

Vývoj Trojmezenského pralesa 13 let po kůrovcové gradaci – zůstává prales pralesem?

Primary spruce forest development 13 years after bark beetle outbreak – can old-growth forest complexity be preserved?

Tereza Gelnarová^{1,*}, Radek Bače¹, Jaroslav Červenka²,
Václav Pouska¹ & Miroslav Svoboda¹

¹ Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences,
Kamýčká 1176, CZ-16521 Praha, Czech Republic

² Šumava National Park, 1. máje 260, CZ-38502 Vimperk, Czech Republic

* gelnarova.t@seznam.cz

Abstract

Under the effect of climate change, we can expect continuing trend in increasing frequency and severity of disturbances in Norway spruce forests. We are lacking the information to what extent is the pre-disturbance forest structure resilient to stand-replacing disturbance and if it can be carried over to the next generation of forest stand. Therefore following questions arise: How does the pre-disturbance spatial pattern influence the spatial structure of natural regeneration? Does the spatial pattern remain preserved even after nearly complete canopy dieback? We did repeated measurement of forest structure in Trojmezná primary forest (Šumava National Park) ~3 and ~13 years after bark beetle disturbance. Density of trees (height ≥ 1.3 m) increased over the years, in 2011 the mean density was 416 ind.ha⁻¹ while in 2021 the mean density was 2 205 ind.ha⁻¹. The tree species composition was dominated by Norway spruce (92.8%) with a mix of rowan (6.8%), which decreased from 15.3% since 2011. Young trees were strongly aggregated to themselves as well as to snags and stumps. Significant clustering around dead wood occurred at shorter distances (around 2 m), the effect weakened with the increasing distance. This implies that the new generation of forest stand mirrors the former parent stand, keeping its spatial structure preserved even after stand replacing disturbance.

Key words: Norway spruce, elevation transects, bark beetle disturbance, Šumava NP

Úvod

Přírodní disturbance, ať už v podobě vichřice či gradace podkorního hmyzu, jsou důležitým faktorem v horských smrčínách. V lesním ekosystému mají svou nezastupitelnou roli, ovlivňují strukturu, druhové složení i dynamiku vývoje lesa. Vytvářejí různorodá prostředí a mění dostupnost zdrojů (TURNER 2010). Jsou hnacím motorem biodiverzity lesních společenstev (SEIDL et al. 2017, SENF et al. 2019). V posledních letech ale nastává posun směrem k větší frekvenci, síle a dopadu přírodních disturbancí na lesní ekosystém vlivem klimatické změny (SEIDL et al. 2017, THORN et al. 2018, SENF et al. 2019). Dá se předpokládat, že tento trend bude pokračovat i v budoucnu a počet extrémních událostí bude narůstat.

Očekává se, že změna klimatu se na lesních ekosystémech odrazí nejvíce právě skrze změnu režimu disturbance (SEIDL et al. 2017). Není ale jasné, zda jsou velkoplošné rozpady porostů ještě v rozmezí přirozené dynamiky lesa, jak budou lesní společenstva na změnu disturbančních režimů reagovat a hlavně, zda budou schopny se znovu samovolně obnovit a zda si uchovají své ekosystémové funkce (SEIDL et al. 2017, LEVERKUS et al. 2018).

Pro uchování ekosystémových funkcí, podporu biodiverzity i pro obnovu lesa a jeho budoucí charakter je klíčové biologické dědictví. Jedná se o veškeré prvky lesa před disturbance, které se přenášejí do nové generace lesa a prokazatelně ovlivňují jeho charakter, fungování i strukturu (BAČE et al. 2015, SENF et al. 2019). Mimo jiné zahrnuje mrtvé dřevo, přeživší stromy, banku semen a semenáčků či disturbance změněný reliéf. Toto je zvláště důležité v případech, kdy následkem disturbance dojde ke kompletnímu odumření horního stromového patra.

Při disturbance lesního porostu se přirozeně změni mikroklimatické podmínky, tedy teplotní a vlhkostní poměry. S odumřením stromového patra se zvýší výkyvy denních teplot a sníží se vlhkost vzduchu. Nejedná se ale o dramatické rozdíly, v porovnání s lesem, kde disturbance neproběhla, se odchylují o 4–20 % (KOPÁČEK et al. 2020). Stejně tak dochází ke změně koloběhu vody, kdy nastává pokles intercepce a transpirace, naopak se zvyšuje množství vody spadlé na povrch lesní půdy. V takové chvíli se stává důležitým prvkem ve vodní bilanci nastupující vegetace, ať už se jedná o traviny, křoviny či semenáčky nové lesní generace. Ta zvyšuje intercepce srážek a transpiraci, takže efektivně nahrazuje transpiraci původního lesa a zmírňuje propad ve výparu (KOPÁČEK et al. 2020). Rozpad stromového patra nemá výrazný vliv ani na srážkovo-odtokový režim povodí (BEUDERT et al. 2018). Disturbancí zapříčiněná změna stanovištních podmínek spolu s nově vznikající mozaikou mikrostanovišť je zásadní pro biologickou rozmanitost lesních společenstev. V rozpadlých porostech se mohou objevit vzácné a ohrožené druhy rostlin, živočichů i hub, které jsou vázané na otevřená a světlá stanoviště (BEUDERT et al. 2014, THORN et al. 2017).

Přirozená obnova lesa ve vyšších polohách může být díky extrémním klimatickým podmínkám a kratší vegetační době zpožděná či nedostatečná (FIDEJ et al. 2018). Z toho důvodu má biologické dědictví klíčovou roli při obnově horských smrčín. Mrtvé tlející dřevo je významné stanoviště pro uchycení semenáčků, kterým poskytuje živiny, chrání je před konkurencí trav, vytváří optimálnější teplotní podmínky (JONÁŠOVÁ 2013, MICHALOVÁ et al. 2017). Zmlazení smrku se vyskytuje ve skupinkách a má výrazně agregovanou prostorovou strukturu. Preference určitých mikrostanovišť, jako je tlející dřevo, paty souší a živých stromů (JANDA et al. 2007) či mech (ČERVENKA et al. 2020), může být jednou z příčin silně shlukovitého uspořádání přirozené obnovy. Zmlazení jeřábu se taktéž vyskytuje v blízkosti dospělých stromů, přestože způsob šíření těchto dvou druhů dřevin je zcela odlišný. Disperze jeřábu je závislá na chování ptáků, kteří se živí jeho plody. Ti po konzumaci jeřabin sedají do korun smrků, které jim poskytují úkryt před predátory. Plody poměrně rychle stráví a semena vyloučí na zem pod stromy, kde mohou následně vyklíčit (ZYWIEC & LEDWON 2008).

Jak bude vypadat struktura lesa po disturbance s vysokou severitou není úplně jasné. Nově vznikající les může být poměrně homogenní (ČADA et al. 2016). Následkem vichřice či rozpadu porostu působením lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.) může dojít k odrůstání nové generace lesa, která je relativně stejnověká a časem vytvoří zapojený porost, jenž limituje další obnovu. Tento porost může být tvořen výškově i tloušťkově podobnými jedinci (DONATO et al. 2012, ČADA et al. 2016). K rozrůznění struktury takového porostu dochází

časem následkem odumírání jednotlivých stromů horního patra. Jiný scénář vývoje ale nastane v případě, že obnova lesa nevytváří zapojený les. Pokud je zmlazení málo početné a nepravidelně rozmístěné, nedojde k úplnému uzavření zápoje. Heterogenní struktura lesa tak vzniká mnohem dříve, jelikož obnova porostu je postupná, vyskytují se jedinci různých výšek, tloušťek i věku (DONATO et al. 2012). Struktura nové generace lesa po intenzivní disturbanci tedy může ale nemusí být homogenní, i mladý les může mít komplexní strukturu.

Pro lepší pochopení dynamiky vývoje lesa a role přírodních disturbancí v lesním ekosystému je nutné zaměřit se na to, jakým způsobem fungují disturbance v porostech, jejichž struktura a fungování jsou po desetiletí či staletí určovány přírodními procesy. Takové porosty je ale ve střední Evropě těžké najít. Původních horských smrčín, které se vyvíjely bez zásadního vlivu člověka, se dochovalo velmi málo. Jedním z nejzachovalejších a největších komplexů na našem území je Trojmezenský prales v Národním parku Šumava (NP Šumava). Zde došlo mezi roky 2008 a 2010 k téměř kompletnímu odumření mateřského porostu následkem gradace lýkožrouta smrkového (ČERVENKA et al. 2020), což nám poskytlo příležitost zkoumat procesy přirozené obnovy horských smrčín po intenzivní, velkoplošné disturbanci. Sledování vývoje přirozené obnovy a změn ve struktuře narušeného porostu v delším časovém horizontu po disturbanci je zásadní pro pochopení vývoje porostů v čase a vlivu intenzivních disturbancí na lesní ekosystém. Stěžejní jsou tyto poznatky i pro nastavení vhodného managementu horských smrčín a pro odhad vývoje porostů v budoucnosti s ohledem na probíhající klimatickou změnu.

