

30 let poté: Vývoj prostorové struktury lesa po kůrovcové disturbanci

Thirty years later: Spatial patterns and structural development following bark beetle outbreak

Tereza Gelnarová¹, Radek Bače¹, Josef Brůna³, Jaroslav Červenka²,
Marco Heurich^{4,5,6}, Tereza Klinerová³, Anna Růžičková³, Martin Macek³,
Miroslav Svoboda¹ & Jan Wild³

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

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

³ Institute of Botany, Czech Academy of Sciences, Zámek 1, CZ-25243 Průhonice, Czech Republic

⁴ Bavarian Forest National Park, Freyunger Str. 2, D-94481 Grafenau, Germany

⁵ Faculty of Environment and Natural Resources, University of Freiburg, Tennenbacher Straße 4,
D-79106 Freiburg, Germany

⁶ Institute of Forestry and Wildlife Management, University of Inland Norway, N-2480 Koppang,
Norway

Abstract

This study investigates the regeneration dynamics of a mountain spruce forest 30 years after large-scale disturbance by the bark beetle (*Ips typographus*), with the aim to describe the structure of the forest stand and evaluate tree mortality, growth and competition. In 2018 and 2023, all living trees (above 0.5 m) and deadwood were mapped within a permanent 20 ha study plot located in the core zone of the Šumava NP and the Bavarian Forest NP. The results showed that the species composition remained stable, with a dominance of Norway spruce (*Picea abies*) and an admixture of Rowan (*Sorbus aucuparia*). Density of live trees decreased slightly from 1079 to 1071 trees/ha. Over the five-year interval, tree height increased markedly: the 90th percentile rose from 5.81 m to 8.75 m, and mean height from 3.20 m to 4.58 m. Above-ground biomass more than doubled, from 17.99 t/ha to 40.38 t/ha. Mortality and ingrowth of new trees were almost balanced, with 4% of individuals dying and 3.5% of new individuals growing past the 0.5 m threshold.

Key words: natural regeneration, disturbance, mountain spruce forest, bark beetle

Úvod

Přírodní disturbance, jako jsou kůrovcové gradace či větrné polomy, jsou klíčovými hybateli dynamiky horských smrčín. Svým působením formují strukturu lesa, hrají podstatnou roli v cyklu živin, podílí se na vzniku nových mikrostanovišť a mění dostupnost zdrojů, čímž významně ovlivňují lesní biodiverzitu (FRANKLIN et al. 2002, TURNER 2010, SEIDL et al. 2017). V důsledku klimatické změny se však frekvence, intenzita i rozsah disturbancí stupňují a lesní ekosystémy tak čelí nevídaným změnám (SEIDL et al. 2017, SENF et al. 2019,

TURNER & SEIDL 2023). Například rostoucí teploty vzduchu společně se změnou distribucí srážek a častějším výskytem period sucha mohou vést k častějším gradacím populací lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), jelikož se s novými podmínkami mění fenologie druhu a životní cyklus se urychluje (HLÁSNÝ et al. 2021). Navíc vyšší teploty a nižší srážky snižují vitalitu stromů, které pak mohou být náchylnější k napadení kůrovcem. Změna klimatu proto vyvolává zásadní otázky ohledně schopnosti lesů se samovolně obnovit i po stále častějších a ničivějších disturbancích. Pochopení mechanismů obnovy horského smrkového lesa po rozsáhlé kůrovcové gradaci, jež zapříčinila odumření většiny dospělého porostu, je proto zcela zásadní. A to jak pro predikci budoucího vývoje horských smrčín, tak pro nastavení vhodných opatření pro zvyšování resilience lesních ekosystémů, což je v kontextu měnících se podmínek prostředí klíčové.

Vývoj horských smrčín po disturbanci je dnes už dobře popsán (HEURICH et al. 2009, SVOBODA et al. 2010, FISHER et al. 2015, ZEPPENFELD et al. 2015, ČADA et al. 2016, MACEK et al. 2017, ČERVENKA et al. 2019). Většina studií zkoumajících obnovu horského smrkového lesa se však zaměřuje zejména na prvních 10 až 20 let vývoje, kdy dochází k rychlým a nejvíce výrazným změnám ve struktuře lesa. Nicméně další důležitá fáze ve vývoji lesa nastává v době, kdy přirozená obnova dorůstá vyšších výšek a začíná formovat střední stromové patro. V této fázi hraje klíčovou roli rostoucí kompetiční tlak. Jak přirozená obnova odrůstá, boj o prostor k růstu, světlo, živiny či vodu se stává intenzivnějším. Na druhou stranu se může uplatňovat také facilitace. Stromy mohou vytvářet lepší podmínky pro růst svých sousedů např. zlepšováním lokálního mikroklimatu, ochranou před výkyvy teplot, větrem, sněhem, námrazou nebo poškozením od velkých herbivorů (WILD et al. 2014). Současně se mění i stanovištní podmínky, které se s odstupem času od disturbance stávají více stabilní. Mrtvé dřevo, nahromaděné v důsledku disturbance, se postupně rozkládá a vytváří tak vhodné mikrostanoviště pro uchycení semenáčků (BAČE et al. 2012). Nově vznikající porost se časem stává významným zdrojem semen, což může odstartovat další vlny přirozené obnovy. Všechny tyto procesy zásadně utvářejí charakter budoucího lesa a určují jeho další vývoj, avšak nedají se zachytit krátkodobým výzkumem.

