hrubozrná žula (KOPÁČEK et al. 2001). Nejčastější půdní typ je humuso-železitý podzol, půdy jsou hlinitopísčité, skeletovité, s ostrůvky žulových monolitů (NOVÁK et al. 1999). Převažující humusová forma je hemimor, méně zastoupené jsou humimor a resimor (SVOBODA 2003).

Pod hraničním hřebenem mezi vrcholy Trojmezí a Třístoličník byly umístěny dvě čtvercové (100×100 m) trvalé výzkumné plochy (TVP1; TVP2). Plochy mají přibližně severní expozici se sklonem do 10° a střední nadmořskou výškou 1260 m (TVP1) a 1225 m (TVP2). Plochy byly umístěny na spodní části prvního a třetího transektu z práce SVOBODA & POUŠKA

(2008), kde předpokládáme, že tato část I. zóny NP nebyla významně ovlivněna lidskou činností.

Společenstvo na výzkumných plochách je tvořeno asociací *Athyrio alpestris-Piceetum*, papratková smrčina montánních poloh (NEUHÄUSLOVÁ & ELTSOVÁ 2003). Z hlediska hodnocení přirozenosti se jedná dle navržené terminologie (VRŠKA & HORT 2004) o přírodní les, tedy o les vzniklý přírodními procesy, avšak v minulosti částečně ovlivňovaný toulavou těžbou. Plochy nebyly v době měření výrazně zasaženy odumíráním dospělých stromů, které zde probíhá vlivem přemnožení lýkožrouta smrkového (HÁJEK & SVOBODA 2007).

## Sběr dat

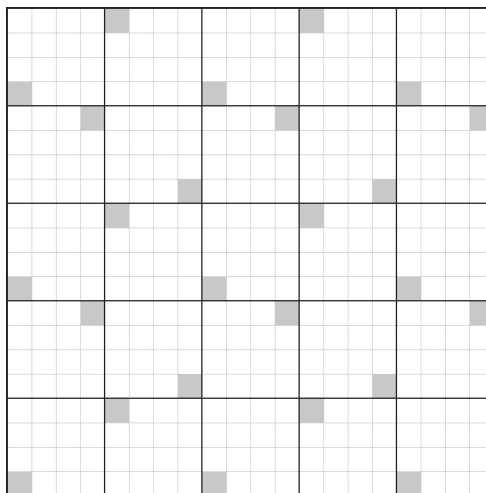
Ve druhé polovině vegetační sezóny roku 2005 byly na plochách pomocí technologie Field-Map zaměřeny pozice jedinců smrku výškové třídy 50–200 cm a jeřábu výškové třídy 30–200 cm. U každého jedince byla zaznamenána výšková třída (interval po 20 cm), typ poškození terminálního výhonu (bez poškození, zlomený či ohnutý, poškozený okusem), délka terminálního výhonu (pouze u smrku s nepoškozeným terminálním výhonem, interval po 2 cm), počet pod povrchem se oddělujícími kmínků (pouze u jeřábu) a typ mikrostanoviště, na němž jedinec rostl. Mikrostanovišť bylo vylišeno celkem 8 typů, jejich popis a určení plošné rozlohy ukazuje Tab. 1. Typ vegetace byl určen podle převládajícího rostlinného druhu v nejbližším okolí jedinců.

Na plochách byla dále vytyčena čtvercová síť o rozměrech 10×10 m. Na každém z 200 čtverců bylo na základě pokryvnosti (dominance) odhadnuto zastoupení (1) mechorostů

**Tabulka 1.** Typy mikrostanovišť.

**Table 1.** Microsite types.

Mikrostanoviště	– popis – určení % pokrytí plochy
1. Pahýl	– zbytek kmene po odlomení stojící souše nižší než 2 m; pařez – součet obsahu kruhů, představující pahýly; měřena výčetní tloušťka (DBH) pahýlů (s přesností ±0,5 mm); v případě pahýlů nižších než 1,3 m, měřena tloušťka v polovině jejich výšky
2. Ležící kmen	– ležící kmeny všech stadií rozpadu – součet obsahů lichoběžníků, představujících klády; měřena délka (s přesností ±0,05 m) a tloušťky na obou koncích (s přesností ±0,5 mm)
3. Pata	– nejbližší okolí báze kmene živého stromu či souše – součet mezikruží, představujících okolí stojících kmenů; měřena DBH (s přesností ±0,5 mm), plocha mezikruží spočtena jako rozdíl obsahů vnějšího kruhu o průměru 3,6×DBH a vnitřního o průměru 1,2×DBH
4. Hrabanka	– povrch bez vegetace, tvořený převážně ze smrkového opadu – korekce odhadovaného zastoupení povrchu bez vegetace
5. Travniny	– <i>Avenella flexouosa</i> + <i>Luzula sylvatica</i> + <i>Calamagrostis villosa</i> – korekce součtu odhadovaného zastoupení těchto druhů
6. Borůvka	– <i>Vaccinium myrtillus</i> – korekce odhadovaného zastoupení druhu
7. Mechorosty	– všechny druhy mechorostů – korekce odhadovaného zastoupení mechorostů
8. Kaprad'orosty	– <i>Athyrium distentifolium</i> + <i>Dryopteris dilatata</i> – korekce součtu odhadovaného zastoupení těchto druhů



**Obr. 1.** Rozmístění 25 ploch (5×5 m) v rámci každé TVP.  
**Fig. 1.** Sampling pattern of 25 subplots (5×5 m) in either plot.

(pouze těch, nad kterými nebylo bylinné patro), (2) všech cévnatých druhů přizemní vegetace a (3) povrchu bez vegetace. Hodnoty pokryvnosti byly zaznamenávány v procentech s přesností na 5 %. Druhy s výrazně nižší pokryvností než 5 % dostaly hodnotu 1 % či 0,1 %. Nomenklatura cévnatých rostlin je uvedena podle Klíče ke květeně ČR (KUBÁT et al. 2002). Na pravidelně rozmístěných 25 čtvercích (5×5 m) v každé ploše (Obr. 1) byl zaznamenán výskyt zmlazení smrku výškové třídy 0–50 cm. U každého jedince byla opět zaznamenána výšková třída a typ mikrostanoviště, na němž jedinec rostl.

Dále bylo náhodně vybráno na každé ploše 140 jedinců semenáčků smrku ve výškových třídách 0–5 cm, 5–10 cm, 10–15 cm, 15–20 cm, 20–30 cm, 30–40 cm, 40–50 cm (20 jedinců v každé výškové třídě) a odhadnut věk dle počtu přeslenů či jizev na kmínku po přeslenech (ZIELONKA 2006).

Na plochách byly dále zaměřeny polohy a výšky živých stromů vyšších než 2 m, polohy ležících kmenů delších než 2 m a polohy pahýlů (Tab. 1). U živých stromů vyšších než 4 m byly zaměřeny projekce korun, svislým průmětem alespoň pěti bodů, představujících okraj koruny.