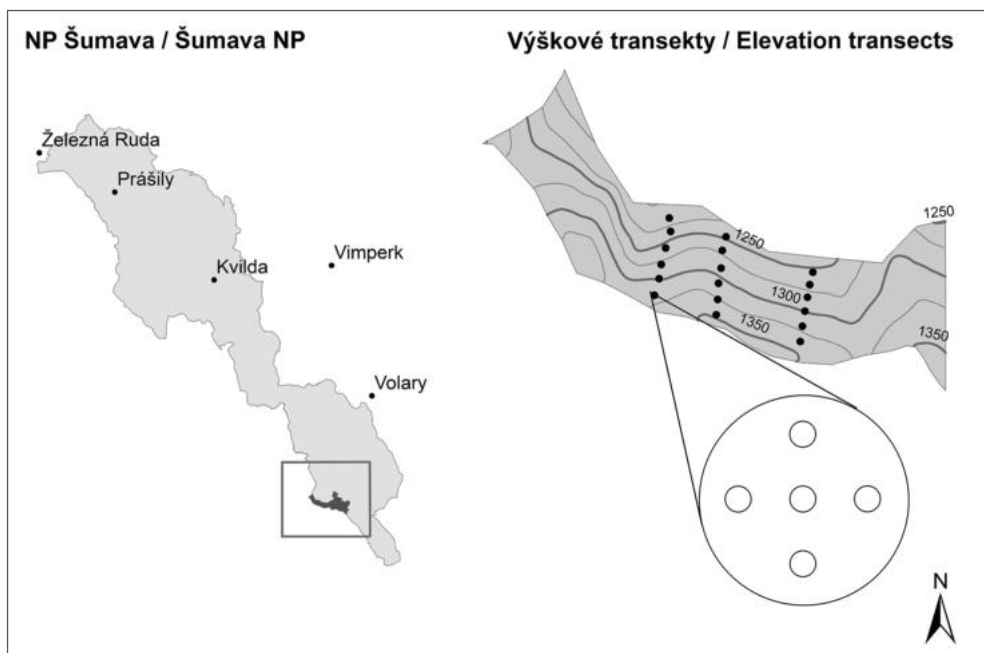
Tato studie se zaměřuje na vývoj struktury Trojmezenského pralesa v NP Šumava zhruba 13 let po narušení lýkožroutem smrkovým. Cílem práce je: (i) zjistit početnost a druhové složení obnovy 13 let po velkoplošném odumření mateřského porostu, (ii) porovnat tyto výsledky s předchozím měřením z roku 2011 a vyvodit trendy, (iii) vyhodnotit vliv nadmořské výšky na početnost, tloušťkovou strukturu a maximální výšku obnovy po disturbanci, (iv) zhodnotit strukturu porostu – směřuje Trojmezenský prales k homogenní struktuře lesa nebo převládá pralesovitý charakter?

METODIKA

Zájmová lokalita se nachází v NP Šumava poblíž hranic České republiky, Německa a Rakouska na území přírodní zóny Trojmezná (Obr. 1). Jedná se o mírný severní svah mezi Třístoličnickem a Trojmeznou horou v nadmořské výšce 1220–1340 m. Průměrná roční teplota činí 4 °C, roční úhrn srážek se pohybuje v rozmezí 1200–1500 mm. Podloží je tvořeno biotitickým granitem. Půdy jsou hlinitopísčité, písčitohlinité, skeletovité, z půdních typů jsou zastoupeny podzol, kryptopodzol a ranker (SVOBODA 2005). Humusová forma je hemimor, méně časté jsou humimor a resimor (SVOBODA 2003). Společenstva na studijních plochách patří do asociací *Calamagrostio villosae-Piceetum* (hřebenová část) a *Athyrio alpestris-Piceetum* (NEUHÄUSLOVÁ 1998). Z lesnického hlediska jde o přirozené porosty smrkového stupně. Ze souboru lesních typů (SLT) je zde zastoupena kyselá smrčina (8K), kyselá kamenitá smrčina (8N), kamenitá smrčina (8Y), svěží smrčina (8S) a podmáčená smrčina (8V) (SVOBODA 2005).

Trojmezenský prales, jak bývá les na Trojmezně označován, je považován za jeden z největších a nejlépe zachovaných komplexů přirozené horské smrčiny u nás (SVOBODA 2005, SVOBODA & POUŠKA 2008, SVOBODA et al. 2010, ČERVENKA et al. 2016).

Prales na Trojmezí byl chráněn jako rezervace již od roku 1933. Díky své nedostupnosti se vyvíjel bez výrazných vlivů lidské činnosti, zaznamenána byla pouze toulavá seč v hřebenové části na přelomu 18. a 19. století (SVOBODA 2005). Na konci 19. století byly těžbou ovlivněny porosty navazující na Trojmezský prales ve spodní části, které se ale nacházejí mimo oblast zájmu (ČERVENKA et al. 2016). Z dendrochronologických studií v zájmovém území bylo zjištěno, že porost nacházející se na Trojmezí před poslední kůrovcovou disturbancí byl značně starý, formoval se po středně silných disturbancích v obdobích 1750–1770 a 1810–1830 (SVOBODA et al. 2012, JANDA et al. 2014). To potvrzují i porostní mapy z roku 1874, kdy část zájmové oblasti tvořily porosty starší 140 let a část porosty ve věku 60–80 let (SVOBODA & POUŠKA 2008). Po roce 1995 došlo k postupnému odumírání dospělých jedinců následkem gradace lýkožrouta smrkového, která postihla velkou část Šumavy (HÁJEK & SVOBODA 2007). V roce 2007 se přes Šumavu přehnala jedna z nejničivějších disturbancí v historii národního parku, orkán Kyrill. Samotná zájmová oblast nebyla orkánem téměř dotčena. Ovšem následná gradace lýkožrouta smrkového v letech 2008 a 2009 zapříčinila rychlé odumření zbývajících jedinců stromového patra, mortalita v zájmové oblasti činila téměř 100 % (ČERVENKA et al. 2020). V průběhu disturbance odumřela většina jedinců vyšších než 4 m (BAČE et al. 2015).



Obr. 1. Mapa NP Šumava s vyznačením zájmové lokality (levá část obrázků). V pravé části obrázku je zobrazeno 18 trvalých výzkumných ploch (rozetup transektů je cca 500 m a rozetup jednotlivých ploch je cca 100 m) a 5 menších ploch pro monitoring zmlazení $\leq 1,3$ m.

Fig. 1. Map of Šumava National park with marked area of interest (left part). In right site of picture is shown 18 permanent research plots (distance between transects is approx. 500 m, distance between plots through transect is 100 m) and 5 smaller plots for monitoring of regeneration $\leq 1,3$ m.

Studijní plochy

V zájmovém území bylo v roce 2001 založeno celkem 18 kruhových výzkumných ploch o velikosti 0,2 ha ve 3 výškových transektech, z nichž každý obsahuje 6 ploch. Transekty byly vytyčeny od spodní hranice porostu, kdy plocha č. 1 se nachází v dolní části porostu a plocha č. 6 v hřebenové části. Vzdálenost mezi jednotlivými transekty je přibližně 500 m, vzdálenost středů ploch v transektu je 100 m. Tímto způsobem bylo zachyceno spektrum přírodních podmínek na lokalitě, aniž by došlo k ovlivnění výsledků subjektivním výběrem ploch.

Střed každé výzkumné plochy je v terénu fixován geodetickým mezníkem. Na každé ploše se nachází navíc 5 menších kruhových plošek, každá o výměře 25 m², pro hodnocení zmlazení.

Vzhledem k vysoké početnosti odrostlého zmlazení nebylo možné při sběru dat v roce 2021 mapovat plochy v původní velikosti 0,2 ha. Trvalé výzkumné plochy byly proto zmenšeny na 0,1 ha. Celkově bylo zmapováno území o rozloze 1,8 ha. Pro účely této studie bylo nutné upravit odpovídajícím způsobem i velikost ploch v záznamech z roku 2011. Při vyhodnocení dat se proto použil překryv nového a starého mapování o rozloze 0,1 ha na vnitřním kruhu.

Sběr dat

Data byla sbírána ve dvou časových obdobích, v roce 2011 a 2021. Na všech 18 výzkumných plochách bylo provedeno mapování živých stromů, stojících souší, mrtvého dřeva i přirozeného zmlazení. K mapování porostu byla použita technologie Field-Map (IFER-MMS 2016, <http://www.fieldmap.cz>). Zaměřeny byly pozice živých stromů ($\geq 1,3$ m výšky) a stojících souší ($\geq 1,3$ m výšky). U jedinců byl určen druh dřeviny a změřena výčetní tloušťka (diameter at breast height – DBH) pomocí obvodového měřidla. Všechny hlavní kmeny jedinců tvořících polykormony (vícečetné kmeny od země, zejména u jeřábu) byly měřeny jako samostatné body. U stojících souší byla změřena výška pomocí přístroje Haglöf Vertex III Hypsometr. U živých jedinců pod 7 cm DBH byla v roce 2011 měřena pouze výška živých stromů výškoměrnou latí. V roce 2021 byl naopak měřen pouze DBH (z důvodu racionalizace měření ve stádiu mlaziny). Hodnoty DBH pro rok 2011 a výšek pro rok 2021 byly dopočteny lineárními modely vytvořenými na datech o zmlazení sbíraných ve východní části rezervace Trojmezí (viz studie OULEHLE et al. 2019). Koeficienty byly vypočteny zvlášť pro jedince s DBH <70 mm a pro jedince s DBH ≥ 70 mm.

$$h_{<70\text{ DBH}} = (1,0763 + 0,01395 \times \text{DBH})^2$$

$$h_{\geq 70\text{ DBH}} = 1,998371 + 0,032917 \times \text{DBH}$$

Mrtvé dřevo bylo hodnoceno pomocí metody LIS (line intersect sampling; VAN WAGNER 1968) na 4 osách o délce 25 m vedoucích ze středu plochy ve směru světových stran. Délka os byla zvolena tak, aby zachycovala plochu a její bezprostřední okolí (některé kmeny pocházející z plochy mají většinu hmoty za hranicí plochy). Směr osy byl určen busolou, horizontální délka osy pomocí přístroje Haglöf Vertex III Hypsometr. V místě protnutí osy s ležícím kmenem byl změřen jeho průměr pomocí průměrky a určen stupeň rozkladu (i) dřevo tvrdé, živé lýko, (ii) dřevo tvrdé, nůž lze zarazit max. 2 cm, (iii) dřevo rozložené částečně, nůž lze zarazit 2,1–5 cm, (iv) dřevo měkké, nůž lze zarazit hlouběji než 5 cm, (v) dřevo měkké, kopíruje terén, při manipulaci se rozpadá) zabodnutím železného hřebu;

podle metodiky SIPPOLA & RENVALL 1999. Hodnoty byly zapsány do předem připravených formulářů.