Za účelem popsání dynamiky vývoje lesa po rozsáhlé disturbanci byla založena 20hektarová trvalá výzkumná plocha, která se nachází v jádrové zóně na hranici dvou národních parků – NP Šumava a NP Bavorský les (ČERVENKA et al. 2019). Porost na lokalitě byl zasažen kůrovcovou disturbancí, jež zapříčinila odumření naprosté většiny dospělých jedinců mezi roky 1995 a 1996. Nyní, 23–28 let od disturbance, se na lokalitě bez jakýchkoliv managementových zásahů formuje nové stromové patro lesa. Cílem této studie je: (i) popsat aktuální strukturu lesa před koncem třetího desetiletí po kůrovcové disturbanci, (ii) vyhodnotit přírůst, mortalitu a přibývání nových jedinců v pětiletém období 2018 až 2023, (iii) posoudit vliv vnitrodruhové kompetice na přírůst a mortalitu jedince a (iv) kvantifikovat mrtvou a živou biomasu.

METODIKA

Lokalita

Trvalá výzkumná plocha o rozloze 20 ha (400 × 500 m) byla založena v roce 2017 na hranici dvou národních parků NP Šumava a NP Bavorský les, v závěru Luzenského údolí (Příloha 1; ČERVENKA et al. 2019). V letech 1995–1996 byla lokalita zasažena intenzivní gradací lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), jež zapříčinila odumření horního stromového patra.

V roce druhého měření (2023) se porost na zájmové lokalitě nacházel ve fázi sukcese cca 27 let po disturbanci. Aktuální pokryvnost porostu dosahuje dle ortofoto snímků (mapy.cz) přibližně 65 %, přičemž charakter lesa je stále značně mozaikovitý a rozvolněný.

Studijní plocha se nachází v jádrových zónách obou národních parků ponechaných přirozenému vývoji, v nadmořské výšce 1170–1230 m n. m. Průměrná roční teplota se pohybuje okolo 4° C, průměrný úhrn srážek 1500 mm. Půdy jsou mělké a chudé, převažující půdní typ je podzol. V přirozené druhové skladbě dominuje smrk (*Picea abies*) s příměsí jeřábu (*Sorbus aucuparia*) (ČERVENKA et al. 2019).

Sběr dat

V roce 2018 byly na zájmové lokalitě pomocí technologie FieldMap (IFER-MMS 2016, <http://www.fieldmap.cz>) zaměřeny přesné pozice všech stromů (živých i mrtvých) s výškou $\geq 0,5$ m. V případě polykormonů dělených pod 1,3 m výšky byly všechny hlavní kmeny zaznamenány jako samostatné body. Dále byly zaměřeny všechny mrtvé stromy s výškou pod 0,5 m, jejichž tloušťka u báze kmene byla zároveň $>0,2$ m. U každého jedince byly kromě souřadnic zaznamenány i informace o druhu, statusu (živý či mrtvý), poškození (nepoškozen, ohnutý, zlomený).

U všech jedinců s výškou nad 1,3 m byla měřena tloušťka kmene ve výčetní výšce (DBH, diameter at breast height). U odumřelých stromů, jejichž výška byla nižší než 1,3 m v důsledku zlomení, byla tloušťka kmene měřena těsně pod bodem zlomu. Výška stromu byla změřena u všech jedinců s výškou $\leq 2,0$ m. Dále bylo náhodně vybráno 500 živých stromů s výškou nad 2,0 m (bez poškození), u kterých byla změřena výška. Tyto stromy byly měřeny za účelem zpřesnění modelu pro výpočet výšky u ostatních stromů.

Každý jedinec byl v terénu označen hliníkovým štítkem s jedinečným ID. V roce 2023 bylo provedeno opakované měření všech jedinců, kteří byli v terénu dohledáni na základě štítků. U každého jedince byla přeměřena výška/DBH a zaznamenán status (stále živý či odumřel). Také byli zaměřeni všichni nově přírostlí jedinci od roku 2018 s výškou nad 0,5 m.

Kromě živých stromů, stojících pařezů či souší bylo měřeno i mrtvé ležící dřevo pomocí metody LIS (line intersect sampling; VAN WAGNER 1968), sběr dat proběhl v roce 2024. Plocha byla rozdělena pomocí příčných a podélných transektů s rozstupem 40 m a všechny ležící kmeny protínající transekty byly zaznamenány. U každého kmene byla změřena tloušťka v místě protnutí a stupeň rozkladu podle vpichové metody (SIPPOLA & RENVALL 1999).