### Zpracování dat

Plocha zastoupení mikrostanovišť na každém čtverci 10×10 m byla určena takto: výměra ležících kmenů, pahýlů a paty byla změřena, zbývající plocha byla rozdělena podle poměrného zastoupení ostatních mikrostanovišť (Tab. 1). Všechny ostatní druhy cévnatých rostlin (neuvedené v Tab. 1) měly celkové zastoupení pod 5 % a nebyly uvažovány jako mikrostanoviště. Rozloha jednotlivých mikrostanovišť určovala očekávanou četnost zmlazení na daném mikrostanovišti, odpovídající hypotéze, že výskyt zmlazení je na tomto stanovišti nezávislý ( $\chi^2$ -test). Hypotéza o nezávislosti počtu jedinců smrku jednotlivých mikrostanovišť na výškové třídě byla ověřena testem nezávislosti v kontingenční tabulce ( $\chi^2$ -test).

U každého jedince zmlazení smrku s nepoškozeným terminálním výhonem, rostoucího minimálně 10 m od okraje TVP, byl spočten index I, který vyjadřuje postavení jedince ke všem stromům vyšším než 10 m (dospělým stromům):

$$I = \sum_{i=1}^n \frac{1}{1 + d_i}$$

$d_i$  = vzdálenost mezi jedincem zmlazení a dospělým stromem (m);  $n$  = počet dospělých stromů. Minimální vzdálenost 10 m byla zavedena za účelem korekce okrajového efektu a byla zvolena experimentálně, když postupné odebrání krajních jedinců přestalo mít vliv na průměrnou hodnotu indexu. Jedinci, kteří rostou uprostřed porostních mezer mají index  $I$  nižší než ti, kteří rostou v blízkosti mnoha dospělých stromů. Závislost délky terminálního výhonu na indexu  $I$  byla testována lineární regresí pro obě plochy zvlášť i dohromady. Spojením dat z obou ploch byl získán větší rozsah hodnot indexu  $I$ , protože plochy měly odlišnou hustotu dospělých stromů. Na délce terminálního výhonu by se neměla významně projevat konkurence sousedních jedinců (CUNNINGHAM et al. 2006), proto lze zanedbat vliv rozdílu hustoty zmlazení mezi plochami i mezi výskytem zmlazení uprostřed porostní mezery nebo v blízkosti dospělých stromů.

## VÝSLEDKY

Hustota zmlazení byla asi 4600 ks.ha<sup>-1</sup> na TVP1 a 6400 ks.ha<sup>-1</sup> na TVP2. Smrk *Picea abies* byl nejpočetnější (TVP1: 4400 ks.ha<sup>-1</sup>; TVP2: 6100 ks.ha<sup>-1</sup>). Významněji zastoupený byl již jen jeřáb *Sorbus aucuparia*. Jeho přesný počet ve výškové třídě 30–200 cm je 239 ks.ha<sup>-1</sup> (TVP1) a 269 ks.ha<sup>-1</sup> (TVP2). Na TVP2 byl nalezen ještě jeden jedinec buku *Fagus sylvatica*, jeden jedinec břízy *Betula pendula* a jeden jedinec borovice *Pinus sylvestris*. Zmlazení smrku i jeřábu je na obou plochách rozmístěno nerovnoměrně (Obr. 2).

S postupující výškovou třídou z počátku strmě, později mírně, klesají počty zmlazení smrku na obou plochách (Obr. 3). Naopak jeřáb vytváří jednovrcholový histogram četností výškových tříd (Obr. 4) s maximem kolem 60 cm na TVP1 a 80 cm na TVP2.

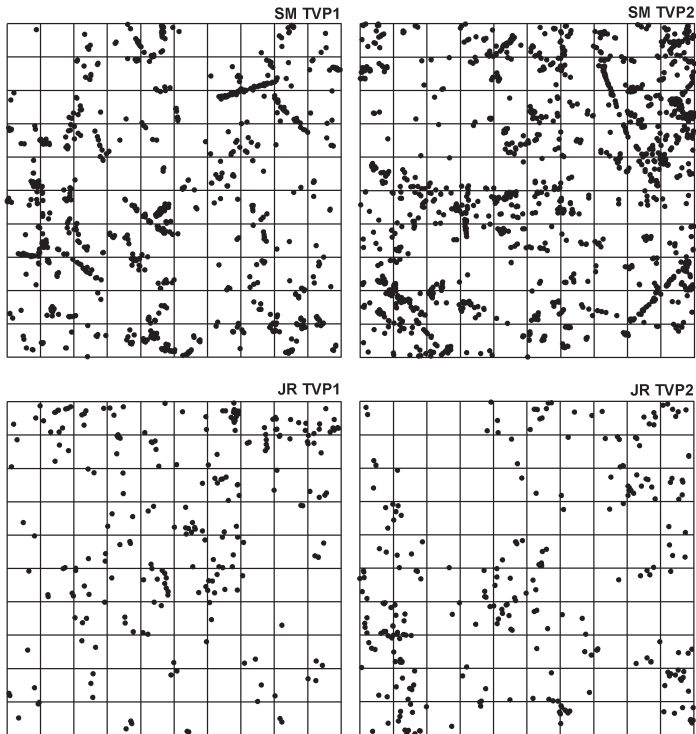
Většina jedinců smrku má nepoškozený terminální výhon (TVP1: 76,6 %; TVP2: 78,2 %). Zbýlé smrky mají z různých biotických či abiotických příčin terminální výhon ohnutý či zlomený (TVP1: 22,4 %; TVP2: 21,5 %), případně poškozený okusem (TVP1: 1 %; TVP2: 0,4 %). Naopak 92,3 % (TVP1) a 51,6 % (TVP2) jeřábů je poškozeno okusem zvěře. Na obou plochách má 49 % jeřábů více než jeden kmínek, který se odděluje pod povrchem substrátu či bylinné vegetace.

Se zvyšující se výškou jedinců zmlazení narůstá rozptyl jejich věku (Obr. 5). Průměrný věk výškové třídy 40–50 cm je 15 let na TVP1 a 13 let na TVP2.

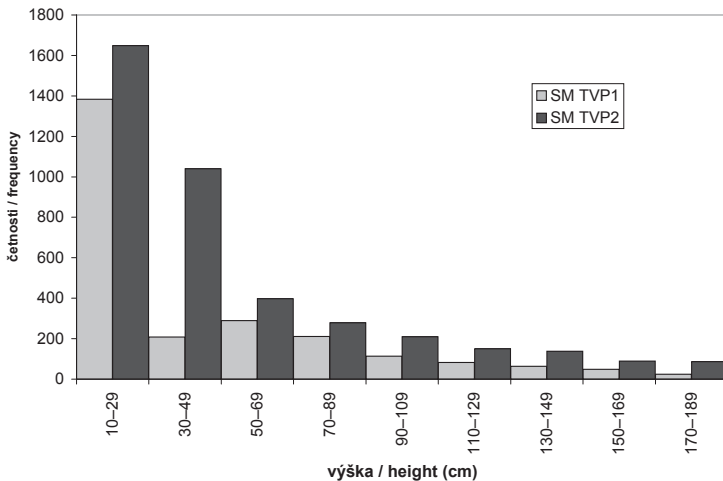
Rozptyly indexu  $I$  uvnitř jednotlivých délkových intervalů terminálních výhonů byly vysoké (Obr. 6), přesto délka terminálního výhonu na postavení k dospělým stromům podle dat z obou ploch závisí (lineární regrese:  $r = -0,43$ ;  $F = 274$ ;  $p < 0,001$ ). Na TVP1 však tato závislost prokázána nebyla ( $r = -0,01$ ;  $F = 0,06$ ;  $p = 0,804$ ), na TVP2 naopak byla ( $r = -0,29$ ;  $F = 72,8$ ;  $p < 0,001$ ). Nejkratší terminální výhony se vytvářejí v celé škále postavení jedinců zmlazení k dospělým stromům. S prodlužujícími se výhony se jedinci postupně přestávají vyskytovat v místech blízké přítomnosti dospělých stromů. Největších délek terminálních výhonů smrky dosahují již jen v osamoceném postavení (Obr. 6).

