

## Monitoring zmlazení dřevin v bezzásahovém území Národního parku Šumava

### Monitoring of tree regeneration in non-intervention area of Šumava National park

Pavla Čížková\*, Jaroslav Červenka, Pavel Hubený

Národní park Šumava, 1. máje 260, CZ-385 01 Vimperk, Česká republika

\* pavla.cizkova@npsumava.cz

#### Abstract

Large protected areas as national parks are the best chance to monitor development of natural regeneration process after natural disturbances. We established 1079 circular permanent research plots (500 m<sup>2</sup>) in a non-intervention area of Šumava National Park between 2009–2018. The average density of all saplings (height ≥10 cm; diameter <7 cm) was 6 323 individuals per ha. Only less than 4% of plots were without any regeneration. Dominant tree species is Norway spruce (78%), followed by European beech (9%) and rowan (5%). Norway spruce is the dominant species in all altitude intervals (605–950, 951–1150, 1151–1367 m a.s.l.). The presence of mature spruce trees, dead wood and moss were positively related to spruce saplings density. On the contrary, grass vegetation and herbs presence were negatively related to spruce density. Mature beech trees, leaf litter and mineral soil presences were positively related to beech sapling density. Grass vegetation, *Vaccinium* spp. and moss were negatively related to the beech saplings density. In total 15% of all saplings were damaged, mostly by ungulates. Rowan is the most browsed species followed by birch and beech (53%, 38% and 27% resp.). Our result shows the high value of the non-interventional approach for studying natural processes.

*Key words:* natural regeneration, disturbances, Šumava National Park, non-intervention area

#### Úvod

Velkoplošné disturbance jsou hybnou silou dynamiky lesa odnepaměti. Ve střední Evropě je v současné době typickou disturbance zejména ve smrkových porostech vítr (SCHELHAAS et al. 2003) a následně gradace lýkožrouta smrkového (GRODZKI et al. 2004, WERMELINGER 2004). Obavy, že by mohlo působení těchto dvou disturbančních faktorů vést k zániku lesů a půdy už byly vyvráceny (ULANOVA 2000, ŠAMONIL et al. 2010) a v některých studiích je lýkožrout dokonce považován za klíčový druh pro biodiverzitu (MÜLLER et al. 2008, BEUDERT et al. 2015) nebo pro přirozené zmlazování smrkových lesů (JONÁŠOVÁ & PRACH 2008). Koncept, ve kterém byly disturbance považovány za nový počátek sukcese, který poté směřoval přes les přípravný a přechodný ke stanovištěm podmíněnému lesu závěrečného typu (COWLES 1899, MÍCHAL et al. 1999) je nahrazený stále více uznávanými teoriemi (SPRUGEL 1991), které předpokládají, že po disturbance se vývoj lesního ekosystému nevrací na původní

neměnnou trajektorii, ale nabízí se široká škála směrů, kterými se může dále ubírat.

Navzdory tomu, že bylo na tomto poli už mnoho uděláno, zejména v dílčích prostorově omezených studiích, stále nemáme k dispozici dostatek informací o dlouhodobém samovolném vývoji zmlazování dřevin ve velkoplošném měřítku. Neznáme hustotu zmlazení v období ponechání samovolnému vývoji jako základní informaci nezbytnou pro další sledování ekosystémů neovlivňovaných managementovými zásahy. Schopnost samovolně se zmlazovat a reagovat na rychlé změny podmínek vyvolané vichřicemi a gradacemi lýkožroutů, podmiňuje v území ponechaném samovolnému vývoji existenci lesa (ULANOVA 2000). Národní park Šumava (NPŠ) byl založen v roce 1991 na území 680 km<sup>2</sup>. V současné době je cca 28 % území (přírodní zóna) ponecháno samovolnému vývoji (ÚPSV). Otázky jestli a jak se lesy NPŠ zmlazují, se staly velmi naléhavými ihned po vyhlášení národního parku (1991), nicméně podrobnému a systematickému monitoringu se Správa NPŠ nevěnovala. Ten zahájila až v roce 2007, kdy bylo po orkánu Kyrill rozhodnuto o výrazném zvětšení ÚPSV a očekávala se gradace lýkožrouta smrkového. Právě tyto přírodní události byly impulsem pro Správu NPŠ k založení unikátního projektu „Biomonitoring lesních ekosystémů NPŠ ponechaných samovolnému vývoji“, dále Biomonitoring (ČÍŽKOVÁ et al. 2011, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2015, ČÍŽKOVÁ et al. 2017), který se zaměřuje na sledování ekosystémů, struktury lesa a přirozeného zmlazení dřevin v ÚPSV. Projektů s podobným zaměřením bylo na území NPŠ realizováno už několik, ale vždy pouze v maloplošném měřítku a obvykle jen v nejvyšších polohách národního parku. Biomonitorační síť mapuje celé území ponechané samovolnému vývoji a pokrývá významné rozpětí nadmořských výšek NPŠ. Síť je umístěna i na plochách, které nejsou lesem v obecném slova smyslu, ale jsou rovněž ponechány přírodním procesům. Žádná podobná studie zatím neexistuje. Hlavním cílem tohoto článku je popsat výsledky monitoringu zmlazení dřevin na území NP Šumava na počátku období, ve kterém byly zcela uvolněny přírodní procesy. Popisujeme stav zmlazení (kombinace přirozeného a umělého) na 1 079 monitoračních plochách změřených v letech 2009–2018. Přinášíme klíčové informace o formování budoucí generace dřevin tak, aby bylo možné s nimi v budoucnu porovnat parametry přirozeného zmlazení nastupujícího bez přímého ovlivnění řízenými zásahy. Zaměřili jsme se především na následující otázky: 1) Jaké proměnné nejvíce ovlivňují hustotu a druhovou skladbu zmlazení dřevin? 2) Jak se mění hustota a druhová skladba zmlazení v závislosti na nadmořské výšce? 3) Jaká je výšková struktura a míra poškození zmlazení nejčastěji se vyskytujících dřevin?

## **METODIKA**

### **Studované území**

Národní park Šumava se nachází na jihozápadě České republiky. Jeho jihozápadní hranice je současně státní hranicí s Rakouskem a Německem, kde sousedí s NP Bavorský les. Území NP Šumava je budováno převážně kyselými horninami, nachází se zde dvě základní geologické jednotky: moldanubikum, které je tvořeno převážně pararulami a migmatity a moldanubický pluton, který je tvořen kyselými vyvřelinami, granitoidy (LOŽEK 2001). Šumavské půdy mají převážně horský charakter, nejvýznamnějšími půdními jednotkami jsou podzol, organozem, glej, kambizem, kryptopodzol a ranker (PETRÚŠ & NEUHÄUSLOVÁ 2001).

Průměrná roční teplota naměřená na meteorologické stanici Churáňov za období 1956–1997 (1118 m n. m.) je 4,2 °C. Roční úhrn srážek roste s rostoucí nadmořskou výškou, v Nové Peci (735 m n. m.) je roční úhrn srážek v padesátiletém průměru 797 mm a na Břežníku (1167 m n. m.) 1486–1552 mm (SOFRON et al. 2001).

Zájmovým územím projektu Biomonitring jsou ekosystémy NP Šumava ponechané samovolnému vývoji o rozloze 16 400 ha. V zájmovém území se nacházejí jak pralesovité zbytky, tak první a druhé lesy po pralese, člověkem významně ovlivněné porosty, raná sukcesní stadia dřevin na nedávném bezlesí, ale i dodnes bezlesé lokality, kam se dřeviny teprve postupně vrací. Z hlediska proběhlých disturbancí je území velmi různorodé a velmi různá je i doba, která uběhla od působení disturbančních činitelů. Nejstarší plochy s odumřelým stromovým patrem se nacházejí v oblasti od Černé hory po Medvědí les (důsledek gradace lýkožroutů v polovině devadesátých let 20. století) a naopak nejnovější plochy jsou např. v oblasti Smrčiny, Alpy a zčásti i Hraničnicku, kde v současné době vrcholí gradace lýkožroutů. Z 1 079 hodnocených ploch se 3,5 % nachází ve vývratistích a polomech, na 21,2 % bylo v době měření odumřelé stromové patro po žíru lýkožroutů, 5,2 % ploch bylo na pasece po těžbě. Cílem tohoto článku není popsat rozdíly ve zmlazení podle typu disturbancí nebo aktuálního stavu porostů, ale zachycení celkového obrazu zmlazení na krajinné úrovni v území s neovlivňovanými přírodními procesy.