Všichni jedinci zmlazení (0 až 1,3 m výšky) byli spočtení na 5 menších kruhových ploškách o výměře 25 m², které se nacházejí uvnitř každé výzkumné plochy. Plošky jsou umístěny ve směru 4 světových stran ve vzdálenosti 10 m od středu, středová ploška má střed shodný s plochou o výměře 0,1 ha. Středů těchto plošek, označené železnou trubkou, byly nalezeny pomocí technologie Field-Map. Poloměr plošky byl určen pomocí přístroje Haglöf Vertex III Hypsometr. U každého jedince v plošce byl zjištěn druh dřeviny a výška s přesností na desetiny metru.

Zpracování dat

Prostorová struktura porostu byla hodnocena v prostředí R studia verze 4.0.3 pomocí balíčku spatstat, který pracuje s prostorovými daty (BADDELEY & TURNER 2005). Nejprve byla zkoumána prostorová struktura živých jedinců sama o sobě, zda je náhodná, agregovaná či pravidelná. Za tímto účelem byla použita párová korelační funkce pro jednu proměnnou a kontaktní distribuční funkce (empty space function), která patří do vzdálenostních metod. Vzdálenostní metody analyzují nejkratší vzdálenosti mezi body, kontaktní distribuční funkce pracuje se vzdáleností bod–údálost (jedinec), kde bod představuje daný bod v prostoru studované plochy (BADDELEY & TURNER 2005, BADDELEY 2010). Okrajový efekt byl vyřešen korekcí Kaplan-Meier (BADDELEY & GILL 1997). Párová korelační funkce je odvozena z Ripleyho K funkce (RIPLEY 1976) a vyjadřuje očekávaný počet bodů procesu (jedinců) na jednotku plochy ve vzdálenosti r , vydělený intenzitou bodového procesu (STOYAN & STOYAN 1994, GETZIN et al. 2006). Těmito funkcemi byla zjišťována případná odchylka od náhodného uspořádání, tedy zda je zkoumaný bodový proces agregovaný, pravidelný či zcela náhodný.

Statistická významnost této odchylky byla ověřena pomocí Monte Carlo testu, který funguje na principu simulace náhodných a nezávislých prostorových struktur v zájmové ploše (BESAG & DIGGLE 1977, BADDELEY et al. 2014). Tyto náhodné simulace vytvoří tzv. obálku, tedy interval, který ohraničuje minimální a maximální hodnoty, které ještě náleží do náhodného prostorového uspořádání. Graf s obálkou, kterou tvoří křivky nasimulovaných náhodných bodů, se proloží křivkou zkoumaných dat. Pokud tato křivka prochází mimo obálku, tak je odchylka od náhodné struktury statisticky významná (BADDELEY et al. 2014). V případě párové korelační funkce je překročení horní meze intervalu hodnoceno jako shlukování, překročení spodní meze intervalu jako pravidelné uspořádání. U kontaktní distribuční funkce je tomu přesně naopak, jelikož porovnává vzdálenost mezi náhodným bodem v prostoru a událostí (jedincem). U všech testů byl nastaven počet simulací na 99. Obdobným způsobem byl hodnocen vztah mezi strukturou mrtvých a živých jedinců. Pro tuto analýzu byla použita data o živých jedincích z roku 2021 a data o stojících souších z roku 2011 (ČERVENKA et al. 2016). Pomocí párové korelační funkce pro dvě proměnné bylo opět zkoumáno prostorové uspořádání bodů oproti náhodnému, tentokrát ale mezi skupinou živých a mrtvých stromů. K otestování významnosti odchylky od náhodného uspořádání byl použit Monte Carlo test.

K popsání základních charakteristik porostu, jako je početnost, výšková a tloušťková struktura byly použity popisné statistiky (průměr, minimum, maximum, modus, medián,

směrodatná odchylka). Dále byl zkoumán vliv nadmořské výšky na početnost zmlazení a živých jedinců, DBH a maximální výšku živých jedinců. Pro zjištění vlivu rostoucí nadmořské výšky na početnost živých jedinců i jedinců zmlazení byl zvolen zobecněný lineární model s negativně binomickým rozdělením. Vliv na tloušťkovou strukturu byl testován pomocí zobecněného lineárního modelu s negativně binomickým rozdělením. Vliv na maximální výšku byl testován pomocí lineární regrese. Při testování byl použit 95% kvantil, jelikož maximální výška může být silně ovlivněna přeživšími staršími jedinci. Hypotézy byly testovány pomocí Chí-kvadrát testovací statistiky. Hladina významnosti α byla u všech statistických testů zvolena na 0,05.

VÝSLEDKY

Početnost a druhové složení

Na plochách o celkové rozloze 1,8 ha bylo v roce 2021 zaznamenáno celkem 3 970 jedinců $\geq 1,3$ m výšky (Obr. 2), s průměrnou hustotou 2 205 ks/ha (SD = 1 210 ks/ha). Minimální zjištěná početnost byla 460 ks/ha, maximální 5 280 ks/ha, což ukazuje na velké rozpětí početností odrostlého zmlazení v prostoru Trojmezenského pralesa. Průměrná početnost živých jedinců s DBH >70 mm byla 326 ks/ha (SD = 283 ks/ha), s minimem 10 ks/ha a maximem 940 ks/ha. Plochy s největší početností se nacházejí ve spodní části zájmového území. Vliv nadmořské výšky na početnost živých jedinců byl však neprůkazný ($p = 0,1743$).

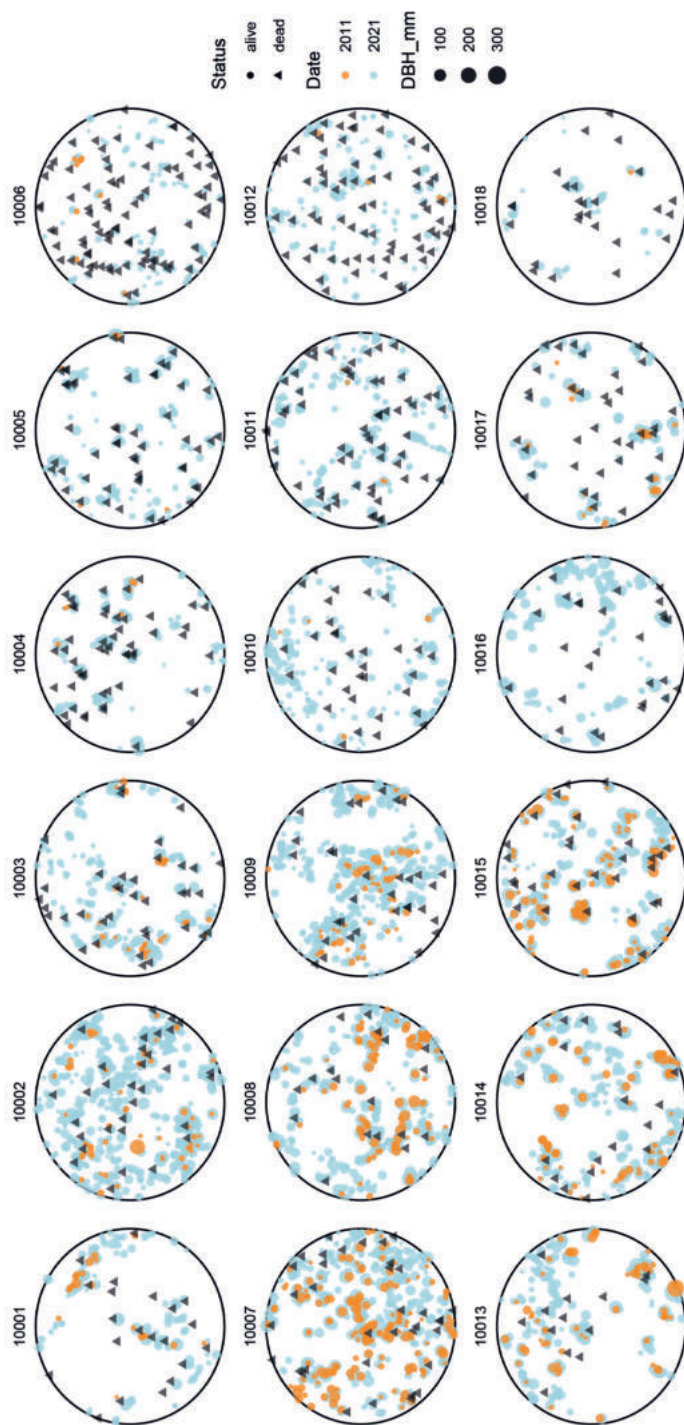
Ve srovnání s rokem 2011 výrazně vzrostl počet jedinců $\geq 1,3$ m. Před 10 lety byla průměrná hustota živých jedinců 416 ks/ha (SD = 485 ks/ha), s maximem 1760 ks/ha a minimem 0 ks/ha na ploše číslo 10016, kde se nenacházeli žádní jedinci $\geq 1,3$ m výšky. Průměr jedinců s DBH >70 mm byl 37 ks/ha (SD = 41 ks/ha), maximální zjištěná početnost byla 120 ks/ha.

V druhovém složení aktuálně dominuje smrk ztepilý (92,8 %) s příměsí jeřábu ptačího (6,8 %) a minimálním zastoupením dalších dřevin, jako jsou vrby a břízy, jejichž podíl dohromady nepřesáhl 0,5 %. Podíl jeřábu na druhové skladbě se od roku 2011 snížil o 8,5 % ve prospěch smrku.