Dominantním mikrostanovištěm byly souvislé porosty kapradňorostů, zaujímající 43 % povrchu na TVP1 a 38 % na TVP2 (Tab. 2). Trávy a rostliny trávovitého vzhledu (*Avenella flexuosa* + *Luzula sylvatica* + *Calamagrostis villosa*) pokrývaly 24 % (TVP1) a 20 % (TVP2) povrchu, mechorosty 11 % (TVP1) a 14 % (TVP2). Zastoupení borůvky se lišilo mezi TVP1 (8 %) a TVP2 (14 %) nejvýrazněji. Ostatní mikrostanoviště již nepřesahovala 10 %. Vegetace je na plochách rozmístěna nerovnoměrně (Obr. 7).

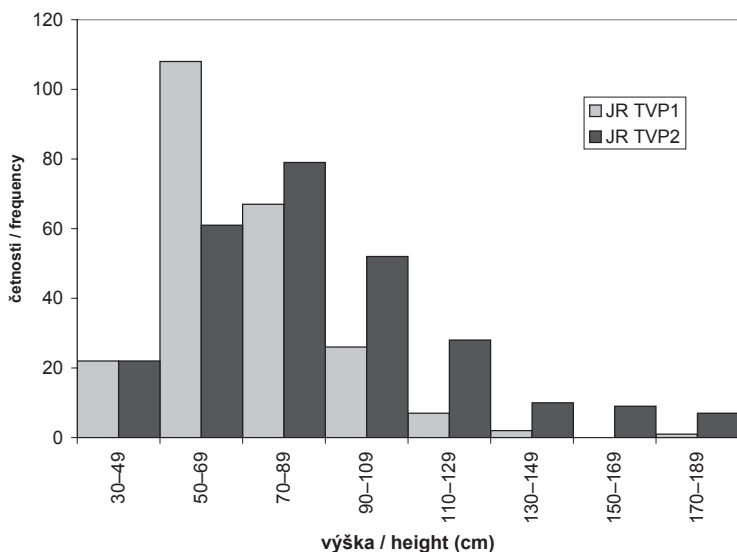
Z porovnání absolutních četností jedinců zmlazení (Tab. 2) vyplývá, že nejvíce smrku se



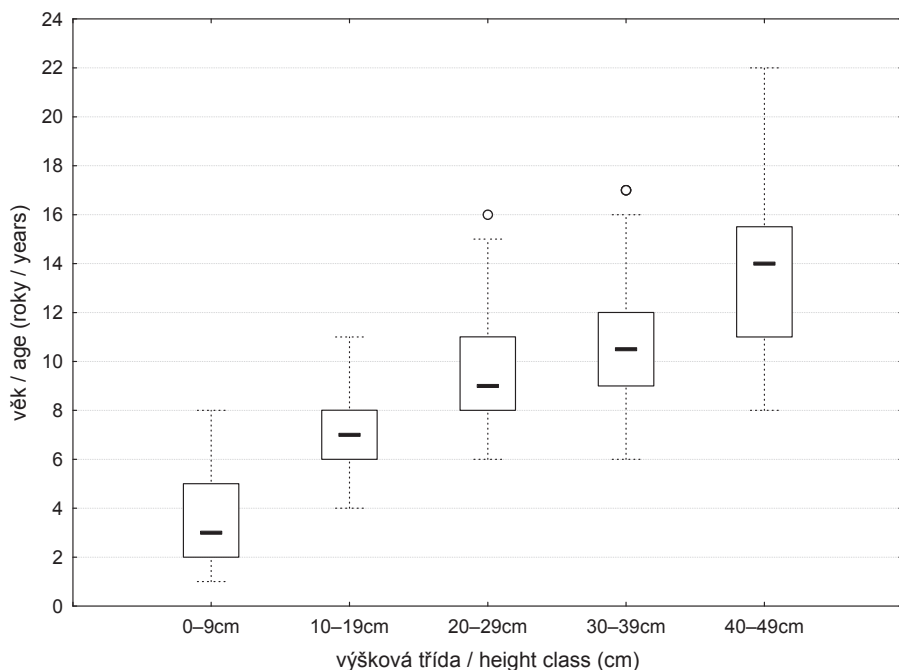
**Obr. 2.** Rozmístění obnovy smrku (výška 50–200 cm; horní čtverce) a jeřábu (výška 30–200 cm; spodní čtverce) ve čtvercových sítích 10×10 m.  
**Fig. 2.** Spatial distribution of spruce saplings (height 50–200 cm; upper plots) and rowan saplings (height 30–200 cm; bottom plots) in grids 10×10 m.



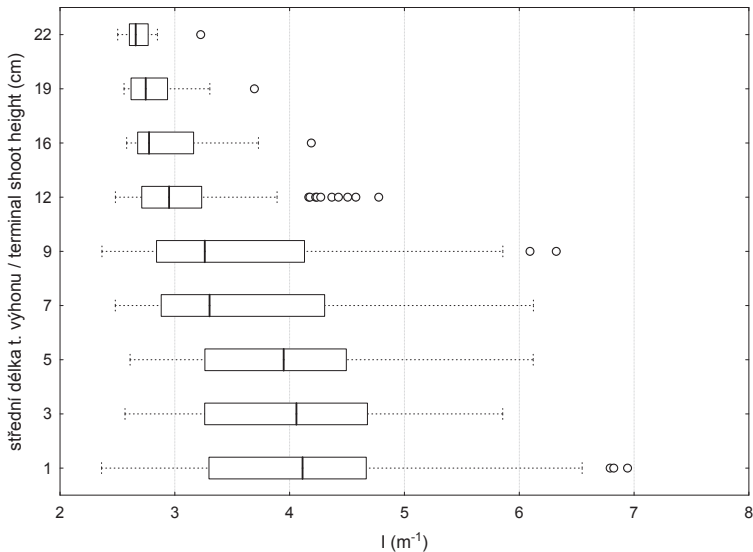
**Obr. 3.** Histogram četností výškových tříd zmlazení smrku na hektar.  
**Fig. 3.** Height distribution of spruce seedlings and saplings per ha.



**Obr. 4.** Histogram četností výškových tříd zmlazení jeřábu na hektar.  
**Fig. 4.** Height distribution of rowan saplings per ha.



**Obr. 5.** Věk zmlazení smrku podle výškových tříd na obou plochách. Křabicové diagramy zobrazují střední hodnotu, 25 % a 75 % kvantil, rozpětí a odlehlé hodnoty.  
**Fig. 5.** Spruce saplings age by height classes on both plots. Boxplots represents median, 25% and 75% quantiles, range and outliers.



**Obr. 6.** Závislost střední délky terminálního výhonu jedinců zmlazení z obou ploch na postavení k dospělým stromům vyjádřená indexem I ( $I = \sum 1/(1+d_j)$ ). Krabicové diagramy zobrazují střední hodnotu, 25 % a 75 % kvantil, rozpětí a odlehle hodnoty.