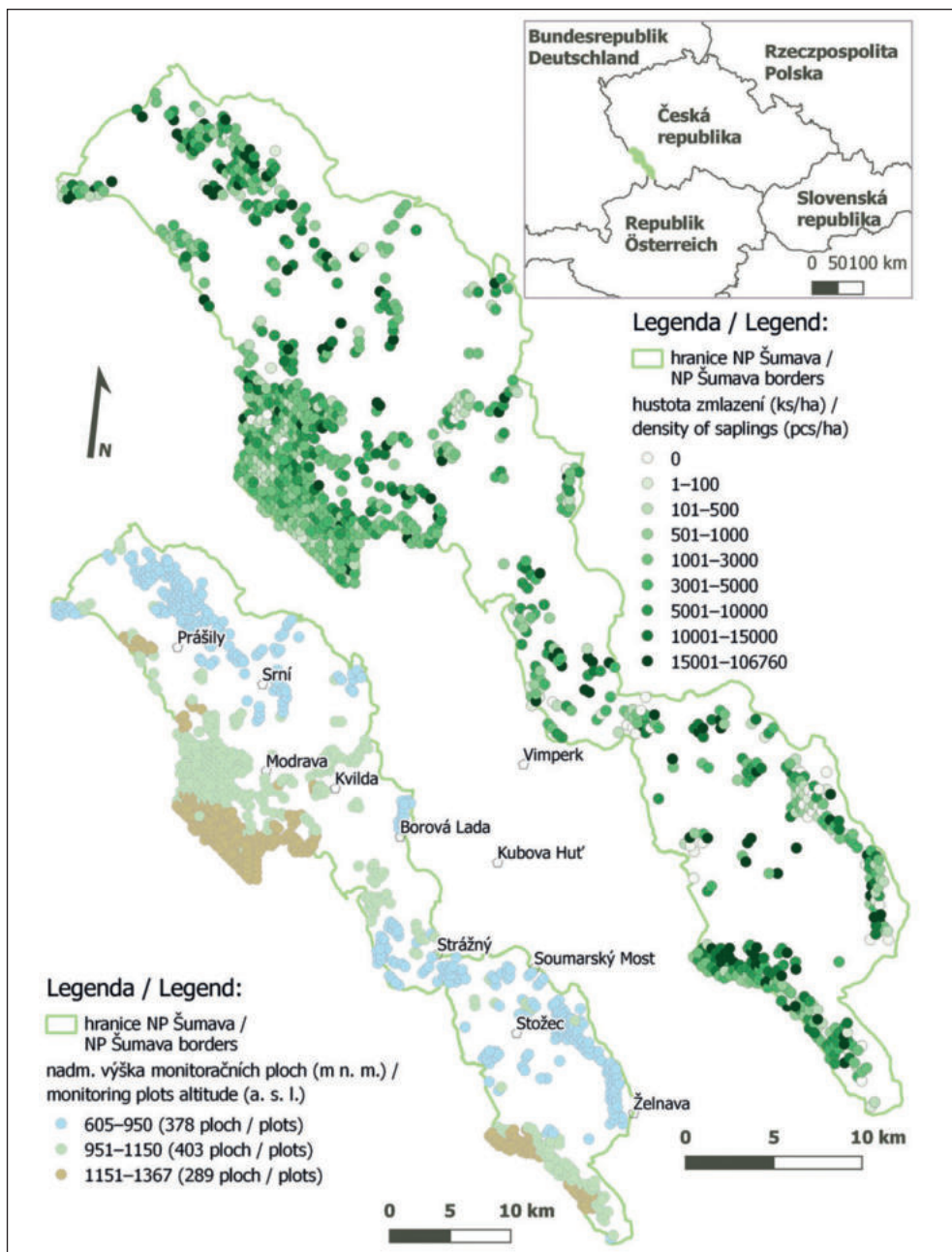
Zájmové území odpovídá vymezení dílčích ploch A, B a C dle příkazu ředitele č. 117 (NPŠ 2015). Monitorační plochy jsou nerovnoměrně rozmístěny po NP Šumava, kopírují svým umístěním ÚPSV. Dvě lokality s největší koncentrací monitoračních ploch se nacházejí na Modravských pláních a v oblasti Třístoličnicku, Plechého a Smrčiny. Přehledová mapka NP Šumava s rozmístěním monitoračních ploch je na Obr. 1. Rozpětí nadmořských výšek monitoračních ploch se pohybuje v rozmezí 605–1367 m n. m.

## Sběr dat

V průběhu 10 let (2009–2018) jsme změřili 1 079 monitoračních ploch rovnoměrně pokrývajících ÚPSV, pořadí měření jednotlivých ploch jsme určili pomocí generátoru náhodných čísel. Metodiku sběru dat popsala ZENÁHLÍKOVÁ et al. (2015). Data o hustotě a dřevinné skladbě zmlazení jsme sbírali na kruhových plochách o výměře 500 m<sup>2</sup>, podrobné informace o zmlazení jsme na každé monitorační ploše hodnotili uvnitř kruhu o poloměru 3 m, jehož střed byl umístěn 7 m na sever od středu celé monitorační plochy (500 m<sup>2</sup>).

Na celé monitorační ploše (500 m<sup>2</sup>) jsme počty jedinců zmlazení zjišťovali pro skupiny vzniklé kombinací proměnných: dřevina a výšková třída (10–20 cm; 20,1 cm výšky až DBH 69 mm).

Uvnitř kruhu o poloměru 3 m jsme u každého jedince určovali dřevinu, měřili výšku, hodnotili původ zmlazení (přirozené zmlazení, umělé zmlazení a zmlazení, jehož původ nelze rozpoznat) a zaznamenávali jsme případná poškození. Při terénním šetření jsme na základě habitatu jedince, mikrostanoviště, na kterém roste, postavení vzhledem k jiným jedincům zmlazení, hustotě zmlazení, případně na základě stáří paseky, rozhodovali, zda se jedná o jednoznačně přirozené zmlazení nebo jednoznačně umělou výsadbu nebo o zmlazení, u kterého není možné původ rozpoznat. Jako přirozené jsme zapsali všechny jedince zmlazení, kteří se nacházejí v bývalé I. zóně ochrany přírody (zonace z roku 1995), kde nebyla od vyhlášení zonace umělá obnova používána. Jako přirozené jsme označili také zmlazení, které



**Obr. 1.** Rozmístění 1079 monitoračních ploch. Na menší mapě je barevnou škálou zobrazená nadmořská výška a na větší mapě počet jedinců zmlazení na jednotlivých monitoračních plochách.

**Fig. 1.** Distribution of 1079 monitoring plots. The colours (blue, green and brown) on the smaller map show altitude and the shades of green on the bigger map show the density of saplings on each monitoring plot.

rostlo na tlejícím dřevě (pařezy po těžbě, pahýly souší, kořenové náběhy, tlející ležící kmeny); zmlazení, které rostlo ve velmi hustých skupinách; zmlazení s výškou do 20 cm; zmlazení, které bylo vyšší než 20 cm, ale rostlo uvnitř skupiny výrazně odrostlejšího zmlazení; zmlazení, které rostlo na vývratových kupách nebo ve vývratových depresích a také většinu zmlazení na plochách, kde byla hustota zmlazení velmi vysoká. Některé monitorační plochy se nacházejí v místech, která byla uměle zalesněná. Pokud nešlo jednoznačně určit, jestli se jedná o přirozenou nebo umělou obnovu, byla obnova zařazena do kategorie „původ nelze rozpoznat“. Maximální hustotu umělých výsadeb představuje součet zmlazení z umělých výsadeb a zmlazení, jehož původ jsme nebyli schopni rozpoznat. Poškození zmlazení jsme rozlišovali mechanické (např. poškození sněhem, poškození pádem stromu nebo větví na zmlazení) a 3 typy poškození způsobené zvířaty: okus terminálu, okus bočních výhonů a souhrnná kategorie pro vytloukání, loupání, ohryz.