Výšková a tloušťková struktura

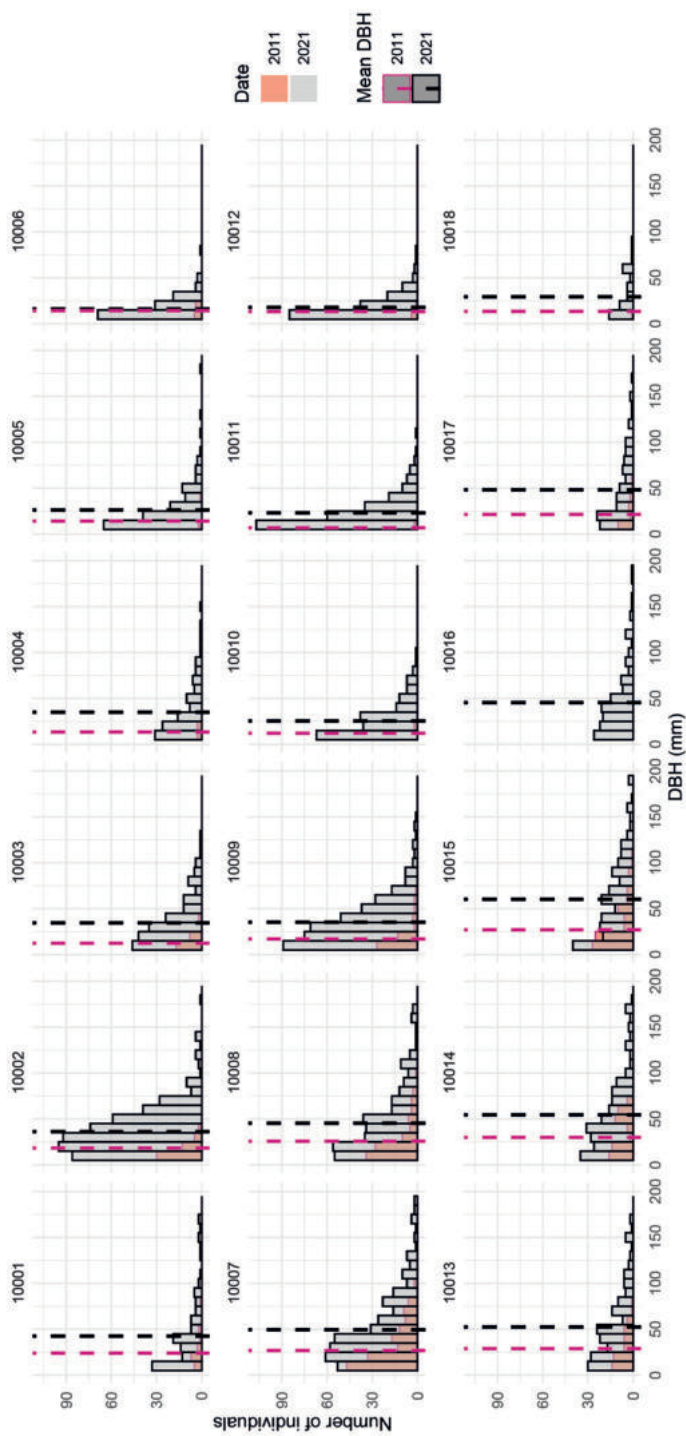
Tloušťkovou strukturu porostu na zájmové lokalitě znázorňuje Obr. 3. Průměrná hodnota DBH pro živé stromy byla v roce 2021 39 mm (SD = 34 mm), minimální 1 mm a maximální 392 mm. Tloušťková struktura porostu v dolní části zájmového území je více heterogenní, jsou přítomni živí jedinci větších dimenzí (Obr. 3). Průměr DBH na plochách ve spodní části území se pohybuje okolo 50 mm, v horní části blíže hřebenu je průměr DBH nižší, s hodnotami okolo 25 mm. Nejvíce jedinců má DBH do 20 mm. Vliv nadmořské výšky na DBH se ukázal jako signifikantní, s rostoucí nadmořskou výškou se hodnota DBH snižuje ($p < 0,0001$).

Dále byl zkoumán vliv nadmořské výšky na maximální výšku stromů (Obr. 4). Bylo zjištěno, že obdobně jako v případě DBH maximální výška jedinců s rostoucí nadmořskou výškou klesá ($p < 0,0001$). V roce 2011 byla nejvyšší maximální výška zaznamenána na ploše 10016, nenacházeli se zde žádní jedinci překračující hranici 1,3 m výšky (nejvyšší jedinec zmlazení měřil 0,8 m). Naopak nejvyšší maximální výšky dosahoval jedinec na ploše 10013



Obr. 2. Rozmístění živých jedinců ($\geq 1,3$ m) v letech 2011 a 2021 a stojících souší v roce 2011 na jednotlivých plochách. Živí jedinci pro jednotlivé roky jsou odlišeni barevně. Velikost DBH je znázorněná velikostí bodu. Nejníže položené jsou plochy 10001, 10007 a 10013, nadmořská výška roste zdola nahoru.

Fig. 2. Distribution of alive trees (≥ 1.3 m) in the years 2011 and 2021 and standing dead wood in the year 2011. Alive trees in different years are represented by colour. Point sizes are proportional to DBH. Altitude increases from the bottom of the figure to the top (plots 10001, 10007 and 10013 are the lowest situated in the transects).



Obř. 3. Tlouřtkov struktura ivch jedinc (≥ 1.3 m) v letech 2011 a 2021. řka sloupce grafu odpovd 10 mm DBH. erehovan linie zna prmrnou hodnotu DBH pro kadrou plochu v rmci 2 sledovanch obdob. V prpad plochy 10016 je zobrazen prmr DBH pouze pro rok 2021, jeliko v roce 2011 se zde adn iv jedinci $\geq 1,3$ m všky nevykytovali. Plochy 10001–10006 nle transektu 1, plochy 10007–10012 transektu 2 a plochy 10013–10018 transektu 3. Nadmořsk vška roste zdola nahoru (nejmze poloen jsou plochy 10001, 10007 a 10013).

Fig. 3. Distribution of DBH of alive trees (≥ 1.3 m) in the years 2011 and 2021. The width of the bar corresponds to 10 mm DBH. The dashed line represents mean DBH. In the case of plot 10016, the mean DBH is shown only for the year 2021, since in 2011 there were no living individuals ≥ 1.3 m. Plots 10001–10006 belong to transect 1, 10007–10012 to transect 2 and 10013–10018 to transect 3. Altitude increases from the bottom of the picture (plots 10001, 10007 and 10013 are the lowest situated in the transects).

s 14,7 m (95% kvantil 3,6 m). Průměrná maximální výška za všechny plochy byla 3,7 m (SD = 3,3 m), medián 2,7 m. V roce 2021 dosahoval nejnižší maximální výšky jedinec s 4,6 m na ploše 10006 (95 % kvantil 2,5 m). Nejvyšší maximální výška byla 14,9 m na ploše 10013 (95% kvantil 6,5 m). Průměrná maximální výška za všechny plochy byla 7,7 m (SD = 2,5 m), medián 7,8 m.

Zmlazení do 1,3 m

Na obnovních ploškách bylo v roce 2021 spočteno celkem 487 jedinců. Průměrná početnost jedinců ze všech ploch byla 2 164 ks/ha, minimální 240 ks/ha a maximální 5 760 ks/ha. Početnost mezi malými ploškami se lišila. Nejmenší počet jedinců z plošek, kde se zmlazení vyskytovalo, byl 1, největší zjištěný počet byl 24 jedinců. Na 18 malých ploškách z celkového počtu 90 nebylo nalezeno žádné zmlazení. Při testování vlivu nadmořské výšky na početnost zmlazení do 1,3 m nebyl potvrzen vztah mezi početností zmlazení a rostoucí nadmořskou výškou ($p = 0,47$). V druhovém složení převládal smrk s 85,5 % (416 jedinců), dále byl nalezen jeřáb s podílem 14 % (69 jedinců) a břízy s 0,4 % (2 jedinci). Průměrná výška jedinců obnovy byla 0,7 m (SD = 0,3 m).

V roce 2011 bylo spočteno výrazně více malých jedinců obnovy do 1,3 m, celkem 1150. Počet jedinců na malých ploškách byl velmi variabilní, s minimem 1 a maximem 214 jedinců. Na 22 ploškách nebyl nalezen žádný jedinec zmlazení. Průměrná hustota zmlazení činila 5 111 ks/ha. Početnost obnovy byla také mnohem více variabilní oproti roku 2021 s minimální početností 240 ks/ha a maximální 23 680 ks/ha. V druhové skladbě dominoval smrk s 97,5 % (1 121 jedinců) s minimální příměsí jeřábu (2,5 %, 29 jedinců). Žádné jiné dřeviny se v druhové skladbě zmlazení v roce 2011 nevyskytovaly.

Mrtvé dřevo

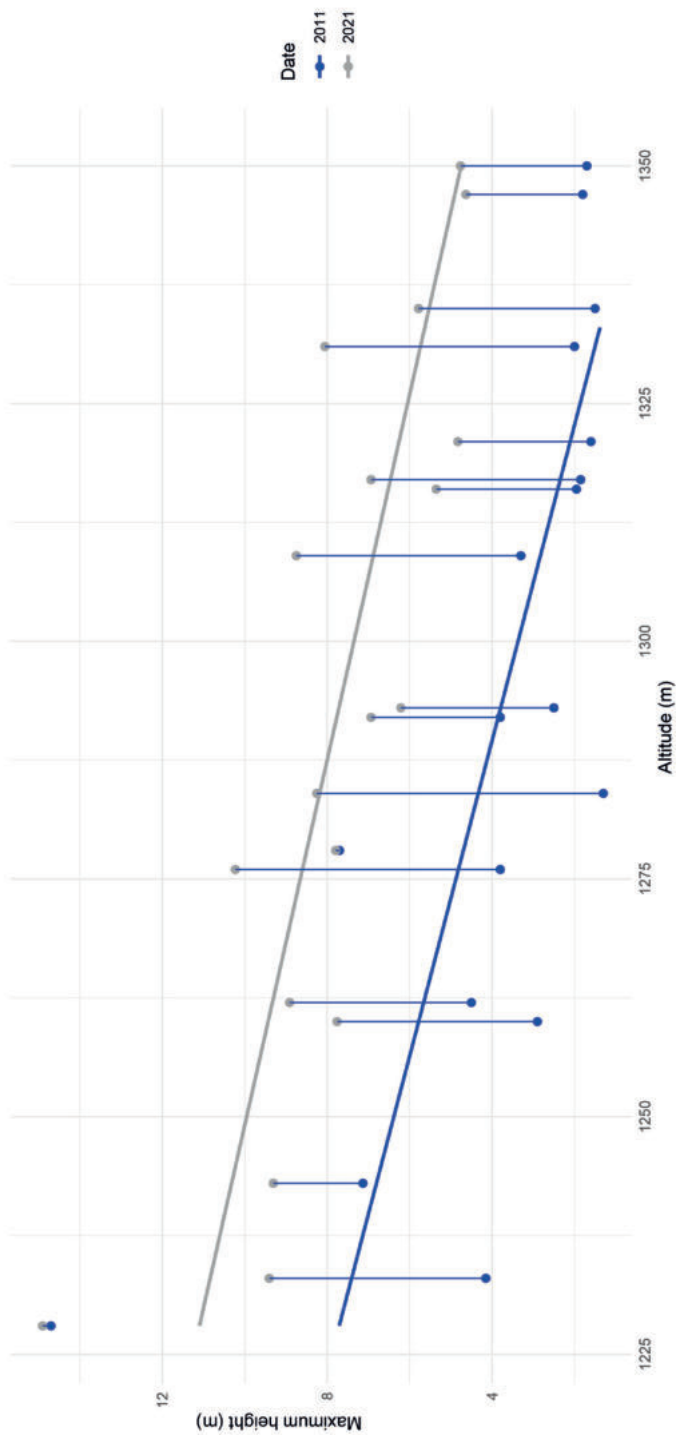
Průměrná početnost souší byla v roce 2021 237 ks/ha (SD = 114 ks/ha), s minimem 40 ks/ha a maximem 480 ks/ha. Naměřená hodnota DBH se pohybovala od 4 mm do 980 mm, s průměrem 403 mm (SD 187). Výška stojících souší byla v průměru 5,2 m (SD 4), maximálně však 26,3 m. Prostorové uspořádání souší zobrazuje Obr. 2.