**Fig. 6.** Relationship between terminal shoot height of spruce saplings from both plots and their position to mature trees represented by index I ( $I = \sum 1/(1+d_j)$ ). Boxplots represents median, 25% and 75% quantiles, range and outliers.

vyskytuje na ležícím mrtvém dřevě, následuje mikrostanoviště pata živého stromu či souše, dále pahýl, mechorosty a borůvka. Na ostatních mikrostanovištích se již zmlazení vyskytuje sporadicky. Mrtvé dřevo a pahýly plošně nezaujímají více než 5 %, přesto se na jejich povrchu nachází více než polovina veškerého smrkového zmlazení. Oproti smrku se jeřáb vyskytuje více i na mikrostanovištích tvořených vegetací, ovšem kaprad'orosty rovněž působí na obou plochách průkazně negativně. Naopak pozitivní působení na obou plochách bylo prokázáno u mikrostanoviště pata, ležící kmen a mechorosty (Tab. 2).

Počty výskytů zmlazení smrku podle třech uvedených skupin mikrostanovišť (Obr. 8) se na obou plochách mezi jednotlivými výškovými třídami průkazně liší ( $\chi^2$ -test,  $df = 2$ ,  $p < 0,001$ ). Vyšší zmlazení se méně vyskytuje na mikrostanovištích tvořených vegetací.

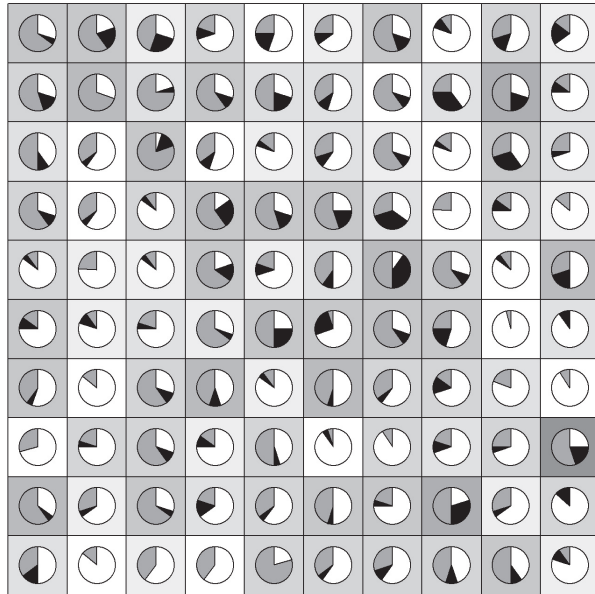
Horizontální zápoj byl 29 % na TVP1 a 23 % na TVP2. Informace o vzájemném působení jednotlivých druhů vegetace, hustoty zmlazení dřevin a zápojem horního stromového patra v jednotlivých čtvcích  $10 \times 10$  m doplňuje korelační Tab. 3. I z Obr. 7 je patrná negativní korelace zápoje a taxonu *Athyrium distentifolium*, jehož zvýšená přítomnost působí průkazně negativně na výskyt zmlazení jeřábu a na TVP2 průkazně negativně i na zmlazení smrku (Tab. 3).

## DISKUZE

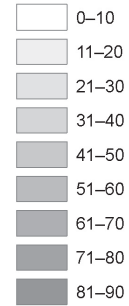
### Početnost zmlazení

Počty jedinců smrku značně přesahují minimální hodnoty, které jsou považovány za dostatečné k zachování kontinuity smrkového lesa a zapadají do rozmezí zjištěných hodnot z jiných zkoumaných horských smrčín (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004, VORČÁK et al. 2006). Naopak zjištěná hustota zmlazení jeřábu je v porovnání s ostatními smrčínami střední Evropy rela-





horizontální zápoj /  
canopy closure (%)

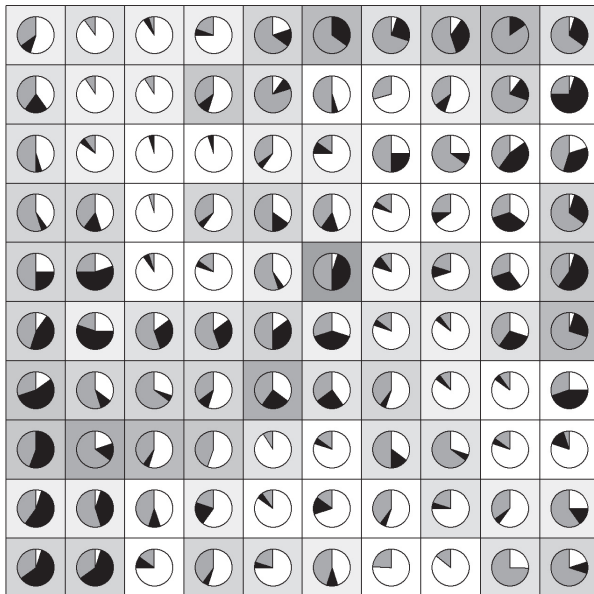
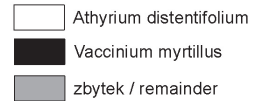


0 5 10 20 30 40 50 m



TVP1

zastoupení bylin /  
plant distribution (%)



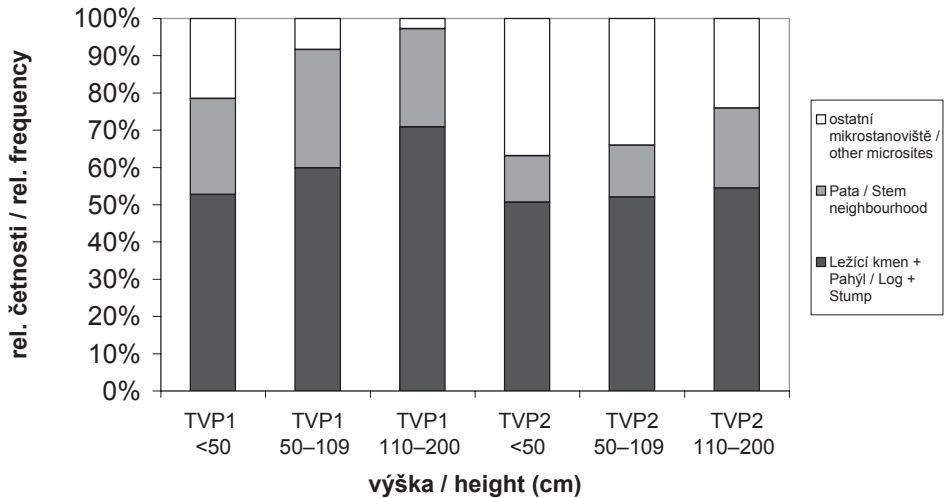
TVP2

Obr. 7. Rozmístění vegetace na plochách.  
Fig. 7. Spatial distribution of vegetation on the plots.

**Tabulka 2.** plošné zastoupení mikrostanovišť a četnosti zmlazení smrčku (50 až 200 cm) a jeřábu (30 až 200 cm) podle jednotlivých mikrostanovišť. Počet hvězdiček představuje hladinu významnosti, na které se zamítá hypotéza, že mikrostanoviště nemá vliv na relativní zastoupení zmlazení. Bez hvězdičky:  $p \geq 0,05$ ; \*  $0,01 \leq p < 0,05$ ; \*\*  $0,001 \leq p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ ; × test není možné provést pro nízký počet očekávaných hodnot.