Pro záznam informací v terénu jsme použili software Field-Map (IFER 2020).

## **Analýza dat**

Počty jedinců zmlazení jsou uvedeny v kusech na hektar. Analýzy byly provedeny s využitím softwaru R verze 3.4.2 (R CORE TEAM 2017) v prostředí R studia verze 1.1.419 (R STUDIO TEAM 2016).

Mapové výstupy byly vytvořeny v prostředí programu QGIS verze 2.14.2-Essen (Q GIS 2016).

Hodnocení závislosti zmlazení všech dřevin celkem na nadmořské výšce jsme testovali pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM) s negativně binomickým rozdělením a kanonickou link funkcí.

Při jednotlivém výběru jsme početnost zmlazení vybraných dřevin testovali v závislosti na následujících environmentálních proměnných: nadmořská výška středu monitorační plochy, sklon svahu, zápoj stromového patra, zastoupení dřeviny ve stromovém patře podle výčetní kruhové základny (pro smrk ztepilý, buk lesní, jeřáb ptačí a břízy), plocha tlejícího dřeva, pokryvnost travinného typu vegetace (Poaceae, Juncaceae, Cyperaceae), pokryvnost bylinného patra (bez travinné vegetace), pokryvnost mechorostů, pokryvnost rašeliníků, pokryvnost keřů rodu *Vaccinium*, pokryvnost borovice kleče, pokryvnost minerální půdy a pokryvnost hrabanky.

Hodnocení závislosti hustoty zmlazení smrku ztepilého na environmentálních proměnných jsme testovali pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM) s negativně binomickým rozdělením a kanonickou link funkcí. Vysvětlující proměnnou je vždy jedna proměnná, uvedeny jsou pouze proměnné, kde  $p < 0,05$ . Jednotlivé kandidátní modely byly porovnávány s pomocí Akaikeho informačního kritéria (AIC). Do modelu vstupovaly pouze signifikantní proměnné z jednotlivého výběru.

Hodnocení hustoty zmlazení zbývajících vybraných dřevin (buk lesní, jeřáb ptačí, břízy) na environmentálních proměnných jsme testovali s pomocí zobecněného lineárního modelu s poissonovou distribucí s odhadovanou nadměrnou variabilitou (quasipoisson) a kanonickou link funkcí. Vysvětlující proměnnou je vždy jedna proměnná, uvedeny jsou pouze proměnné, kde  $p < 0,05$ . Jednotlivé kandidátní modely byly porovnávány metodou postupného výběru s pomocí F-testu. Do modelu vstupovaly pouze signifikantní proměnné z jednotlivého výběru.

Data z jednotlivých ploch jsme v prostředí R studia agregovali podle příslušnosti plochy ke kategorii nadmořské výšky a dále podle výskytu jedinců zmlazení vybraných dřevin. Kategorie nadmořské výšky jsme vylíšili tři: 605–950 m n. m. (378 ploch), 951–1150 m n. m. (403 ploch) a 1151–1367 m n. m. (289 ploch). Zobrazené dřeviny jsou čtyři nejčastěji zastoupené (smrk ztepilý, buk lesní, jeřáb ptačí a břízy) a souhrnná kategorie ostatní pro dřeviny s celkovým zastoupením nepřesahujícím 2,0 %.

Hodnocení závislosti podílu jedinců buku a jeřábu poškozených okusem na hustotě zmlazení těchto dřevin jsme testovali pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM) s binomickou distribucí s odhadovanou nadměrnou variabilitou (quasibinomial) a kanonickou link funkcí.

## VÝSLEDKY A DISKUZE

### Druhov $\acute{a}$ skladba a hustota zmlazení

Celkem jsme v letech 2009–2018 spočetli 341 114 jedinců zmlazení. V druhové skladbě zmlazení jednoznačně dominuje smrk ztepilý (78,3 %), následuje buk lesní (9,0 %), jeřáb ptačí (5,0 %), břízy (2,3 %), javor klen (2,0 %), borovice blatka (0,6 %) a jedle bělokorá (0,6 %). Zastoupení všech následujících dřevin nepřekročilo 0,5 % (pořadí sestupně podle zastoupení): borovice lesní, krušina olšová, topoly, vrby, olše šedá, jasan ztepilý, borovice kleč. Zastoupení pod 0,1 % měly tyto dřeviny (pořadí sestupně podle zastoupení): javor mlč, střemcha obecná, jilm horský, třešň ptačí. Zastoupení pod 0,01 % (pořadí sestupně podle zastoupení): olše zelená, modřín opadavý, olše lepkavá, duby, hlohy a jalovec obecný. Průměrná hustota zmlazení všech dřevin je 6 323 ks/ha (SD = 9 847). Přirozené zmlazení představuje 93,1 % jedinců, umělé výsadby 0,4 % jedinců a zmlazení, u kterého nebylo možné původ rozpoznat 6,5 %. KOZEL (2020) uvádí pro celé území lesů Národního parku Šumava ve státní správě podíl umělých výsadeb na celkové hustotě zmlazení 2,5 %.

### Proměnné ovlivňující hustotu zmlazení vybraných dřevin

Naše výsledky ukazují, že početnost jedinců zmlazení smrku ztepilého signifikantně ( $p < 0,05$ ) roste s rostoucím podílem smrku ve stromovém patře, což potvrzuje i studie JONÁŠOVÉ et al. (2006). Pozitivní vliv na početnost zmlazení má dále plocha tlejícího dřeva a pokryvnost mechorostů. Prospěšnost tlejícího dřeva pro uchycení a růst semenáčků rodu *Picea* byla popsána v mnoha oblastech celého světa (LONSDALE et al. 2008). Tlející dřevo poskytuje jedincům smrku mimo jiné kompetiční výhodu oproti okolní vegetaci, vyrovnanější vláhové podmínky a v některých případech i více světla (ZIELONKA 2006b, LONSDALE et al. 2008). V subalpínském lese se na tlejícím dřevě vyskytuje v mnohých případech více jak 40 % semenáčků z celkového nalezeného počtu, kdy tento substrát zabírá pouze zlomek celkové plochy (ZIELONKA 2006a, SVOBODA et al. 2010, BAČE et al. 2011). Naše výsledky ukazují, že mrtvé dřevo pokrývá 5 % plochy monitorovaného území a vyskytuje se na něm téměř 9 % veškerého zmlazení. Mechorosty jsou obecně vhodným substrátem pro uchycování semen smrku (HANSSEN 2003, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). HARMON & FRANKLIN 1989 ve svých závěrech poukazují na schopnost smrku odrůstat v mechovém porostu mnohem lépe než ostatní dřeviny a bylinné druhy. V rašelinných a podmáčených smrčinách dosahuje mechové patro pokryvnosti i nad 70 % (KUČERA 2001). Právě na těchto stanovištích byly zjištěny jedny z nejvyšších hustot smrkového zmlazení (ČÍŽKOVÁ 2018).

**Tabulka 1.** Výsledný model, vybraný na základě Akaikeho informačního kritéria (AIC), pro odhad početnosti zmlazení smrku ztepilého obsahuje následující proměnné. Proměnné jsou uvedeny v pořadí, jak byly vybrány metodou porovnávání AIC. Sloupec deviance představuje podíl deviance vysvětlené vybranými proměnnými, resid. df je reziduální počet stupňů volnosti, coef. představuje hodnotu odhadnutých koeficientů ve výsledném modelu.

**Table 1.** The final model for estimating density of Norway spruce saplings contains the following variables (method of AIC was used). The variables are listed in the order in which they were selected by the AIC method. The deviance column represents the proportion of deviance explained by the variables of the selected variables, resid. df is the residual number of degrees of freedom, coef. represents the value of the estimated coefficients in the final model.