Nejvíce ležících kmenů patřilo do třídy rozkladu 2. Naopak nejméně početná byla 1. třída rozkladu. Dostatečně zastoupené byly i třídy rozkladu 3 a 4. Průměrný objem ležících kmenů byl v roce 2021 459 m³/ha. Minimální objem byl 317 m³/ha, maximální objem pak 600 m³/ha. Před odumřením horního stromového patra byl v roce 2001 naměřen průměrný objem 96 m³/ha (SD = 41,7 m³/ha) (SVOBODA & POUŠKA 2008).

Prostorová struktura

Výsledky testu párové korelační funkce pro živé jedince ukazují, že prostorová struktura je silně agregovaná na všech 18 plochách (viz Příloha 1). Shlukování živých jedinců je statisticky významné především při kratších vzdálenostech, průměrně při 2,8 m (SD = 2 m). Maximální zjištěná vzdálenost, při které je shlukování ještě signifikantní, činí 8,5 m. Při delší vzdálenosti mezi jedinci se jejich uspořádání v prostoru neliší od náhodného uspořádání.

Při srovnání prostorové struktury živých jedinců $\geq 1,3$ m výšky mezi roky 2011 a 2021 pomocí kontaktní distribuční funkce byl zjištěn úbytek volného prostoru na všech plochách



Obr. 4. Vztah mezi maximální výškou živých jedinců a nadmořskou výškou. Šedé body znázorňují maximální výšku jedinců v roce 2021, modré maximální výšku v roce 2011. Stejně plochy v různých letech jsou propojené spojnicí mezi body, která znázorňuje rozdíl v maximální výšce jedinců pro každou plochu za 10 let. Na ploše 10016 nebyli v roce 2011 nalezeni žádní jedinci nad 1,3 m. Maximální výška pro tuto plochu byla určena jako pro registrační hranici (1,3 m).

Fig. 4. Relationship of maximum height values on altitude in years 2021 and 2011. Identical plots are connected with line representing the difference in maximum height between years 2021 and 2011. No individual exceeding registration height 1.3 m was found at plot 10016 in year 2011, maximum height for this plot was set on 1.3 m.

díky odrůstání nových jedinců. Ovšem i přes výrazně vyšší počet stromů, které přesáhly registrační hranici 1,3 m výšky, se stále zachovávají početná volná místa bez přítomnosti odrostlého zmlazení (Obr. 5). Živé stromy tvoří kromě shluků i linie bodů, což by mohlo indikovat uchytávání jedinců na ležících mrtvých kmenech.

Živí jedinci jsou významně agregovaní u stojících souší na všech 18 plochách, ale opět jen do určité vzdálenosti. Průměrná vzdálenost mezi jedinci, při které dochází ke shlukování, je 1,9 m (SD = 1,5 m). Maximální zjištěná vzdálenost je 8,9 m. Mezi plochami se ale tato vzdálenost velmi různí, např. na ploše 10012 se prostorové uspořádání liší od náhodného pouze do vzdálenosti mezi jedinci 0,94 m, což byla nejmenší zaznamenaná hodnota.

DISKUZE

Základní charakteristiky živých jedinců

Před 13 lety došlo na Trojmezné k intenzivnímu narušení porostu lýkožroutem, které způsobilo odumření téměř 100 % dospělých stromů (SVOBODA et al. 2012, ČERVENKA et al. 2016). Před disturbancí druhové skladbě dominoval smrk (JANDA et al. 2010), i nyní je porost tvořen převážně smrkem. Byly nalezeny i další druhy dřevin, hlavní příměs tvoří jeřáb ptačí (6,8 %) s minimálním zastoupením pionýrských druhů dřevin, jako jsou vrby a břízy (<0,5 %). Podíl jeřábu v dřevinné skladbě se po narušení porostu zvýšil. Před disturbancí nebyl ve vrstvě stromového patra přítomen žádný jedinec jeřábu, v případě zmlazení do 1 m výšky byl jeho podíl 5 %, u zmlazení nad 1 m výšky méně než 1 % (SVOBODA 2005). V roce 2011 dosahoval jeřáb 15,3 %. Vyšší zastoupení jeřábu bylo způsobeno nastartováním růstu při změně světelných podmínek následkem disturbance lýkožroutem. V nynější skladbě jedinců $\geq 1,3$ m tvoří jeřáb 6,8 %, v případě zmlazení 14 %. Pokles početnosti jeřábu od roku 2011 je dán zejména vzrůstem nových jedinců smrku, nikoli např. důsledkem výrazné mortality jeřábu. Zastoupení jeřábu odpovídá běžnému výskytu v horských smrčinách, kdy podíl jeřábu je okolo 5 % (HOLEKSA et al. 2017). I když bývá jeřáb považován za pionýrskou dřevinu, způsob jeho šíření je od ostatních pionýrských dřevin odlišný, stejně tak jeho tolerance k zástínu. Typicky pionýrské druhy dřevin jsou krátkověké, světlomilné, jsou schopny šířit se na velké vzdálenosti a osidlovat porostní mezery po disturbancích (HOLEKSA & ZYWIEC 2005). Jeřáb je také světlomilný a schopný osidlovat narušené plochy, ovšem ve fázi semenáče je schopen snášet zástín (RASPE et al. 2000). Často se uchycuje pod dospělým porostem, kde může díky silné výmladnosti setrvávat i desetiletí (HOLEKSA et al. 2017). Jeho schopnost disperze je také nižší oproti jiným pionýrům, jelikož je omezena chováním ptáků přenášejících jeho semena (ZYWIEC & LEDWON 2008).

Minoritní zastoupení pionýrských dřevin v druhové skladbě (<0,5 %) může být dáno nedostatkem vhodných stanovišť. Při disturbanci porostu lýkožroutem nedochází k intenzivnímu narušení půdy, které by podpořilo uchycování pionýrských druhů dřevin, jako je tomu v případě vývrátů následkem vichřice (ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). V případě, že k takovým disturbancím v minulosti nedocházelo, se pionýrské dřeviny nemohly prosadit a tím pádem může být nedostatek mateřských stromů, které by byly schopné plodit semena a zajistit obnovu. Tyto dřeviny jsou také významněji poškozovány sněhem ve srovnání se smrkem, ale i s jeřábem (MARTINÍK & MAUER 2012). Malé zastoupení pionýrů v obnově na Trojmezné tedy může být dáno nedostatkem semen v kombinaci s nevhodnými podmínkami.

Zjištěná početnost živých jedinců se pohybovala v rozmezí 460–5 280 ks/ha, s průměrnou hodnotou 2 205 ks/ha. Taková početnost je v mezích hodnot, které byly zaznamenány v rámci dalších studií horských smrčín Střední Evropy (HOLEKSA et al. 2007, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011, BAČE et al. 2017, ČÍŽKOVÁ et al. 2020). Ve srovnání s rokem 2011, kdy byla průměrná hustota živých jedinců 416 ks/ha, je nynější početnost živých jedinců $\geq 1,3$ m výrazně vyšší. S odstupem 10 let je početnost živých jedinců nad 1,3 m dostatečná na všech plochách, včetně horních částí transektů, které byly před 10 lety téměř bez živých jedinců $\geq 1,3$ m.

Pro budoucí vývoj porostu je důležitá nejen početnost, ale i výška jedinců. Stěžejní jsou především jedinci vyšších výškových tříd, kteří mají oproti nižším jedincům výhodu a výrazně menší mortalitu (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004, HAVIRA et al. 2017, MACEK et al. 2017). Jedinci vyššího vzrůstu budou tvořit dominantní podíl v budoucím porostu (HAVIRA et al. 2017), který se nyní na Trojmezí formuje. I když byl rozpad mateřského porostu rychlý a intenzivní (odumřely téměř všechny stromy vyšší než 4 m; BAČE et al. 2015), výšková a tloušťková struktura živých jedinců je poměrně heterogenní (od 0,1 m do 14,9 m výšky a od 0 do 30 cm DBH). I 13 let po disturbanci se na plochách nachází stále pomalu rostoucí jedinci s výškou pod 20 cm, kteří se uchytili před či během disturbance dospělého porostu. Nynější obnova pochází z doby před disturbancí či jejího průběhu (POSPÍŠILOVÁ 2017), vzhledem k mezernatosti porostu a přítomnosti vhodných mikrostanovišť lze do budoucna očekávat i další uchycování jedinců zmlazení např. na mrtvém dřevě. Zároveň dominantní jedinci budou přirůstat 1 cm za rok, dá se tedy předpokládat, že rozpětí výšek a DBH se bude nadále zvětšovat. Jak je patrné z Obr. 3, v kategorii živých jedinců $\geq 1,3$ m jsou přítomni jedinci různých tloušťkových tříd (a tudíž i různých výškových tříd), zvláště ve spodní části zkoumaného území. Důvodem může být rozvolněný, pralesovitý charakter předchozího porostu v této části. V řídkém porostu je větší dostupnost světla a jedinci již přítomné obnovy mohou odrůstat rychleji než jedinci v silněji zapojené horní části.