**Table 2.** Area of microsites and spruce saplings (50 to 200 cm) frequency and rowan saplings (30 to 200 cm) frequency by microsite types. Asterisks represent statistical significance, whether microsite influence the relative number of saplings. No asterisk:  $p \geq 0,05$ ; \*  $0,01 \leq p < 0,05$ ; \*\*  $0,001 \leq p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ ; × test cannot be made (number of expected values is too low).

Mikrostanoviště / Microsite	Zastoupení / Area		Počet smrků / Number of spruces (očekávaný počet / expected number)		Počet jeřábů / Number of rowans (očekávaný počet / expected number)	
	TVP1	TVP2	TVP1	TVP2	TVP1	TVP2
Kapradřorosty / Ferns	43,4 %	37,8 %	5 (362)***	6 (524)***	4 (100)***	8 (101)***
Traviny / Grasses	23,8 %	20,1 %	11 (198)***	43 (277)***	80 (55)***	61 (54)
Mechorosty / Mosses	10,8 %	13,5 %	33 (90)***	134 (187)***	47 (25)***	48 (36)*
Borůvka / Bilberry	7,5 %	13,7 %	6 (62)***	160 (190)*	12 (17)	72 (37)***
Hrabanka / Litter	6,3 %	4,8 %	2 (52)***	78 (66)	3 (15)**	11 (13)
Pata / Stem neighbourhood	4,8 %	5,2 %	253 (40)***	230 (72)***	51 (11)***	46 (14)***
Ležící kmen / Log	3,0 %	4,4 %	381 (25)***	465 (61)***	23 (7)***	19 (12)*
Pahýl / Stump	0,4 %	0,5 %	142 (3)***	268 (7)***	11 (1)×	3 (1)×
Suma / Sum	100,0 %	100,0 %	833	1384	231	268



**Obr. 8.** Relativní četnost zmlazení smrku podle výškových tříd v závislosti na mikrostanovišti.  
**Fig. 8.** Relative spruce saplings frequency by height classes according to microsite types.

**Tabulka 3.** Korelační koeficienty mezi horizontálním zápojem, hlavními bylinami a zmlazením dřevin podle jejich zastoupení ve čtvercové síti 10×10 m. Počet hvězdiček představuje hladinu významnosti testu korelačního vztahu. Bez hvězdičky:  $p \geq 0,05$ ; \*  $0,01 \leq p < 0,05$ ; \*\*  $0,001 \leq p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

**Table 3.** Correlation coefficients between canopy closure, area of dominant herbs and trees regeneration by grid 10×10 m. Asterisks represent statistical significance of correlation. No asterisk:  $p \geq 0.05$ ; \*  $0.01 \leq p < 0.05$ ; \*\*  $0.001 \leq p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$ .

At-di	Ca-vi	Va-my	Av-fl	Lu-sy	So-au	Pi-ab	Z / C	TVP1
1	-0,47***	-0,50***	-0,56***	-0,17	-0,40***	-0,11	-0,54***	<i>Athyrium distentifolium</i>
	1	-0,09	0,08	-0,21*	0,15	0,10	0,11	<i>Calamagrostis villosa</i>
		1	0,32***	0,00	0,42***	0,16	0,38***	<i>Vaccinium myrtillus</i>
			1	0,14	0,33***	0,01	0,61***	<i>Avenella flexuosa</i>
				1	0,06	0,09	0,20*	<i>Luzula sylvatica</i>
					1	0,11	0,20*	<i>S. aucuparia</i> (30–200 cm)
						1	-0,03	<i>P. abies</i> (50–200 cm)
							1	Zápoj / Canopy
At-di	Ca-vi	Va-my	Av-fl	Lu-sy	So-au	Pi-ab	Z / C	TVP2
1	-0,26*	-0,74***	-0,61***	0,43***	-0,48***	-0,36***	-0,53***	<i>Athyrium distentifolium</i>
	1	-0,18	-0,08	-0,12	-0,01	-0,23*	0,13	<i>Calamagrostis villosa</i>
		1	0,43***	-0,45***	0,43***	0,41***	0,26*	<i>Vaccinium myrtillus</i>
			1	-0,10	0,33***	0,21*	0,36***	<i>Avenella flexuosa</i>
				1	-0,19	-0,17	-0,12	<i>Luzula sylvatica</i>
					1	0,32**	0,32**	<i>S. aucuparia</i> (30–200 cm)
						1	-0,05	<i>P. abies</i> (50–200 cm)
							1	Zápoj / Canopy

tivně nízká. Může to být způsobeno i značnou vzdáleností plodících stromů (ZYWIEC & LEDWON 2008). Na 2 ha výzkumných ploch se nacházel pouze jeden dospělý plodící jeřáb. Početnost plodících jeřábů samozřejmě ovlivňuje konkrétní fáze dynamiky lesa (ZYWIEC & LEDWON 2008). Svoji roli hraje i limitace růstu jeřábu okusem zvěře, která se zřejmě projevila i na histogramu četností výškových tříd (Obr. 4), protože okusem nejvíce trpí jeřáby v rozmezí výšek 60–140 cm (MOTTA 2003).

### **Vliv mikrostanoviště**

Ležící kmeny a pahýly pokrývaly 4,15 % povrchu. Tato hodnota je obdobná těm, které byly zjištěny v přírodních smrkových lesích Karpat i Skandinávie (ZIELONKA & PIATEK 2004). Na mrtvém dřevě se vyskytovala více než polovina z veškerého smrkového zmlazení. Prospěšnost mrtvého dřeva pro uchycení a růst stromů byla prokázána pro řadu druhů z celého světa (LONSDALE et al. 2008). Hlavní příčinou tohoto jevu je kompetice bylin a mechorostů na povrchu půdy (HARMON & FRANKLIN 1989). Na nově spadlých kmenech je konkurenční tlak dostatečně nízký pro uchycení zmlazení. K tomu dochází z hlediska trvání rozpadu ležícího kmene relativně brzy (TAKAHASHI et al. 2000, MORI et al. 2004), zhruba 10 let od odumření stromu (ZIELONKA 2006), a často dříve, než ležící kmen plně obsadí mechorosty (ZIELONKA & PIATEK 2004, POUŠKA 2005). S postupujícím rozkladem ležícího kmene se počty jedinců na něm rostoucích zvyšují. U nejpokročilejších stadií rozkladu, vlivem vnitrodruhovú konkurence a konkurence ostatní vegetace, jsou počty jedinců již nižší (MORI et al. 2004, ZIELONKA 2006). Nicméně stále nedochází k zamezování uchycování nových jedinců v takové míře, jak je tomu na povrchu půdy (ZIELONKA & PIATEK 2004). Mezi další mechanismy, které umožňují zvýšené přežívání semenáčků na dřevě, může patřit i ochrana před účinky proudící povrchové vody (VACEK 1982), kratší doba trvání sněhové pokrývky oproti okolní půdě (VACEK 1982), lepší spojení s mykorrhizními houbami (LEPŠOVÁ 2001, LONSDALE et al. 2008), příznivější nabídka živin (BRUNNER & KIMMINS 2003, BAIER et al. 2006), ochrana před patogeny vyskytujícími se v půdě nebo i ochrana proti poškození spárkatou zvěří v případě úseků s větvemi (LONSDALE et al. 2008). Podle výzkumů v subalpínských jehličnatých lesích Japonska je míra vzcházení (vyklíčení) semenáčků nezávislá na mikrostanovišti a koreluje s počtem dopadnuvších semen (MORI et al. 2004). Rozhodující je ale již první letní období po vyklíčení semene, kdy mortalita je výrazně vyšší u jedinců na povrchu půdy (MORI & MIZUMACHI 2005), především z důvodu menší přístupnosti k vláze (MORI et al. 2004, LONSDALE et al. 2008).