Dřevina / Species	Proměnná / Variable	Deviance	Resid. df	Pr(>Chi)	Coef.
<i>Picea abies</i>	(Intercept)				7,517
	Smrk ve stromovém patře / Spruce in tree layer	113,5	1077	<0,001	0,012
	Travná vegetace / Graminoids	98,6	1076	<0,001	-0,014
	Tlející dřevo / Dead wood	78,5	1075	<0,001	0,015
	Borovice kleč / Dwarf pine	45,4	1074	<0,001	-0,026
	Byliny / Herbs	6,8	1073	0,009	-0,011
	Mechorosty / Mosses	4,6	1072	0,032	0,003

Naopak počet jedinců zmlazení smrku ztepilého signifikantně klesá s rostoucí pokryvností trav a bylinného patra. Uchycování semenáčků znesnadňuje zapojený travní drn, zmlazení v něm trpí nedostatkem světla, prostoru, vody a živin (KOZLOWSKI 2002, NILSSON et al. 2002). Dalším negativním faktorem byla přítomnost borovice kleče. Na plochách s vysokou pokryvností borovice kleče se smrkové zmlazení sice vyskytuje, ale obvykle v nízkých hustotách, což je pravděpodobně způsobeno vysokou hladinou podzemní vody, malým množstvím tlejícího dřeva (LONSDALE et al. 2008) a také omezenou nabídkou vyvýšených mikrostanovišť (WILD et al. 2014), na kterých by smrk mohl úspěšně odrůstat. V klečových porostech může být dalším důvodem absence nebo nízká koncentrace rodičovských stromů (JONÁŠOVÁ et al. 2006). Finální model pro odhad počtu zmlazení smrku (Tab. 1) vysvětluje 20,4 % celkové deviance.

Početnost jedinců zmlazení buku lesního signifikantně ( $p < 0,05$ ) roste s rostoucím podílem buku ve stromovém patře, plochou hrabanky, zápojem stromového patra, sklonem svahu a podílem minerální půdy. Pozitivní závislost hustoty bukového zmlazení na podílu buku ve stromovém patře souvisí opět s dostupností diaspor. Ve studii WAGNER et al. (2010) jsou uvedeny modely šíření semen od mateřských stromů buku lesního, které ukazují, že množství semenáčků buku se rychle snižuje ve vzdálenosti 50–100 m od mateřského stromu. S rostoucím podílem smrku ve stromovém patře klesá početnost bukového a roste početnost smrkového zmlazení (ČÍŽKOVÁ et al. 2017). Buková hrabanka na 75 % monitoračních ploch s dominancí buku ve stromovém patře pokrývá 75–100 % monitorační plochy, takže na většině těchto ploch nemá buk možnost zmlazovat se na jiném substrátu než právě na hrabance (SANIGA & KRAL'OVÍČ 2009). Hluboká vrstva bukového opadu může ve srážkově slabém období negativně ovlivňovat zakořeňování velmi mladých semenáčků. Naopak tato vrstva snižováním

**Tabulka 2.** Výsledný model, vybraný metodou postupného výběru proměnných, pro odhad početnosti zmlazení buku lesního, jeřábu ptačího a bříz obsahuje proměnné, které jsou uvedeny v tabulce. Sloupec deviance představuje podíl deviance vysvětlené proměnnými vybranými metodou postupného výběru, resid. df je reziduální počet stupňů volnosti, coef. představuje hodnotu odhadnutých koeficientů ve výsledném modelu.

**Table 2.** The final model for estimating the density of European beech, Mountain ash and birch saplings contains the variables listed in the table for all variables (method of forward selection was used). The deviance column represents the proportion of deviance explained by selected variables. Resid. df is the residual number of degrees of freedom, coef. represents the value of the estimated coefficients in the final model.

Dřevina / Species	Proměnná / Variable	Deviance	Resid. df	F	Pr(>F)	Coef.
<i>Fagus sylvatica</i>	(Intercept)	3590816				7,829
	Travná vegetace / Graminoids	809410	1077	198,2	<0,001	-0,043
	Buk ve stromovém patře / Beech in tree layer	555930	1076	136,1	<0,001	0,008
	Hrabanka / Litter	216364	1075	53,0	<0,001	0,004
	<i>Vaccinium</i> spp.	239738	1074	58,7	<0,001	-0,056
	Mechorosty / Mosses	48763	1073	11,9	<0,001	-0,017
	Minerální půda / Mineral soils	17569	1072	4,3	0,038	0,020
<i>Sorbus aucuparia</i>	(Intercept)	933350				6,144
	Rašeliník / <i>Sphagnum</i> spp.	68511	1077	38,9	<0,001	-0,018
	Travná vegetace / Graminoids	34893	1076	19,8	<0,001	-0,009
	Tlející dřevo / Dead wood	21587	1075	12,3	<0,001	0,007
	Jeřáb ve stromovém patře / Rowan in tree layer	8879	1074	5,0	0,025	0,038
<i>Betula</i> sp.	(Intercept)	933350				7,042
	Rašeliník / <i>Sphagnum</i> spp.	68511	1077	38,8	<0,001	-0,019
	Nadmořská výška / Altitude	10131	1076	5,7	0,017	-0,001

výparu zabraňuje prosychání vrchních vrstev půdy a tím se snižuje mortalita starších, už uchycených jedinců zmlazení (SANIGA & KRÁLŮVIČ 2009). Pozitivní ovlivnění početnosti bukového zmlazení sklonem svahu je pravděpodobně způsobeno tím, že v rovinatém terénu se v našem zájmovém území častěji vyskytují rašelinné a podmáčené biotopy a také mělká údolí v blízkosti vodních toků, kde dochází ke kumulaci studeného vzduchu.

Naopak podle našich výsledků počet jedinců zmlazení buku lesního signifikantně klesá s rostoucí plochou travinné vegetace, keřků rodu *Vaccinium*, mechorostů a s podílem smrku ve stromovém patře. Mechorosty mají největší zastoupení v podmáčených a rašelinných biotopech, které buku nevyhovují. Trávy jsou obecně považovány za konkurenceschopnější v porovnání s ostatními rostlinnými druhy (PROVENDIER & BALANDIER 2008). V počátečních fázích vývoje mají jedinci zmlazení dřevin kořenový aparát ve stejné hloubce jako okolní travní a bylinná vegetace a tím se stávají vzájemnými konkurenty, kořenový systém dřevin teprve postupným růstem uniká konkurenčnímu působení bylinné a travinné vegetace obsazováním hlubších půdních horizontů (COLL et al. 2003, CURT & PRÉVOSTO 2003). Finální model pro odhad počtu jedinců zmlazení buku (Tab. 2) vysvětluje 52,6 % celkové deviance.



## Druhá skladba a hustota zmlazení vybraných dřevin podle nadmořské výšky

Množství jedinců zmlazení vybraných dřevin ve skupinách podle nadmořské výšky je v tabulce 3. Početnost zmlazení se výrazně neliší od hodnot popsaných v subalpínských horských lesích (HOLEKSA et al. 2007, HEURICH 2009, WINTER et al. 2017). Výsledky druhového složení a početnosti zmlazení v jižněji orientované subalpínské oblasti sousedního NP Bavorský les se shodují s našimi (HEURICH 2009). Dominuje zde smrk a vtroušeně se vyskytuje jeřáb. Relativní početnost jeřábu se zvětšuje krátce po disturbanci a po 3 letech opět klesá (ZEPPENFELD et al. 2015). Necelých 30 % zájmového území je v současné době v různých pokročilých stádiích vývoje po velkoplošných disturbancích (ZEPPENFELD et al. 2015), naše výsledky ukazují, že na 84 % ploch je hustota zmlazení vyšší než 500 jedinců na hektar (Obr. 2), což odpovídá hustotě stromového patra před disturbancí. Množství jedinců zmlazení signifikantně klesá s rostoucí nadmořskou výškou (GLM,  $p < 0,05$ ), což potvrzují i další práce (SVOBODA 1951, PIŠTA 1972, SOFRON 1981). Navzdory tomu, nejvíce ploch bez zmlazení (28) se nachází ve výškovém intervalu pod 950 m n. m., zbývajících 12 ploch je ve výškovém intervalu 950–1150 m n. m. a v nadmořských výškách nad 1150 m jsme žádnou plochu bez zmlazení dřevin nenalezli. Se stoupající nadmořskou výškou klesá hustota zmlazení smrku ztepilého (VYSKOT et al. 1981, MÍCHAL et al. 1998, HOLEKSA et al., 2007), ale roste jeho podíl ve zmlazení. Zmlazení dřevin se v různých hustotách vyskytuje na 96,3 % monitoračních ploch, zmlazení smrku ztepilého na 90,5 %, buku lesního na 25,9 %, jeřábu ptačího na 67,0 %, břízu na 30,5 % a ostatních dřevin na 45,0 % monitoračních ploch (Obr. 2). Bez zmlazení bylo pouze 3,7 % všech ploch (40 ploch). Součástí zájmového území je i primární a sekundární bezlesí, které zvyšuje podíl ploch bez zmlazení. Tyto plochy se nacházejí především na vodou ovlivněném bezlesí (38 ploch ze 40). V lesních porostech byly zaznamenány pouze 2 plochy bez zmlazení. Obr. 2 ukazuje výraznou variabilitu hustoty zmlazení, která má pozitivní vliv na biodiverzitu, např. mnoho druhů červeného seznamu je vázáno na rozvolněnější porostní zápoj (WINTER et al. 2015). Maximální zjištěný počet jedinců zmlazení je 106 760 ks/ha.