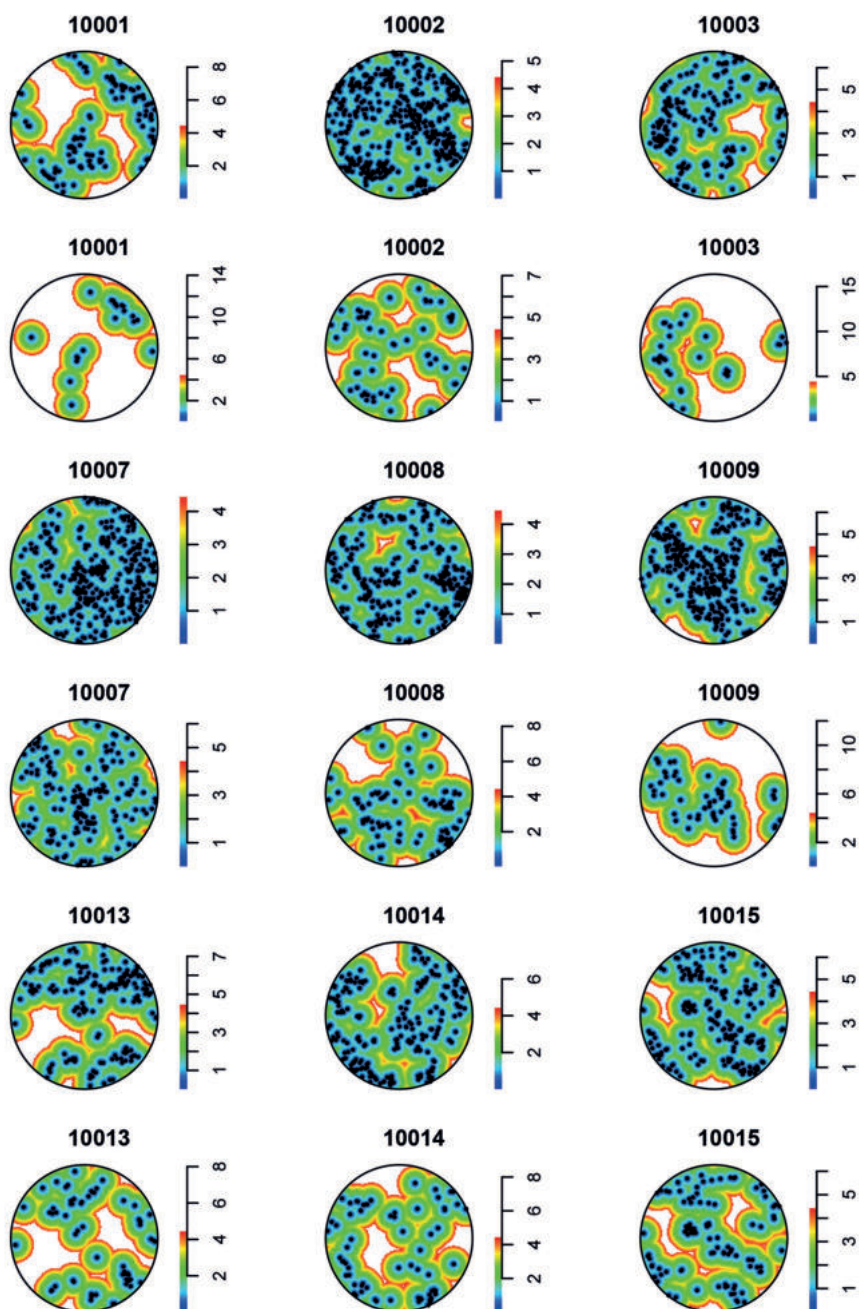
Na druhou stranu platí, že následkem rozsáhlé přírodní disturbance může teoreticky vzniknout porost, který je poměrně homogenní (ČADA et al. 2016). Růst semenáčků pod zápojem je v případě rychlého rozpadu lesa vlivem vichřice či lýkožrouta nastartován v relativně krátkém časovém období. Novou generaci tedy tvoří podobně velcí jedinci (ČADA et al. 2016).

Vliv nadmořské výšky

Maximální výška jedinců byla průkazně negativně ovlivněna rostoucí nadmořskou výškou. Vliv gradientu nadmořské výšky na výškovou strukturu porostu potvrdily i další studie (SVOBODA 2005, HOLEKSA et al. 2007, HAVIRA et al. 2016). S rostoucí nadmořskou výškou rostou klimatické extrémy a podmínky pro růst semenáčů nejsou ideální, především jsou limitující nižší průměrné roční teploty (SVOBODA et al. 2005).

Při testování vlivu nadmořské výšky na početnost jedinců nad 1,3 m v roce 2021 však nebyl tento vztah potvrzen. Některé studie uvádějí, že se tak děje zejména v případech již odrostlejší obnovy (HOLEKSA et al. 2007, HAVIRA et al. 2017). Důvodem odlišného výsledku může být relativně malý výškový gradient, nejnižší položená plocha se liší od nejvyšší o 100 výškových metrů, tudíž se vliv nadmořské výšky nemusel na početnost jedinců projevit.

Přesto je ale početnost mezi plochami značně variabilní, nejvíce početné plochy se vyskytují



Obr. 5. Mapy vzdáleností mezi jedinci pro sledovaná období 2021 (liché řady) a 2011 (sudé řady). Jedinci jsou reprezentováni body, vzdálenost k nejbližšímu sousedovi (v metrech) je vyznačena barevnou škálou. Plocha má poloměr 17,84 m. V případě plochy 10016 nebyli v roce 2011 nalezeni žádní jedinci překračující hranici 1,3 m výšky (prázdná plocha).

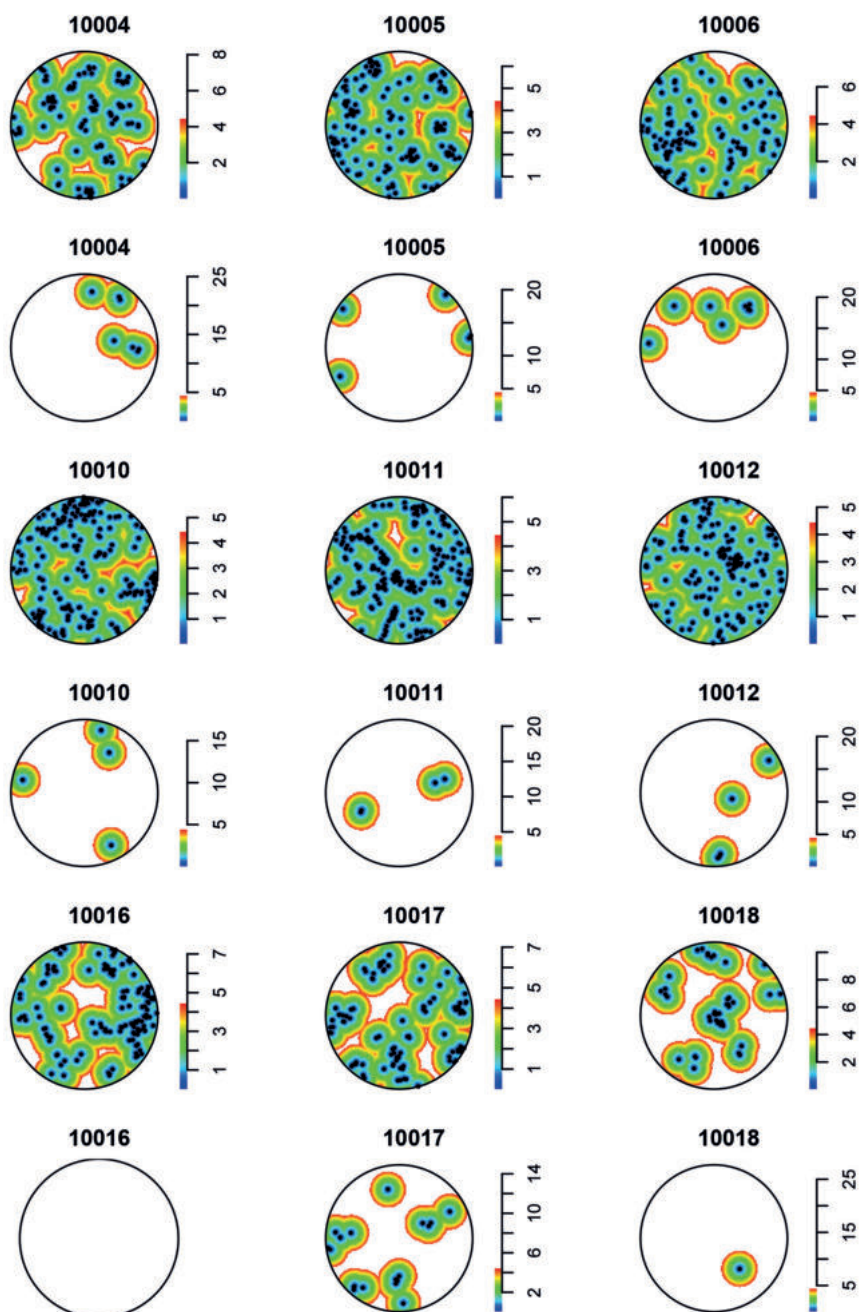


Fig. 5. Distance maps for plots in the years 2021 (odd rows) and 2011 (even rows). Individuals are represented by points, distance from the nearest individual (in m) by colour scale. Plot diameter is 17.84 m. There were no living individuals ≥ 1.3 m at plot 10016 in the year 2011 (blank plot).

v dolní části studijních transektů. Při nepotvrzení vlivu nadmořské výšky stojí za různou početností ploch jiný faktor. Početnost jedinců odrostlého zmlazení může být ovlivněna strukturou mateřského porostu (BAČE et al. 2015, ČERVENKA et al. 2020). SVOBODA (2005) zkoumal strukturu Trojmezenského pralesa před odumřením porostu vlivem lýkožrouta a zjistil, že plochy v horní části Trojmezenského pralesa mají signifikantně větší početnost stromů. Naopak dolní část pralesa měla spíše rozvolněný charakter. Jako možný důvod rozdílného charakteru částí území uvádí SVOBODA (2005) stanovištní podmínky, rozdílné vývojové stádium porostu a možný hospodářský zásah v horní části území na přelomu 18. a 19. století. Jak vysvětluje ČERVENKA et al. (2020), vyšší početnost jedinců nad 1,3 m ve spodních partiích území může být důsledkem právě rozdílné struktury mateřského porostu ve spodní a horní části. Mezi další faktory, které mají potenciál ovlivnit výskyt jedinců obnovy, patří expozice svahu a sklon (FIDEJ et al. 2018, BIANCHI et al. 2021) či půdní pH (KRAMER et al. 2014).