Je důležité zmínit, že z ploch bylo v minulosti odvezeno několik kmenů (vizuální určení původu pahýlu po uříznutí pilou) o celkové výčetní základně zhruba  $6 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$  (data nezobrazena). Kdyby tyto kmeny nebyly odvezeny, vyšla by preference zmlazení na ležících kmenech vyšší, protože by byly zřejmě v pokročilejších stadiích rozkladu, která jsou pro výskyt zmlazení vhodnější (ZIELONKA 2006).

Zjištěný rozdíl v početnosti smrkového zmlazení (více na pahýlech než na kládách) lze pravděpodobně vysvětlit skutečností, že většina pahýlů dosahuje vyšších úrovní nad terénem než je průměrná pozice ležících kmenů, které často leží například pod úrovní kapradlořostů. Dále je pahýl ve větším kontaktu s půdou a dochází zde k intenzivnější výměně látek a mikroorganismů (ZHOU et al. 2007). Navíc v případě odumření stromu z důvodu infekce dřevokaznými houbami je následně vzniklý pahýl (oproti ležícímu kmenu z něho pocházejícího) díky pokročilemu rozpadu dřeva od počátku vhodný pro uchycení a růst semene smrku. Dalším možným důvodem je snadnější udržení semen v depresích pahýlů oproti zakulacenému povrchu ležících kmenů.

Zjištěnou výhodnost paty živých stromů a souší potvrzuje také VACEK (1982). Spočívá rovněž ve vyvýšenosti tohoto stanoviště nad okolním terénem. V blízkosti kmene dříve od-

tává sniž, to zvětšuje délku vegetační doby, která je v těchto podmínkách limitující. Smrkové zmlazení přežívá u paty živého stromu pravděpodobně jen do určitého věku, poté odumírá. Jestliže ale dojde k odumření dospělého stromu, zmlazení u jeho paty využije náskoku před pozdější konkurencí vysokých bylin, které se u paty živého stromu nevyskytují, a začne rychleji odrůstat.

Z důvodu vyšší denzity (a tedy i vyšší vnitrodruhové konkurence) jedinců zmlazení na mikrostanovištích pahýl, ležící kmen a pata by se dala předpokládat vyšší mortalita jedinců na těchto mikrostanovištích. Naše výsledky to však nepotvrzují. Obr. 8 naopak naznačuje, že ostatní mikrostanoviště částečně umožňují uchycení a počáteční růst, posléze však jedinci ve větší míře odumírají. Vysvětlením tohoto může být skutečnost, že například mechorosty často rostou na vyvýšených místech – nejčastěji kamenech, které pravděpodobně nemají všechny výše zmíněné výhody mrtvého dřeva. JONÁŠOVÁ (2001) ve smrčinách NP Šumava také zjistila větší podíl nejstarších jedinců na mrtvém dřevě v porovnání s mladším, podobně jako HUSNÍK (2007). Také v horských smrčinách Polany byl podíl staršího zmlazení na dřevě dvojnásobný oproti mladšímu zmlazení (HOLEKSA et al. 2006). Naopak BRANG et al. (2003) u zmlazení *Picea engelmannii* došel k opačnému závěru. Předpokládá větší mortalitu u jedinců na mrtvém dřevě, protože jím zjištěný podíl jedinců rostoucího na mrtvém dřevě byl u mladšího zmlazení vyšší. Počty zmlazení na mikrostanovištích i počty zmlazení na mikrostanovištích podle výškových tříd ovlivňuje konkrétní fáze dynamiky lesa (KUPFERSCHMID 2006). Ovlivňuje je také samozřejmě typ dynamiky lesa, který je určován stanovištními poměry společně se vztahem intenzity, rozsahu, prostorového charakteru, frekvence a typu disturbance les postihujících (JOHNSON & MIYANISHI 2007). Na fázi dynamiky lesa například závisí typ dynamiky rozkladu mrtvého dřeva, která je řízena také teplotou a vlhkostí (ZHOU et al. 2007), které spolurozhodují o výskytu konkrétních druhů dřevokazných hub, z nichž některé jsou více a některé méně vhodné pro zmlazování smrku (LEPŠOVÁ & SVOBODA 2004, POUŠKA 2005). Zjištěnou skutečnost, že na TVP2 roste ve všech výškových kategoriích oproti TVP1 relativně více zmlazení na mikrostanovištích tvořených vegetací či hrabankou (Obr. 8), lze vysvětlit větším zastoupením borůvky i mechorostů (Tab. 2), které jsou pro zmlazování ještě poměrně vhodné.

I u jeřábu byla zjištěna jistá preference mikrostanoviště mrtvého dřeva (Tab. 2). Výzkumy po celém světě nejprve popisovaly vazbu zmlazení jehličnanů na mrtvé dřevě, později však byla prokazována a dnes je již po celém světě u desítek listnatých druhů dřevin prokázána výhodnost mrtvého dřeva pro výskyt a odrůstání zmlazení (LONSDALE et al. 2008). Výhodnost mrtvého dřeva pro zmlazování může tedy existovat zřejmě i u jeřábu. Na rozdíl od smrku, je ale jeřáb více schopen obnovy i v mechové a bylinné vegetaci, především v nižší. Ve vyšších travách (*Calamagrostis villosa*) zmlazuje jeřáb jen sporadicky a v nejvyšších kapradňorostech téměř vůbec, podobně jako v horských smrčinách západních Karpat (HOLEKSA & ZYWIEC 2005).

Výskyt jeřábu je ovlivněn nejen výskytem mikrostanoviště, ale i od smrku odlišným způsobem prostorové distribuce semen. Ta je zajišťována především ptáky, proto hustota zmlazení bývá největší v blízkém okolí bází kmenů (ZYWIEC & LEDWON 2008). Ptáci totiž často sedávají na větvích blízko hlavního kmene, přičemž preferují mohutnější stromy. Navíc průchod semen jeřábu trávícím traktem ptáků zvyšuje schopnost vyklíčení. Naše šetření toto potvrzuje, na mikrostanovišti pata se vyskytovalo jeřábu nejvíce.

### **Vliv horního stromového patra**

Počet jedinců smrku do 30 cm byl na TVP1 trojnásobkem počtu zmlazení vyššího a na TVP2 dvojnásobkem (Obr. 3). Nedaleko našich dvou TVP byl počet zmlazení do 30 cm dokonce 36× vyšší než zmlazení nad 30 cm (HUSNÍK 2007). Tato disproporce byla zjištěna

také v přírodních smrkových lesích Západních Karpat, kde dosahovala hodnot až 42 : 1 (HOLEKSA et al. 2006), a narůstá s procentem zápoje horního stromového patra.