Maximální zjištěná hustota zmlazení smrku ztepilého je 88 480 ks/ha, buku lesního 46 680 ks/ha, jeřábu ptačího 10 600 ks/ha a břízu 14 040 ks/ha.

Ve zmlazení dřevin v prvních dvou intervalech nadmořských výšek (605–1150 m n. m.) dominuje smrk ztepilý, následovaný bukem lesním a jeřábem ptačím. V nejvyšším intervalu nadmořské výšky (nad 1150 m n. m.) po smrku ztepilém následuje jeřáb ptačí a buk lesní. Zastoupení jednotlivých dřevin v různých nadmořských výškách je uvedeno v tabulce 3. Smrk je nejčastější dominantou (zastoupení vyšší než 50 %) ve všech třech vylišených intervalech nadmořské výšky. Na 65 % všech monitoračních ploch smrk ve zmlazení představuje více než 75 % jedinců. Buk se ve zmlazení významněji uplatňuje pouze v rozpětí nadmořských výšek 951–1150 m n. m., kde má na Šumavě optimální podmínky, což potvrzují i naše předchozí výsledky (ČÍZKOVÁ 2017). Tabulka 4 ukazuje, na jakém podílu ploch v různých nadmořských výškách dominuje ve zmlazení (zastoupení vyšší než 50 %) některá ze čtyř nejčastěji se vyskytujících dřevin.

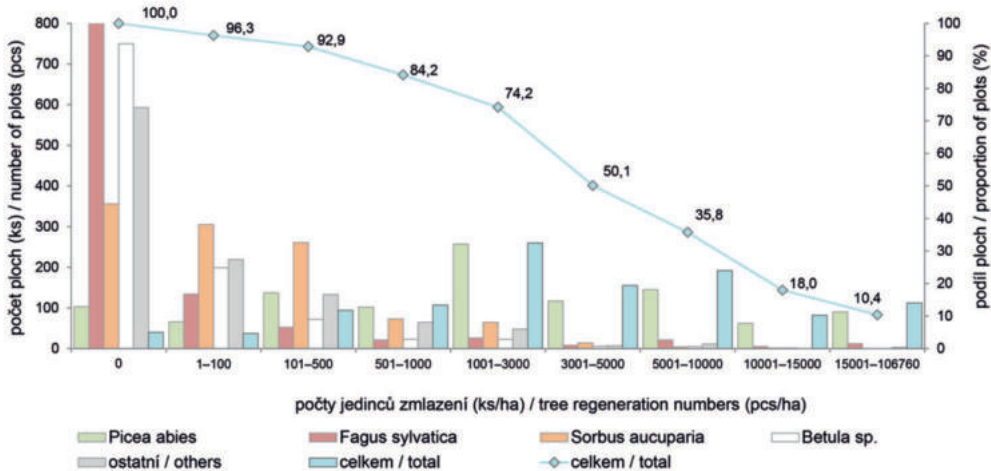
**Tabulka 3.** Počet jedinců zmlazení (ks/ha) v kategoriích podle nadmořské výšky a dřeviny.  
**Table 3.** Numbers of saplings (pcs/ha) for individual tree species in different altitude categories.

Nadm. v. / Altitude (m n. m. / a.s.l.)	Dřevina / Species	Průměr / Mean	Směrodatná odchylka / Standard deviation	Min	Medián / Median	Max	Za stoupení / Portion (%)
605–950 (378 ploch / plots)	<i>Picea abies</i>	5645	11087	0	1050	88480	74,4
	<i>Fagus sylvatica</i>	446	2315	0	0	24420	5,9
	<i>Sorbus aucuparia</i>	357	984	0	20	10600	4,7
	<i>Betula</i> sp.	361	1308	0	0	14040	4,8
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	300	2253	0	0	31660	4,0
	ostatní / others	480	1026	0	80	7440	6,3
	celkem / total	7589	11764	0	3280	88620	100,0
951–1150 (403 ploch / plots)	<i>Picea abies</i>	5077	8322	0	2280	87160	77,9
	<i>Fagus sylvatica</i>	986	4296	0	0	46680	15,1
	<i>Sorbus aucuparia</i>	275	615	0	60	5060	4,2
	<i>Betula</i> sp.	41	248	0	0	3720	0,6
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	60	523	0	0	8620	0,9
	ostatní / others	79	352	0	0	4780	1,2
	celkem / total	6518	10087	0	3460	106760	100,0
1151–1367 (289 ploch / plots)	<i>Picea abies</i>	3911	5303	0	2050	33660	87,8
	<i>Fagus sylvatica</i>	172	1255	0	0	14480	3,9
	<i>Sorbus aucuparia</i>	309	746	0	80	8920	6,9
	<i>Betula</i> sp.	22	113	0	0	1440	0,5
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	3	36	0	0	600	0,1
	ostatní / others	36	114	0	0	900	0,8
	celkem / total	4453	5739	20	2400	33700	100,0
605–1367 (1079 ploch / plots)	<i>Picea abies</i>	4954	8777	0	1880	88480	78,3
	<i>Fagus sylvatica</i>	572	3050	0	0	46680	9,0
	<i>Sorbus aucuparia</i>	313	797	0	60	10600	5,0
	<i>Betula</i> sp.	148	806	0	0	14040	2,3
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	129	1376	0	0	31660	2,0
	ostatní / others	208	677	0	0	7440	3,3
	celkem / total	6323	9847	0	3060	106760	100,0

**Tabulka 4.** Podíl monitoračních ploch (%) podle dominantní dřeviny ve zmlazení. V tabulce jsou uvedeny pouze 4 nejčastěji se vyskytující dřeviny. Vypočteno z 1039 ploch.

**Table 4.** Percentage of monitoring plots by dominant tree species in regeneration. The table shows only 4 most common tree species. Numbers were calculated from 1039 plots.

Dominantní dřevina / Dominant species	605–950 (m n. m. / a.s.l.)	951–1150 (m n. m. / a.s.l.)	1151–1367 (m n. m. / a.s.l.)	605–1367 (m n. m. / a.s.l.)
<i>Picea abies</i> (> 50 %)	55,4	82,4	93,0	76,3
<i>Picea abies</i> (50,1–75 %)	10,9	9,5	13,1	11,0
<i>Picea abies</i> (75,1–100 %)	44,6	72,9	79,9	65,4
<i>Fagus sylvatica</i> (>50 %)	4,3	11,3	2,3	6,4
<i>Sorbus aucuparia</i> (>50 %)	2,9	1,8	2,7	2,4
<i>Betula</i> sp. (>50 %)	7,4	0,8	0,3	2,9
Celkem / Total	70,0	96,2	98,3	88,0



**Obr. 2.** Rozdělení ploch podle početnosti jedinců zmlazení. Sloupce představují počty ploch, ve kterých hustota zmlazení leží uvnitř intervalů zobrazených na ose x. Body na klesající křivce ukazují, na kolika procentech ploch dosahuje hustota zmlazení všech dřevin celkem nejméně spodní hranice daného intervalu. Vypočteno z 1 079 ploch, každá o výměře 500 m<sup>2</sup>.