Prostorová struktura

Uspořádání živých jedinců na plochách má výrazně hloučkovitý charakter. V rámci této práce bylo zjištěno silné klastrování jedinců do vzdálenosti 8 m. K obdobnému výsledku došel i WILD et al. (2014), kdy zjistil významné shlukování semenáčů v horském smrkovém lese do vzdálenosti 9 m. Odrůstání smrku ve skupinkách popsaly i další studie (BAČE et al. 2009, JANDA et al. 2010, BAČE et al. 2015, MACEK et al. 2017). Agregovaná struktura je pro semenáčky velmi výhodná, poskytuje ochranu před drsným horským klimatem, pohybem sněhu i před okusem zvěří. Možné důvody takového uspořádání byly nastíněny již v rešeršní části práce, částečnou roli může hrát preference určitého mikrostanoviště (JANDA et al. 2007, ČERVENKA et al. 2020) či shromažďování semen v blízkosti kmenů dospělých stromů a souší (WILD et al. 2014). Kromě shluků je možné si na Obr. 5 také všimnout seskupení smrku v liniích. Takové uspořádání by mohlo naznačovat uchytávání semenáčků na ležícím mrtvém dřevě.

Dále byla porovnána prostorová struktura živých a mrtvých jedinců s cílem zjistit, zda mezi nimi existuje vztah. Výsledky odhalily silnou agregaci odrostlého zmlazení u stojících souší. Vztah mezi prostorovou strukturou obnovy a dospělými živými či odumřelými jedinci zjistili i WILD et al. (2014), BAČE et al. (2015), BIANCHI et al. (2021). Semena smrku, která jsou šířena větrem po sněhové pokrývce, se zachytávají v blízkosti živých jedinců a souší, respektive v prohlubni, která se kolem kmenů tvoří v důsledku rychlejšího tání sněhu. V těchto prohlubních se semena hromadí, navíc zde mají lepší podmínky pro vyklíčení a následné odrůstání (WILD et al. 2014).

Grafické znázornění početnosti (hustoty) jedinců (Obr. 5) ukazuje, že místa s vysokou hustotou jedinců původního porostu mají často vysokou hustotu živých jedinců. Naopak místa, kde bývala porostní mezera, jsou v mnoha případech bez výskytu živých jedinců i nyní, přestože početnost jedinců je velmi vysoká. K obdobným závěrům došel i BAČE et al. (2015). Od odumření mateřského porostu uplynulo teprve 13 let. Je tedy možné, že prostorová struktura živých jedinců se bude ještě měnit. Ovšem již nyní můžeme pozorovat obdobný prostorový vzorec, který se přenáší mezi generacemi lesa. Tento proces má významnou roli ve vývoji budoucího porostu. Můžeme předpokládat, že kvůli silné konkurenci v rámci skupinek se dospělosti dožije jen minimum jedinců, z každého hloučku jeden či dva (WILD

et al. 2014). Jelikož se skupinky vyskytují v blízkosti souší, budou přeživší smrky vyrůstat v místech svých předchůdců. Prostorová struktura původního lesa se tak přenáší na další generaci. Pokud tento vztah platí, dalo by se do budoucna odhadovat, že místa s vysokou početností stromů v mateřském porostu budou pravděpodobně více početná i v budoucnu. Naopak v místech, kde bývala porostní mezera, bude často porostní mezera i v novém porostu. Důvodem, proč v mnoha případech nedojde k obsazení porostních mezer, může být absence vhodných mikrostanovišť (JANDA et al. 2007), silnější konkurence vegetace (HOLEKSA et al. 2003) či shromažďování semen u kmenů stromů a stojících souší (WILD et al. 2014). Prostorová struktura se díky tomuto procesu nevytrácí ani při kompletním odumření dospělého lesa, jako tomu bylo v případě Trojmezenského pralesa. Hlavní struktury původního lesa zůstávají zachovány a nová generace bude odrazem generace předchozí.

Přestože od odumření původního stromového patra uběhla velmi krátká doba, Trojmezenský prales i v raných sukcesních stádiích svého vývoje určitě zůstal pralesem. Už nyní můžeme v nově vznikajícím porostu pozorovat některé znaky, které bychom mohli očekávat spíše u mnohem staršího lesa. Nová generace lesa je heterogenní z hlediska vertikální i horizontální struktury. Prostorová struktura obnovy je nepravidelná, agregovaná především kolem stojících souší. V porostu jsou místa s vysokou denzitou obnovy i místa zcela bez obnovy, porostní mezery zůstávají často zachovány. Stále je zde i dostatek mrtvého dřeva velkých rozměrů v různém stupni rozkladu. Všechny tyto znaky bývají často spojovány s pozdější fází vývoje lesa, kdy dojde k postupnému odumírání jedinců tvořících stromové patro, čímž se struktura lesa stává více heterogenní (DONATO et al. 2012). Tyto znaky se ale mohou objevit i v časnějším fázích vývoje, zejména tam, kde je přirozená obnova méně početná a rozvolněná, kde nedochází k uzavření zápoje. Díky pomalé, postupné obnově a kompetici s okolní vegetací dochází k rozrůznění vertikální struktury, kdy i mladý porost může být svou strukturou heterogenní (DONATO et al. 2012). Les na Trojmezské je zářným příkladem toho, kdy komplexní struktury porostů může být dosaženo mnohem dříve, než bychom mohli předpokládat.

ZÁVĚR

Nově vznikající porost je dostatečně prostorově i výškově heterogenní a v druhové skladbě opět dominuje smrk, stejně jako tomu bylo u předchozího porostu. Silná kůrovcová disturbance odstranila téměř kompletně stromové patro, ale nenarušila kontinuitu samotného lesa.

Důležitým zjištěním této práce je, že i po kompletním odumření stromového patra je les schopný se samovolně obnovit a prostorová struktura mateřského porostu se přenáší do další generace lesa. Živí jedinci, kteří budou jednou tvořit dospělý porost, vyrůstají v blízkosti svých předchůdců díky výrazné agregaci smrkových semenáčů u stojících souší. Prostorová struktura jedné generace lesa je tedy do velké míry odrazem generací předchozích.

Pochopení vývoje lesa po intenzivní přírodní disturbanci je podstatné nejen z hlediska porozumění přírodním procesům, které se odehrávají v původních ekosystémech bez významného vlivu člověka, ale i vzhledem k probíhajícím klimatickým změnám. V budoucnu se mohou přírodní disturbance odehrávat vlivem změny klimatu častěji a ve větší intenzitě. Bude důležitá otázka resilience ekosystémů. Z tohoto důvodu by měla být prostorová struktura sama o sobě chápána jako významný prvek, který určuje charakter budoucích lesních společenstev. Dlouhodobý monitoring trvalých výzkumných ploch přispívá k lepšímu pochopení fungování přirozených ekosystémů a jeho role s probíhající změnou klimatu roste.

Poděkování. Studie byla financována z programu „Podpora obnovy přirozených funkcí krajiny pro roky 2019–2023“ č. akce: 115V177002034 a také z projektu GAČR č. P503-22-05421S. Děkujeme A. Pachněvičové, A. Juříčkové, T. Málkové, M. Černému, A. Pavlišové a J. Tichému za pomoc se sběrem dat. Dále děkujeme dvěma anonymním recenzentům za cenné připomínky a doporučení, které pomohly vylepšit finální text.