Ze značného věku zmlazení smrku (Obr. 5), v porovnání s jedinci rostoucími na otevřených plochách (JURÁSEK & MARTINCOVÁ 2005), lze usuzovat na pomalý růst, zapříčiněný nedostatkem světla a tepla pod zápojem. Světlo a teplo jsou hlavními limitujícími faktory zmlazení v horských smrčínách (HOLEKSA et al. 2006). Proto se růst zmlazení zpomaluje se stoupající nadmořskou výškou (VACEK 1981) a zvyšujícím se zastíněním (ZIELONKA 2006). Rovněž jeřáb je schopen dlouhodobě přetrvávat pod zápojem smrkových korun. Jedinec jeřábu často vytváří další, pod povrchem se oddělující nové kmínky. Ty starší mohou později odumřít, ale jedinec žije dále (ZYWIEC & LEDWON 2008). Tato strategie dlouhodobého přetrvávání smrku i jeřábu v přítmi zápoje se pravděpodobně vyvinula z důvodu rychlého rozvoje konkurenční bylinné vegetace (zabraňující uchycování nových jedinců) po vytvoření porostní mezery (HOLEKSA 2003). Kapradňorosty mohou zastíňovat i ležící kmeny menších tloušťek a tím zamezovat odrůstání zmlazení smrku na nich. Schopností dlouhodobě setrávat pod zápojem dospělých stromů si tedy zmlazení zajišťuje náskok před ostatní vegetací. Navíc tato strategie obnovy kompenzuje vliv nepravidelnosti semenných roků, které bývají ve vyšších polohách méně četné (MENCUCINI et al. 1995). Na druhou stranu byl ve smrkových lesích také zjištěn významný podíl jedinců zmlazení, kteří se uchytili až po vytvoření maloplošných mezer (LEEMANS 1991) nebo po disturbanci větrem na větších plochách (KUU-LUVAINEIN & KALMARI 2003, RAMMIG et al. 2006) či po velkoplošném odumření horního stromového patra, způsobené lýkožroutem smrkovým (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). Oba dva způsoby obnovy lesa jsou tedy možné a často se uplatňuje jejich kombinace (RAMMIG et al. 2006).

Přes značnou variabilitu délek terminálních výhonů Obr. 6 ukazuje, že odrůstání zmlazení je i pod celkovým relativně nízkým horizontálním zápojem limitováno výskytem dospělých stromů, a tedy zřejmě přísunem světla. Délka terminálního výhonu jen slabě koreluje s množstvím dopadajícího světla, protože se v ní projevuje mnoho dalších abiotických a biotických faktorů (CUNNINGHAM et al. 2006). Neprokázanou závislost délky terminálního výhonu na indexu I na TVP1 lze vysvětlit tím, že zde není dostatečná heterogenita hustoty dospělých stromů, což má za následek úzký rozsah světelných podmínek pro přizemní patro lesa.

Jestliže zmlazení má vyšší nároky na světlo, musí dojít k výraznějšímu a rozsáhlejšímu porušení zápoje horního stromového patra, aby mohlo úspěšně dále odrůstat (MORI & TAKE-DA 2004, HOLEKSA et al. 2006). I přes stálou přítomnost zmlazení proto probíhá dorůstání jedinců do horního patra lesa v čase nespojitě, s dlouhou periodou, během které do dospělosti nedorostou téměř žádní jedinci (VACEK 1981). Tato fáze blokování odrůstání obnovy se může v přírodním horském smrkovém lese souvisle vyskytovat i na velkých plochách, dosahujících až stovek hektarů (HOLEKSA et al. 2006).

Po případném odumření horního stromového patra by dorůstání jedinců následné generace mohlo být zpožděno v místech, kde chybí vhodná mikrostanoviště pro uchycování zmlazení. Proto by délka fáze obnovy mohla být dosti dlouhá i v případě, že by došlo v krátkém časovém úseku k úplnému odumření horního stromového patra. Nový porost by tak byl různověký, s věkovým rozpětím daným nejstarším přeživším stromem a zpožděním procesu obnovy v místech s nepříznivými mikrostanovišti.

## ZÁVĚRY

Hlavní závěry naší studie, zaměřené na vztah mikrostanoviště a horního stromového patra k přirozené obnově v horské papratkové smrčíně (*Athyrio alpestris-Piceetum*) jsou tyto: (1)



podíl jedinců smrku na ležících kmenech byl průměrně 38 %; (2) další dvě významná mikrostanoviště pro odrůstání jedinců smrku jsou pahýly či pařezy a nejbližší okolí kmenů dospělých stromů či souší; (3) z důvodu vazby na tato tři mikrostanoviště se zmlazení smrku vyskytuje nepravidelně hloučkovitě; (4) pod korunami dospělých stromů se více nacházejí příznivější typy vegetace pro uchycování zmlazení jeřábu i smrku; (5) přítomnost dospělých stromů omezuje odrůstání zmlazení; (6) odrůstání jeřábu je limitováno okusem zvěří.

**Poděkování.** Tento příspěvek vznikl za podpory projektu Interní grantové agentury IGA FLD CZU 200843120015 a projektu Interní grantové agentury CIGA ČZU 20074003. Třetí autor byl podpořen projekty GAAV KJB60130060, VaV MŽP SP/2d2/111/08 a MŠMT 2B06012. Děkujeme M. Starému, V. Čadovi a V. Pouskovi za pomoc s terénním měřením. Děkujeme recenzentům za podnětné připomínky. Děkujeme také Správě NP a CHKO Šumava za umožnění tohoto výzkumu.

## LITERATURA

- BAIER R., Ettl R., Hahn C. & GOTTLEIN A., 2006: Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian Limestone Alps. *Annals of Forest Science*, 63: 339–348.
- BAIER R., MEYER J. & GOTTLEIN A., 2007: Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forest of the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research*, 126: 11–22.
- BELLINGHAM P.J. & RICHARDSON S.J., 2006: Tree seedling growth and survival over 6 years across different microsites in a temperate rain forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 910–918.
- BRANG P., MORAN J., PUTTONEN P. & VYSE A., 2003: Regeneration of *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* in high-elevation forests of south-central British Columbia depends on nurse logs. *Forestry Chronicle*, 79: 273–279.
- BRUNNER A. & KIMMINS J.P., 2003: Nitrogen fixation in coarse woody debris of *Thuja plicata* and *Tsuga heterophylla* forests on northern Vancouver Island. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 1670–1682.
- CHRISTIE D.A. & ARMESTO J.J., 2003: Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloe Island, Chile. *Journal of Ecology*, 91: 776–784.
- CUNNINGHAM C., ZIMMERMANN N.E., STOECKLI V. & BUGMANN H., 2006: Growth of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in subalpine forests in Switzerland: Does spring climate matter? *Forest Ecology and Management*, 228: 19–32.
- HÁJEK F. & SVOBODA M., 2007: Vyhodnocení odumírání horského smrkového lesa na Trojmezí (NP Šumava) metodou automatizované klasifikace leteckých snímků [Assessment of bark beetle damage in the Trojmezí old-growth forest (Šumava NP) using automated classification of aerial photographs]. *Silva Gabreta*, 13: 69–81 (in Czech).
- HARMON M.E. & FRANKLIN J.F., 1989: Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 70: 48–59.
- HOFGAARD A., 1993: Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4: 601–608.
- HOLEKSA J., 2003: Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology*, 168: 57–67.
- HOLEKSA J. & ZYWIEC M., 2005: Spatial pattern of a pioneer tree seedling bank in old-growth European subalpine spruce forest. *Ekologia Bratislava*, 24: 263–276.
- 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.
- HUSNÍK A., 2007: Stand and age structure of the forest in the II. zone of the national park Bohemian forest. Ms., diploma thesis, Czech University of Life Sciences, Prague, 49 pp. (Library of CULS, Prague).
- HYNEK V., 2005: Reakce na článek „Příroda je více než kůrovec“ [Reaction to article “Nature is more than bark beetle”]. *Ochrana přírody*, 60: 118–120 (in Czech).
- JOHNSON E. A. & MIYANISHI K., 2007: *Plant disturbance ecology: the process and the response*. Academic Press, New York, 634 pp.
- JONÁŠOVÁ M., 2001: Regenerace horských smrčín na Šumavě po velkopošném napadení lýkožroutem smrkovým [Mountain spruce forests regeneration after a bark beetle outbreak in the Bohemian forest]. In: *Aktuality šumavského výzkumu*, MÁNEK J. (ed.) Sborník z konference, Srní 2.–4. dubna 2001, pp. 161–164 (in Czech).
- JONÁŠOVÁ M. & PRACH K., 2004: Central-European mountain spruce forests regeneration of tree species after a

- bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15–27.
- JURÁSEK A. & MARTINCOVÁ J., 2005: Specifika pěstování sadebního materiálu smrku ztepilého původem z horských poloh [Peculiarities of cultivating Norway spruce planting stock (*Picea abies* (L.) Karsten) originated from mountain localities]. *Zprávy z lesnického výzkumu*, 1: 18–23 (in Czech).
- KOPÁČEK J., HEJZLAR J., KAŇA J. & PORCAL P., 2001: Faktory ovlivňující chemismus šumavských jezer [Factors with influence on the chemistry of the Šumava lakes]. In: *Aktuality šumavského výzkumu*, MÁNEK J. (ed.) Sborník z konference, Srní 2.–4. dubna 2001, pp. 63–66 (in Czech).
- KUBÁT K., HROUDA L., CHRTEK J. JUN., KAPLAN Z., KIRSCHNER J. & ŠTĚPÁNEK J. (eds), 2002: *Klíč ke květeně České republiky* [Key to the flora of the Czech Republic]. Academia, Praha, 927 pp. (in Czech).
- KUPFFERSCHMID A.D., BRANG P., SCHONENBERGER W. & BUGMANN H., 2006: Predicting tree regeneration in *Picea abies* snag stands. *European Journal of Forest Research*, 125: 163–179.
- KUULUVAINEN T. & 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.
- LEEMANS R., 1991: Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio*, 93: 157–165.
- LEPŠOVÁ A., 2001: Význam ekatomykorhiz v přirozené obnově smrku na lokalitách s různým dopadem po žíru kůrovce [Importance of ectomycorrhiza for natural regeneration on localities with different impact after bark beetle outbreak]. In: *Aktuality šumavského výzkumu*, MÁNEK J. (ed.) Sborník z konference, Srní 2.–4. dubna 2001, pp. 138–142 (in Czech).
- LEPŠOVÁ A. & SVOBODA M., 2004: Kvantitativní charakteristiky tlejícího dřeva a význam hub při jeho rozkladu ve smrkovém horském lese v oblasti Trojmezí, NP Šumava [Quantitative characteristics of decaying wood and importance of fungi in process of decomposition in mountain spruce forest, Trojmezí region, Šumava NP]. In: *Aktuality šumavského výzkumu II*, DVOŘÁK L. & ŠUSTR P. (eds) Sborník z konference, Srní 4.–7. října 2004, pp. 280–287 (in Czech).
- 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.
- LUSK C.H., 1995: Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain-forest. *Journal of Vegetation Science*, 6: 249–256.
- MENCUCCINI M., PIUSSI P. & SULLI A. Z., 1995: 30 years of seed production in a sub-alpine norway spruce forest – patterns of temporal and spatial variation. *Forest Ecology and Management*, 76: 109–125.
- MÍČAL I., 1983: Dynamika přírodního lesa I–VI [Natural forest dynamics]. *Živa*, 83: 8–13, 48–53, 85–88, 128–133, 163–168, 233–238 (in Czech).
- MORI A. & MIZUMACHI E., 2005: Season and substrate effects on the first-year establishment of current-year seedlings of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 210: 461–467.
- MORI A., MIZUMACHI E., OSONO T. & DOY I., 2004: Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 196: 287–297.
- MORI A. & TAKEDA H., 2004: Effects of undisturbed canopy structure on population structure and species coexistence in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 200: 89–100.
- 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.
- MOTTA R., BERRETTI R., LINGUA E. & PIUSSI P., 2006: Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 235: 155–163.
- NEUHÁŠLOVÁ Z. & ELTSOVÁ V., 2003: Climax spruce forests in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 9: 81–104.
- NOVÁK F., KALOUSKOVÁ N., MACHOVIČ V. & BRUS J., 1999: Složení a struktura fulvokyselin horizontu B podzolové půdy z Trojmezí (Šumava) [Composition and structure of fulvic acids from B-horizon of ferro-humic podzol in Trojmezí (Šumava Mountains)]. *Journal of Forest Science*, 45: 554–565 (in Czech).
- POUSKA V., 2005: Tlející dřevo smrku a výskyt hub na Trojmezí hoře na Šumavě [Decaying wood of spruce and the occurrence of fungi at the Trojmezí Mt. in the Bohemian Forest]. Ms., diploma thesis, University of South Bohemia, 53 pp. (Společná knihovna Biologického centra AV ČR a Přírodovědecké fakulty JU) (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.
- SVOBODA M., 2003: Biological activity, nitrogen dynamics, and chemical characteristics of the Norway spruce forest soils in the National Park Šumava (Bohemian Forest). *Journal of Forest Science*, 49: 302–312.
- SVOBODA M. & 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.
- TAKAHASHI M., SAKAI Y., OOTOMO R. & SHIOZAKI M., 2000: Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea-Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Canadian*



- Journal of Forest Research*, 30: 1148–1155.
- VACEK S., 1981: Věková struktura autochtonní horské smrčiny v Krkonoších [Age structure of autochthonous Norway spruce stands in Krkonoše Mts]. *Lesnictví*, 27: 213–228 (in Czech).
- VACEK S., 1982: Ekologické aspekty dekompozice biomasy v autochtonních ochranných smrčínách [Ecological aspects of dead wood decomposition in autochthonous Norway spruce stand]. *Zprávy lesnického výzkumu*, 27: 5–11 (in Czech).
- VICENA I., 2004: Příroda je více než kůrovec [Nature is more than bark beetle]. *Ochrana přírody*, 60: 115–117 (in Czech).
- VORČÁK J., MERGANIČ J. & SANIGA M., 2006: Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. *Journal of Forest Science*, 52: 399–409.
- VRŠKA T. & HORT L., 2004: Zásady názvosloví při hodnocení „přirozenosti“ lesních porostů, návrh na ustálení terminologie [Nomenclature for classification of forest naturalness, suggestion for standardization of terminology]. VÚKOZ, v.v.i., Oddělení ekologie lesa. Dostupné z <[http://www.pralesy.cz/vstupniinfo\\_.php?id=5976](http://www.pralesy.cz/vstupniinfo_.php?id=5976)> (in Czech).
- ZHOU L., DAI L., GU H. & ZHONG L., 2007: Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research*, 18: 48–54.
- ZIELONKA T. & PIATEK G., 2004: The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecology*, 172: 63–72.
- ZIELONKA T., 2006: When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17: 739–746.
- ZYWIEC 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: 12 August 2008  
Accepted: 13 November 2008