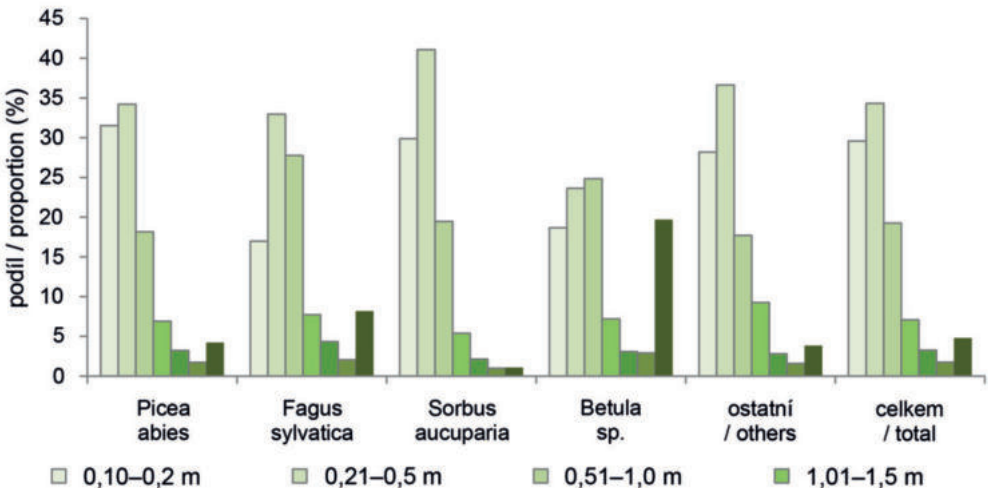
**Fig. 2.** Distribution of monitoring plots according to saplings density. Bars show number of plots, where saplings density lay inside the intervals on x axis. Points on the decreasing line show percentage of plots with a minimum density of saplings in intervals on the x axis. Counted of total 1079 plots per 500 m<sup>2</sup> every plot.

## Výšková struktura a poškození zmlazení

Nejvyšší hustota zmlazení dřevin je v prvních dvou výškových třídách (0,1–0,2 m; 0,21–0,5 m) a představuje 64 % veškerého zmlazení, u jednotlivých dřevin se tento podíl pohybuje od 42 do 71 %. Ve dvou nejvyšších výškových kategoriích (2,01–2,5 m; >2,51 m) se nachází průměrně 6,5 % jedinců všech dřevin. V kategorii nad 2 m výšky se nachází 6 % zmlazení smrku, 10 % zmlazení buku, 2 % zmlazení jeřábu, 23 % zmlazení bříz a 5 % zmlazení ostatních dřevin. Podíl jedinců zmlazení nejčastěji se vyskytujících dřevin ve výškových třídách (Obr. 3.)

Celkem bylo poškozeno (mechanicky nebo vlivem zvěře) necelých 14,6 % jedinců zmlazení, 11,4 % všech jedinců zmlazení bylo poškozeno vlivem zvěře (okus terminálu, okus bočních výhonů, vytloukání, loupání a ohryz), 3,3 % jedinců zmlazení byla poškozena mechanicky a 0,1 % jedinců zmlazení měla letorosty poškozené mrazem. Podíl poškozených jedinců zmlazení u smrku ztepilého je 6,4 % (zvěř 3,3 %), u buku lesního je poškozených 32,2 % jedinců (zvěř 27,4 %), u jeřábu ptačího je poškozených 56,5 % (zvěř 53,1 %) a u bříz je poškozených 39,2 % jedinců (zvěř 37,8 %).

Zvěř, především okus způsobující kopytníci, je považována za jeden z nejdůležitějších činitelů poškozujících zmlazení dřevin (KUPFERSCHMID et al. 2019). Zcela jednoznačně u poškození způsobeného zvěří dominuje u všech dřevin okus terminálu a okus bočních výhonů. Okus terminálu i bočních výhonů začíná v první (0,1–0,2 m) a kulminuje nejčastěji ve třetí (0,51–1,0 m) výškové třídě, pak klesá, přičemž pokles je strmější u okusu terminálního výhonu než okusu výhonů bočních. Podobnou míru poškození u jeřábu i fakt, že je nejčastěji poškozovaný okusem ve výškové třídě 0,51–1,0 m potvrzují i ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011.

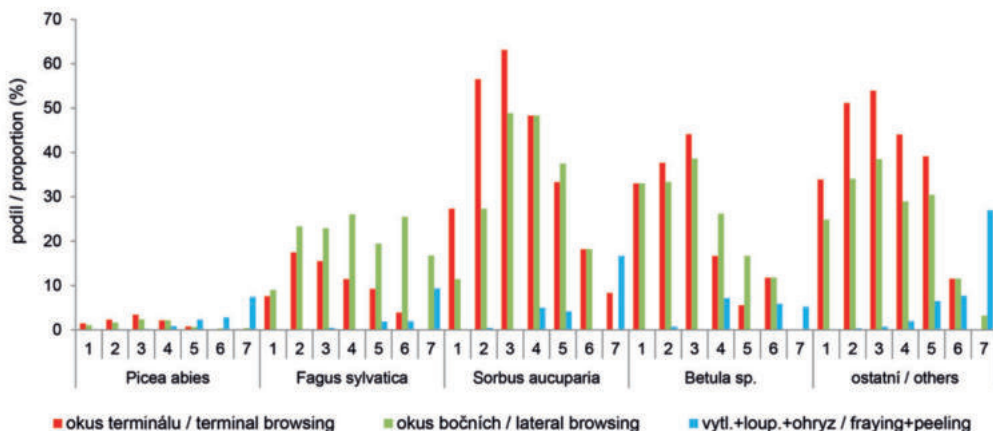


**Obr. 3.** Podíl zmlazení vybraných dřevin ve výškových třídách. Vypočteno z 1 079 ploch, každá o výměře 28,27 m<sup>2</sup>.

**Fig. 3.** Proportion of saplings in height classes of each tree species. Counted from 1 079 plots, area of each plot is 28.27 m<sup>2</sup>.

Největší poškození zmlazení vzniká ve střední výškové třídě, mezi zemí a úplným dosahem zvěře (GILL 1992). RENAUD et al. 2003 zaznamenali nejčastější okus v kohoutkové výšce zvěře (shoulder heights), což je 75 cm pro srnčí zvěř, resp. 90–130 cm pro zvěř jelení. Nejnižší a nejvyšší jedinci zmlazení mohou být relativně chráněni. Obecně mezi preferované dřeviny skoušávané spárkatou zvěří patří listnáče a jedle (GILL 1992). V našem případě byl nejvíce poškozovaný jeřáb ptačí, ten je velmi atraktivní pro spárkatou zvěř a často poškozovaný okusem terminálu (MOTTA 2003). Terminál a listy na vyšších větvích jeřábu v porovnání s listy na nižších větvích obsahují více zásobních látek a nižší obsah nestravitelné vlákniny (HEROLDOVÁ et al. 2003). Dále byla podle našich výsledků nejvíce poškozena kategorie ostatní, následovaná břizami a bukem. Smrk byl poškozován minimálně (Obr. 4). Smrk nepatří mezi chutné dřeviny, je okousávaný, pokud zdroje chutnějších dřevin byly vyčerpány nebo nejsou dostupné (MOTTA 2003).

Míra poškození buku okusem signifikantně klesá s rostoucí hustotou zmlazení buku (GLM,  $p < 0,05$ ), u jeřábu jsme podobnou závislost neprokázali. Ve srovnání s jeřábem dosahuje poškození buku okusem ve všech výškových třídách třetinových až čtvrtinových hodnot. Průměrná hustota buku a jeřábu v celém zájmovém území je uvedena v tabulce 3. Průměrná hustota pouze na plochách, na kterých se zmlazení těchto dřevin vyskytuje, je odlišná. Bukové zmlazení se vyskytuje na 26 % ploch a na těchto plochách je jeho hustota 2 212 ks/ha, tedy téměř čtyřnásobně vyšší než je průměrná hustota buku v celém zájmovém území. Naproti tomu zmlazení jeřábu se nachází na 67 % monitoračních ploch a hustota zmlazení jeřábu na plochách, kde se jeřáb skutečně vyskytuje je 467 ks/ha (pouze 1,4 krát vyšší než v celém zájmovém území). Zdá se, že buk je oproti jeřábu lokálně dostatečnou potravou



**Obr. 4.** Poškození zmlazení zvěří podle dřeviny a výškové třídy. Výškové třídy: 1 (0,1–0,2 m), 2 (0,21–0,5 m), 3 (0,51–1,0 m), 4 (1,01–1,5 m), 5 (1,51–2,0 m), 6 (2,01–2,5 m), 7 (2,5 m–DBH 69 mm). Výpočteno z 1 079 ploch, každá o výměře 28,27 m<sup>2</sup>.