LITERATURA

- BAČE R., SVOBODA M., JANDA P., MORRISSEY C., WILD J., CLEAR J., ČADA V. & DONATO D., 2015: Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. *Plos One*, 10: 1–18.
- BAČE R., SCHRUMAN J., BRABEC M., ČADA V., DESPRÉS T., JANDA P., LÁBUSOVÁ J., MIKOLÁŠ M., MORRISSEY R., MRHALOVÁ H., NAGEL T., NOVÁKOVÁ M., SEEDRE M., SYNEK M., TROTSIUK V. & SVOBODA M., 2017: Long-term responses of canopy-understory interactions to disturbance severity in primary *Picea abies* forests. *Journal of Vegetation Science*, 28: 1128–1139.
- BADDELEY A., DIGGLE P., HARDEGEN A., LAWRENCE T., MILNE R. & NAIR G., 2014: On tests of spatial pattern based on simulation envelopes. *Ecological Monographs*, 84: 477–489.
- BADDELEY A. & TURNER R., 2005: Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 12: 1–42.
- BADDELEY A. & GILL R., 1997: Kaplan-Meier estimators of interpoint distance distributions for spatial point processes. *Annals of Statistics*, 25: 263–292.
- BADDELEY A., 2010: Analysing spatial point patterns in R. Workshop notes (4.1). Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, 232 pp.
- BESAG J. & DIGGLE P., 1977: Simple monte carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics*, 26: 327–333.
- BEUDERT B., BERNSTEINOVÁ J., PREMIER J. & BÄSSLER C., 2018: Natural disturbance by bark beetle offsets climate change effects on streamflow in headwater catchments of the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 24: 21–45.
- BEUDERT B., BÄSSLER C., THORN S., NOSS R., SCHRÖDER B., DIEFFENBACH-FRIES H., FOULLOIS N. & MÜLLER J., 2014: Bark beetles increase biodiversity while maintaining drinking water quality. *Journal of the Society for Conservation Biology*, 8: 272–281.
- BIANCHI E., BUGMANN H., HOBI M. & BIGLER CH., 2021: Spatial patterns of living and dead small trees in subalpine Norway spruce forest reserves in Switzerland. *Forest Ecology and Management*, 494: 119315.
- ČADA V., MORRISSEY R., MICHALOVÁ Z., BAČE R., JANDA P. & SVOBODA M., 2016: Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 363: 169–178.
- ČERVENKA J., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J. & SVOBODA M., 2016: Changes in stand structure, dead wood quantity and quality in mountain spruce forest after severe disturbance. *Zprávy lesnického výzkumu*, 61: 254–261.
- ČERVENKA J., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J. & SVOBODA M., 2020: The structure of natural regeneration in a mountain spruce forest 5 years after parent stand dieback. *Silva Gabreta*, 26: 65–79.
- ČÍŽKOVÁ P., ČERVENKA J. & HUBENÝ P., 2020: Monitoring zmlazení dřevin v bezzásahovém území Národního parku Šumava [Monitoring of tree regeneration in non-intervention area of Šumava National park]. *Silva Gabreta*, 26: 81–97 (in Czech).
- DONATO D., CAMPBELL J., JERRY F. & PALMER M., 2012: Multiple successional pathways and precocity in forest development: can some forests be born complex? *Journal of Vegetation Science*, 23: 576–584.
- FIDEJ, G., ROZMAN A. & DIACI J., 2018: Drivers of regeneration dynamics following salvage logging and different silvicultural treatments in windthrow areas in Slovenia. *Forest Ecology and Management*, 409: 378–389.
- GETZIN S., DEAN CH., HE F., TROFYMOW J.A., WIEGAND K. & WIEGAND T., 2006: Spatial patterns and competition of tree species in a douglas-fir chronosequence on vancouver island. *Ecography*, 29: 671–682.
- GALIANO F., CASTRO I. & STERLING A., 1987: A test for spatial pattern in vegetation using a monte-carlo simulation. *The Journal of Ecology*, 75: 915–924.
- HÁJEK F. & SVOBODA M., 2007: Vyhodnocení odumírání horského smrkového lesa na Trojmezí (NP Šumava) metodou automatizované klasifikace leteckých snímků. *Silva Gabreta*, 13: 69–81.

- HAVIRA M., BAČE R., ČADA V. & SVOBODA M., 2017: Množství a výšková struktura odrostlého zmlazení v horském smrkovém lese Hrubého Jeseníku. *Zprávy lesnického výzkumu*, 62: 33–41.
- 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. *Ěkologia*, 24 : 263–276.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., FERENC S. & WODKA M., 2007: Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126: 303–313.
- HOLEKSA J., JALOVÍAR P., KUCBEL S., SANIGA M., SVOBODA M., SZEWCZY J., SZWAGRZYK J., ZIELONKA T., ZYWIEC M., 2017: Models of disturbance driven dynamics in the West Carpathian spruce forests. *Forest Ecology and Management*, 388: 79–89.
- JANDA P., BAČE R., SVOBODA M. & STARÝ M., 2010: Věková a prostorová struktura horského smrkového lesa v I. zóně „Trojmezna“ v NP Šumava. *Silva Gabreta*, 16: 43–59.
- JANDA P., SVOBODA M., BAČE R., ČADA V. & PECK J., 2014: Three hundred years of spatio-temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 330: 304–311.
- JONAŠOVÁ M. & PRACH K., 2004: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15–27.
- KOPÁČEK J., BAČE R., HEJZLAR J., KAŇA J., KUČERA T., MATĚJKA K., PORCAL P. & TUREK J., 2020: Changes in microclimate and hydrology in an unmanaged mountain forest catchment after insect-induced tree dieback. *Science of The Total Environment*, 720: 137518.
- KRAMER, K., BRANG P., BACHOFEN H., BUGMANN H. & WOHLGEMUTH T., 2014: Site factors are more important than salvage logging for tree regeneration after wind disturbance in Central European forests. *Forest Ecology and Management*, 331: 116–128.
- LEVERKUS A., LINDENMAYER S., THORN S. & GUSTAFSSON L., 2018: Salvage logging in the world's forests: Interactions between natural disturbance and logging need recognition. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 1140–1154.
- MACEK M., WILD J., KOPECKÝ M., ČERVENKA J., SVOBODA M., ZENÁHLÍKOVÁ J., BRŮNA J., MOSANDL R. & FISHER A., 2017: Life and death of *Picea abies* regeneration after stand-replacing bark-beetle outbreaks. *Ecological applications*, 27: 156–167.
- MARTINÍK A. & MAUER O., 2012: Snow damage to birch stands in Northern Moravia. *Journal of Forest Science*, 58: 181–192.
- MICHALOVÁ Z., MORRISSEY R., WOHLGEMUTH T., BAČE R., FLEISCHER P. & SVOBODA M., 2017: Salvage-logging after windstorm leads to structural and functional homogenization of understory layer and delayed spruce tree recovery in Tatra Mts., Slovakia. *Forests*, 8: 88.
- NEUHÄUSLOVÁ Z., BLAŽKOVÁ D., GRULICH V., HUSOVÁ M., CHYTRÝ M., JENÍK J., JIRÁSEK J., KOLBEK J., KROPÁČ Z., LOŽEK V., MORAVEC J., PRACH K., RYBNÍČEK K., RYBNÍČKOVÁ E. & SÁDLO J., 1998: Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky, textová část [Map of potential natural vegetation of the Czech Republic, explanatory text]. Academia, Praha, 341 pp. (in Czech).
- OULEHLE F., WRIGHT R.F., SVOBODA M., BAČE R., MATĚJKA K., KAŇA J., HRUŠKA J., COUTURE R.M. & KOPÁČEK J., 2019: Effects of bark beetle disturbance on soil nutrient retention and lake chemistry in glacial catchment. *Ecosystems*, 22: 725–741.
- POSPÍŠILOVÁ M., 2017: Succession of Norway spruce regeneration on dead wood on disturbance-affected and unaffected sites. Ms., diploma thesis, Czech University of Life Sciences, Prague, 31 pp. (Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences, Prague).
- RASPE O., FINDLAY C. & JACQUEMART A., 2000: *Sorbus aucuparia* L. *Journal of Ecology*, 88 : 910–930.
- RIPLEY B., 1976: The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, 13: 255–266.
- SEIDL R., THOM D., KAUTZ M., MARTÍN-BENITO D., PELTONIEMI M., VACCHIANO G., WILD J., ASCOLI D., PETR M., HONKANIEMI J., LEXER M., TROTSIUK V., MAIROTA O., SVOBODA M., FABRIKA M., NAGEL T. & REYER C., 2017: Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7: 395–402.

- SENF C., MÜLLER J. & SEIDL R., 2019: Post-disturbance recovery of forest cover and tree height differ with management in Central Europe. *Landscape Ecology*, 34: 2837–2850.
- SIPPOLA A.-L. & RENVALL P., 1999: Wood-decomposing fungi and seed tree cutting: A 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 115: 183–201.
- STOYAN H. & STOYAN D., 1994: *Fractals, random shapes, and point fields*. John Wiley & Sons Incorporated, 389 pp.
- STOYAN D. & STOYAN H., 1994. *Fractals, random shapes and point fields: methods of geometrical statistics* (Vol. 302). John Wiley & Sons Incorporated, 408 pp.
- SVOBODA M., JANDA P., NAGEL A. FRAVER S., REJZEK J. & BAČE R., 2012: Disturbance history of an oldgrowth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 23: 86–97.
- 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 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.
- SVOBODA M., 2005: Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. *Silva Gabreta*, 11: 43–62.
- SVOBODA M., 2003: Tree layer disintegration and its impact on understory vegetation and humus forms state in the Šumava National Park. *Silva Gabreta*, 9: 201–216.
- THORN S., BÄSSLER C., BRANDL R., BURTON P.J., CAHALL R., CAMPBELL J.L., CASTRO J., CHOI C.Y., COBB T., DONATO D.C., DURSKA E., FONTAINE J.B., GAUTHIER S., HEBERT C., HOTHORN T., HUTTO R.L., LEE E.J., LEVERKUS A.B., LINDENMAYER D.B., OBRIST M.K., ROST J., SEIBOLD S., SEIDL R., THOM D., WALDRON K., WERMELINGER B., WINTER M.B., ZMIHORSKI M. & MÜLLER J., 2018: Impacts of salvage logging on biodiversity: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55: 279–289.
- THORN S., BÄSSLER C., SVOBODA M. & MÜLLER J., 2017: Effects of natural disturbances and salvage logging on biodiversity – Lessons from the Bohemian Forest. *Forest Ecology and Management*, 388: 113–119.
- TURNER G., 2010: Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91: 2833–2849.
- VAN WAGNER C.E., 1968: The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest Science*, 14: 20–26.
- WILD J., KOPECKÝ M., SVOBODA M., ZENÁHLÍKOVÁ J., 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: 1327–1340.
- 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. *Silva Gabreta*, 17: 37–54.
- 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: 27 June 2022

Accepted: 15 September 2022

Příloha 1. Párová korelační funkce pro živé jedince $\geq 1,3$ m (2021). Šedá zóna znázorňuje obálku, která vznikla simulací náhodného uspořádání pro 99 opakování. Hodnota r na ose x představuje vzdálenost v metrech. Grafem byla proložena křivka párové korelační funkce nasbíraných dat. Pokud křivka dat prochází nad šedou obálkou, dochází k významnému shlukování. Pokud křivka prochází pod šedou obálkou, pak je rozmístění jedinců rovnoměrné. Pokud křivka dat náleží šedé obálce, mají zkoumaná data náhodnou strukturu.

Appendix 1. Pair correlation function for all live trees ≥ 1.3 m (2021). The grey area represents an envelope, which was created by simulating a random point process (99 iterations). The r -value on the x -axis shows a distance in metres. The envelope was prolonged with the data curve. If the curve is above the grey envelope, there is a strong clustering effect. If the curve is below the grey area, individuals are evenly distributed. If the curve belongs to the grey area, the pattern is completely random.

Pair correlation function for all alive trees >1.3m (2021)