**Fig. 4.** Browsing by ungulates on different tree species for each height classes: 1 (0.1–0.2 m), 2 (0.21–0.5 m), 3 (0.51–1.0 m), 4 (1.01–1.5 m), 5 (1.51–2.0 m), 6 (2.01–2.5 m), 7 (2.5 m–DBH 69 mm). Counted from 1 079 plots, area of each plot is 28.27 m<sup>2</sup>.

a proto nemusí být na všech lokalitách býložravci tak vyhledávaní, jako sice častý, ale výrazně řídkěji rostoucí jeřáb.

Vytloukání, loupání a ohryz se objevují ve čtvrté (1,01–1,5 m) až páté (1,51–2,0 m), výškové třídě a jejich podíl u všech hodnocených dřevin roste až do nejvyšší výškové třídy. Podíl různých typů poškození zvěří je zobrazen na Obr. 4.

Intenzita okusu sice koreluje s hustotou kopytníků, ale její dopad na hustotu semenáčků a jejich vývoj je pravděpodobně složitější (KUPFERSCHMID et al. 2019). Studie, které by v dlouhodobém měřítku stanovily význam poškozování zmlazení zvěří, v širokém komplexu ostatních důležitých proměnných (světelné a vláhové podmínky, průběh počasí, přítomnost /absence preferovaných mikrostanovišť, vnítrno a mezidruhová kompetice) ovlivňujících druhovou skladbu a strukturu lesa, stále chybí. Naše dosavadní výsledky však ukazují, že v zájmovém území všechny zaznamenané dřeviny jsou v současné době schopné tlaku zvěře odrůstat (Obr. 3) a že u žádné z dřevin nedochází k jejímu vymizení ve vyšších výškových třídách.

## ZÁVĚR

Projekt biomonitoring zmapoval dynamicky se měnící území ponechané samovolnému vývoji v NP Šumava o velikosti 16 400 ha. Jedná se o unikátní data set, jehož potenciál se bude zvyšovat s přibývajícími opakovanými šetřeními. Naše výsledky prokázaly, že dřeviny se samovolně zmlazují a odrůstají. Průměrná hustota zmlazení více jak o řád převyšuje hustotu stromového patra zralého porostu. Hustota zmlazení klesá se stoupající nadmořskou výškou, je na celém gradientu prostorově diferencovaná a osciluje mezi ploškami bez zmlazení až po velmi vysoké hustoty (106 760 ks/ha). Druhová skladba zmlazení se přitom chová konzervativně, ve všech nadmořských výškách dominuje smrk a podíly dřevin si zachovávají proporci jako ve vzrostlém lese. Výraznou většinu zmlazení představují stromy nejmenších výšek (0,1–0,5 m), zmlazování lesa nejčastěji zpomaluje travinná vegetace, zatímco tlející dřevo, mechy a v případě buku i hrabanka zmlazování spíše podporují. Zjistili jsme, že žádná dřevina nebyla v průběhu zmlazování eliminována poškozováním zvěří. Celkem je poškozeno 15 % jedinců zmlazení, 11 % zvěří. Nejvíce poškozovanou dřevinou je jeřáb ptačí s více než polovinou poškozených jedinců. S měnící se strukturou porostů a postupující klimatickou změnou se pravděpodobně budou měnit i parametry zmlazení. Aby bylo možné tyto jevy vyhodnocovat, bude nezbytné stejným metodickým přístupem měření opakovat a to po co nejdéle dobu.

**Poděkování.** Děkujeme všem, kteří byli u zrodu projektu biomonitoring a umožnili jeho vznik nebo se významně podíleli na designu celého monitoringu (v abecedním pořadí): M. Bastl, P. Bečka, M. Černý, F. Krejčí, Z. Křenová, M. Svoboda. Děkujeme všem současným i bývalým kolegům, kteří za posledních 10 let vedli biomonitorační týmy (v abecedním pořadí): P. Bečka, F. Chrapan, P. Marek, V. Řáhová, M. Starý, J. Zelenka, J. Zenáhlíková. A samozřejmě děkujeme všem skvělým brigádníkům, kteří trpělivě snášeli rozmary přírody, počasí i vedoucích biomonitoračních týmů a všemu navzdory nám pomohli vytvořit ojedinelou databázi šumavské divočiny. Velké díky patří oběma oponentům, jejichž připomínky přispěly k vylepšení manuskriptu.

## LITERATURA

- BAČE R., SVOBODA M. & JANDA P., 2011: Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of central Europe: Logs vs. stumps as a favourable substrate. *Silva Fennica*, 45(5): 1065–1078.
- BEUDERT B., BÄSSLER C., THORN S., NOSS R., SCHRÖDER B., DIEFFENBACH-FRIES H., FOULLOIS N. & MÜLLER J., 2015: Bark Beetles Increase Biodiversity While Maintaining Drinking Water Quality. *Conservation Letters*, 1–10.
- ČÍŽKOVÁ P., 2017: Obnova lesních ekosystémů ponechaných samovolnému vývoji [Natural regeneration of forest ecosystems in non-intervention management areas]. Ms., PhD thesis, Czech University of Life Sciences Prague, 126 pp. (in Czech) (deposited in Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague)
- ČÍŽKOVÁ P., 2018: Zpráva o výsledcích zpracování dat z projektu Biomonitoring lesních ekosystémů v území NP Šumava ponechaném samovolnému vývoji. Vyhodnocení I. cyklu (2009–2018) [Biomonitoring of forest ecosystems in non-intervention management areas. First cycle data evaluation (2009–2018)]. Správa NP Šumava, Vimperk, 79 pp. (in Czech).
- ČÍŽKOVÁ P., HUBENÝ P. & SVOBODA M., 2017: Současné rozšíření smrku ztepilého a buku lesního v Národním parku Šumava v území ponechaném samovolnému vývoji. Dochází ke změně druhové skladby ve prospěch buku lesního? [Recent distribution of spruce and beech in the Šumava national park in the non-intervention area: can we expect the change of tree species composition?]. *Zprávy lesnického výzkumu*, 62(4): 213–222 (in Czech).
- ČÍŽKOVÁ P., SVOBODA M. & KŘENOVÁ Z., 2011: Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava National Park – the first results of the Biomonitoring project. *Silva Gabreta*, 17: 19–35.
- COLL L., BALANDIER P., PICON-COCHARD C., PREVOSTO B. & CURT T., 2003: Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science*, 60(7): 593–600.
- COWLES H.C., 1899: The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Part I.–Geographical Relations of the Dune Floras. *Botanical gazette*, 95–117.
- CURT T. & PRÉVOSTO B., 2003: Root biomass and rooting profile of naturally regenerated beech in mid-elevation Scots pine woodlands. *Plant Ecology*, 167(2): 269–282.
- GILL R.M.A., 1992: A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests: 1. Deer. *Forestry*, 65(2): 145–169.
- GRODZKI W., MCMANUS M., KNIŽEK M., MESHKOVA V., MIHALCIUC V., NOVOTNY J., TURČANI M. & SLOBODYAN Y., 2004: Occurrence of spruce bark beetles in forest stands at different levels of air pollution stress. *Environmental Pollution*, 130(1): 73–83.
- HANSEN K.H., 2003: Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180: 199–213.
- HARMON M.E. & FRANKLIN J.F., 1989: Tree Seedlings on Logs in Picea-Tsuga Forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 70(1): 48–59.
- HEROLDOVÁ M., HOMOLKA M. & KAMLER J., 2003: Breakage of rowan caused by red deer – An important factor for *Sorbetum-Piceetum* stand regeneration? *Forest Ecology and Management*, 181: 131–138.
- HEURICH M., 2009: Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta*, 15: 1–13.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S. & WODKA M., 2007: Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126(2): 303–313.
- IFER (INSTITUTE OF FOREST ECOSYSTEM RESEARCH), 2020: Field-Map Technology. Jilové u Prahy. Online <https://fieldmap.cz/>.
- JONÁŠOVÁ M., VAN HEES A. & PRACH K., 2006: Rehabilitation of monotonous exotic coniferous plantations: A case study of spontaneous establishment of different tree species. *Ecological Engineering*, 28(2): 141–148.
- JONÁŠOVÁ M. & PRACH K., 2008: The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological Conservation*, 141(6): 1525–1535.

- KOZEL J., 2020: Jak se obnovují šumavské lesy? [How the Bohemian forests regenerate?]. *Šumava*, 2: 4–5 (in Czech).
- KOZŁOWSKI T.T., 2002: Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands*, 22: 550–561.
- CHYTRÝ M., KUČERA T. & KOČI M. (eds), 2001: *Katalog biotopů České republiky. Interpretální příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd. [Habitat catalogue of the Czech republic. Interpretation manual for the European programmes Natura 2000 and Emerald.]*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 307 pp. (in Czech).
- KUPPERSCHMID A.D., BÜTIKOFER L., HOTHORN T., SCHWYZER A. & BRANG P., 2019: Quantifying the relative influence of terminal shoot browsing by ungulates on tree regeneration. *Forest Ecology and Management*, 446: 331–344.
- LONSDALE D., PAUTASSO M. & HOLDENRIEDER O., 2008: Wood-decaying fungi in the forest: Conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*, 127(1): 1–22.
- LOŽEK V., 2001: Geology and Geomorphology. In: The map of potential natural vegetation of the Šumava National Park, NEUHÄUSLOVÁ Z. (ed.). *Silva Gabreta*, Supplementum 1: 81–82.
- MÍCHAL I. & PETŘÍČEK V. (eds), 1999: *Péče o chráněná území II. Lesní společenstva [Management of protected areas II. Forest ecosystems]*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 714 pp. (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.
- MÜLLER J., BUBLER H., GOBNER M., RETTELBACH T. & DUELLI P., 2008: The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: From pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*, 17: 2979–3001.
- NILSSON U., GEMMEL P., JOHANSSON U., KARLSSON M. & WELANDER T., 2002: Natural regeneration of Norway spruce, Scots 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.
- PETRUŠ J. & NEUHÄUSLOVÁ Z., 2001: Pedology. In: The map of potential natural vegetation of the Šumava National Park, NEUHÄUSLOVÁ Z. (ed.). *Silva Gabreta*, Supplementum 1: 84.
- PIŠTA F., 1972: Lesní společenstva šumavského pralesa [Forest plants communities in primeval forest of Šumava]. *Lesnictví*, 18(45): 415–437.
- PROVENDIER D. & BALANDIER P., 2008: Compared effects of competition by grasses (Graminoids) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Science*, 65(5): 510–510.
- Q GIS (QUANTUM GIS DEVELOPMENT TEAM), 2016: Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Online <http://qgis.osgeo.org>.
- R CORE TEAM, 2017: R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Online <https://www.r-project.org/>.
- R STUDIO TEAM, 2016: R Studio: Integrated Development for R. Boston: RStudio, Online <http://www.rstudio.com/>.
- RENAUD P.C., VERHEYDEN-TIXIER H. & DUMONT B., 2003: Damage to saplings by red deer (*Cervus elaphus*): Effect of foliage height and structure. *Forest Ecology and Management*, 181: 31–37.
- SANIGA M. & KRALOVÍČ Š., 2009: Počiatkové fázy prirodzenej obnovy buka v skupine lesných typov Fagetum pauper v Malých Karpatoch [Initial phases of natural beech regeneration in the typological unit Fagetum pau per in the Malé Karpaty Mts.] *Scientific works of the Faculty of Forestry of the Technical universtity in Zvolen*, 51(1): 29–42.
- SCHELHAAS M., NABUURS G. & SCHUCK A., 2003: Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, 9(11): 1620–1633.
- SOFRON J., 1981: Přírozené smrčiny západních a jihozápadních Čech [Natural spruce forests of western and southwestern Bohemia]. *Studie CSAV Praha*, 7: 1–127.
- SOFRON J., NEUHÄUSLOVÁ Z. & WILD J., 2001: Climate. In: The map of potential natural vegetation of the Šumava National Park, NEUHÄUSLOVÁ Z. (ed.). *Silva Gabreta*, Supplementum 1: 85.



- NPŠ (NÁRODNÍ PARK ŠUMAVA), 2015: Příkaz ředitele 117 – způsob péče o ekosystémy NP Šumava v dílčích plochách [Director's order 117 – methods of care for the ecosystems of the Šumava National Park in partial areas]. Ms., document of the Šumava NP Administration, Vimperk, 4 pp. (in Czech).
- SPRUGEL D.G., 1991: Disturbance, Equilibrium, and Environmental Variability: Whats is "Natural" Vegetation in a Changing Environment? *Biological Conservation*, 58: 1–18.
- SVOBODA M., FRAVER S., JANDA P., BAČE R. & ZENÁHLÍKOVÁ J., 2010: Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260: 707–714.
- SVOBODA P., 1951: *Život lesa [Life of the forest]*. Brázda, Praha, 895 pp. (in Czech).
- ŠAMONIL P., KRÁL K. & HORT L., 2010: The role of tree uprooting in soil formation: A critical literature review. *Geoderma*, 157(3–4): 65–79.
- ULANOVA N.G., 2000: The effects of windthrow on forest at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management*, 135: 155–167.
- VYSKOT M. (ed.), 1981: *Československé pralesy [Primeval forest of Czechoslovakia]*. Academia Praha, 272 pp. (in Czech).
- WAGNER S., COLLET C., MADSEN P., NAKASHIZUKA T., NYLAND R.D. & SAGHEB-TALEBI K., 2010: Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects. *Forest Ecology and Management*, 259: 2172–2182.
- WERMELINGER B., 2004: Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202: 67–82.
- WILD J., KOPECKÝ M., SVOBODA M., ZENÁHLÍKOVÁ J., EDWARDS-JONÁŠOVÁ M. & HERBEN T., 2014: Spatial patterns with memory: Tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *Journal of Vegetation Science*, 25(6): 1327–1340.
- WINTER M.B., AMMER CH., BAIER R., DONATO D.C., SEIBOLD S. & MÜLLER J., 2015: Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. *Forest Ecology and Management*, 338: 32–45.
- WINTER M.B., BÄSSLER C., BERNHARDT-RÖMERMANN M., KRAH F.S., SCHAEFER H., SEIBOLD S. & MÜLLER J., 2017: On the structural and species diversity effects of bark beetle disturbance in forests during initial and advanced early-seral stages at different scales. *European Journal of Forest Research*, 136(2): 357–373.
- ZENÁHLÍKOVÁ J., ČERVENKA J., ČÍŽKOVÁ P., BEČKA P., MAREK P., KRÉNOVÁ Z. & SVOBODA M., 2015: The Biomonitoring project – monitoring of forest ecosystems in non-intervention areas of the Šumava. *Silva Gabreta*, 21: 95–104.
- ZENÁHLÍKOVÁ J., SVOBODA M. & WILD J., 2011: Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava [The state and development of natural regeneration before and one year after a dieback in the tree layer of a mountain spruce forest in the Trojmezí area of the Šumava National Park.]. *Silva Gabreta*, 17: 37–54 (in Czech).
- ZEPPENFELD T., SVOBODA M., DEROSE R.J., HEURICH M., MÜLLER J., ČÍŽKOVÁ P., STARÝ M., BAČE R. & DONATO D.C., 2015: Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: Neighbourhood effects lead to self-replacement. *Journal of Applied Ecology*, 52(5): 1402–1411.
- ZIELONKA T., 2006a: Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine spruce forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(10): 2614–2622.
- ZIELONKA T., 2006b: When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17(6): 739.

Received: 11 May 2020  
Accepted: 13 August 2020