Analýza dat

K popsání základních charakteristik porostu, jako je početnost, výšková struktura, byly použity popisné statistiky (průměr, směrodatná odchylka, minimum, maximum). Pro jedince, u kterých nebyla měřena výška, byla tato hodnota dopočtena pomocí lineárního regresního modelu. Koeficienty pro výpočet byly odvozeny z regresního vztahu mezi DBH a výškou u referenčního vzorku 500 stromů, u nichž byly obě tyto hodnoty změřeny přímo v terénu. Cílem bylo získat jednotný velikostní parametr pro všechny jedince, včetně těch pod 1,3 m, a proto byla výška použita jako hlavní proměnná v analýzách přírůstu, mortality a kompetice. Tento přístup nám umožnil zohlednit i jedince nižší než 1,3 m, kteří by byli z analýz při použití DBH jako hlavní metriky automaticky vyloučeni. Zahrnutí menších jedinců, kteří bývají v obdobných studiích často opomíjeni, nám umožnilo získat více komplexní pohled na dynamiku obnovy lesa po disturbanci.

Pro hodnocení kompetice byl vypočítán kompetiční index na základě upraveného Hegyiho indexu (HEGYI 1974), kde byl DBH nahrazen výškou stromu. Výpočet indexu vycházel ze vzorce:

$$CI_i = \sum_{j=1}^n \left(\frac{H_j}{H_i} \cdot \frac{1}{d_{ij}} \right)$$

Kde CI_i je kompetiční index zájmového stromu i , H_j je výška sousedního stromu j , H_i je výška zájmového stromu i a d_{ij} je vzdálenost mezi stromy i a j .

Kompetiční index byl počítán v okruhu 6 m, aby byly zohledněny širší kompetiční vztahy mezi stromy. Kromě toho byl pro každého jedince určen počet sousedních stromů v okruhu 2 m, což umožnilo vyhodnotit přímou kompetici. Vzhledem k tomu, že cílem analýzy bylo posoudit vliv konkurenčního tlaku i jeho absence na růst stromů, byly do analýzy zahrnuty i stromy, u nichž byla zaznamenána redukce výšky mezi měřeními, např. v důsledku uschnutí či ulomení vrcholové části kmene. Tyto hodnoty nepředstavují chybu měření, ale odrážejí důsledky silné kompetice, a proto byly v modelu ponechány. Relevantní záporné hodnoty byly určeny na základě poznámky z terénního měření v roce 2023, kde byl uveden důvod snížení výšky.

Vztah mezi kompetičním indexem a přírůstem (rozdíl mezi výškou mezi lety 2018 a 2023) nebo mortalitou (od roku 2018 do roku 2023) byl analyzován pomocí generalizovaných aditivních modelů (GAM), které umožňují modelování nelineárních vztahů. Vzhledem k tomu, že výška stromu figurovala jak ve výpočtu přírůstu, tak v kompetičním indexu, i jako samostatná kovariáta v modelu, byla testována kolinearita mezi vysvětlujícími proměnnými. Pearsonův korelační koeficient mezi výškou a kompetičním indexem vyšel $-0,62$, což značí střední zápornou korelaci. Pro ověření vlivu kolinearit na funkčnost modelu byl použit test *concurvity* (nelineární obdoba kolinearit) s výsledkem $0,4$, který byl vyhodnocen jako přijatelný a v modelu byly ponechány všechny proměnné (RAMSAY et al. 2003).

Živá nadzemní biomasa byla odhadnuta pomocí alometrických rovnic podle PAJTÍKA et al. (2022) pro stromy vyšší než 1,5 metru a podle PAJTÍKA et al. (2018) pro stromy nižší než 1,5 metru. Objem ležícího mrtvého dřeva byl určen pomocí vzorce dle VAN WAGNERA (1968) a následně přepočten na obsah sušiny dle koeficientů pro jednotlivé stupně rozkladu (TEODOSIU & BOURIAUD 2012). Veškeré statistické analýzy a zpracování dat byly provedeny v prostředí R Studio (verze 4.4.1, RStudio Team, 2024).

VÝSLEDKY

Početnost a druhové složení

Mezi lety 2018 a 2023 došlo k mírnému poklesu hustoty živých stromů. Hustota stromů se snížila z 1079 jedinců/ha v roce 2018 (celkem 21 575 stromů) na 1071 jedinců/ha v roce 2023 (celkem 21 425 stromů).

Druhová skladba porostu zůstala ve sledovaném období stabilní. V druhovém složení dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*) s 96,5 %, druhou nejčastěji zastoupenou dřevinou byl jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) s podílem 2,86 % v roce 2018 a 3,15 % v roce 2023. Ostatní druhy, mezi něž patřil buk lesní (*Fagus sylvatica*), jedle bělokorá (*Abies alba*), břízy (*Betula* spp.), borovice (*Pinus* sp.) a olše (*Alnus* sp.), se vyskytovaly pouze sporadicky.

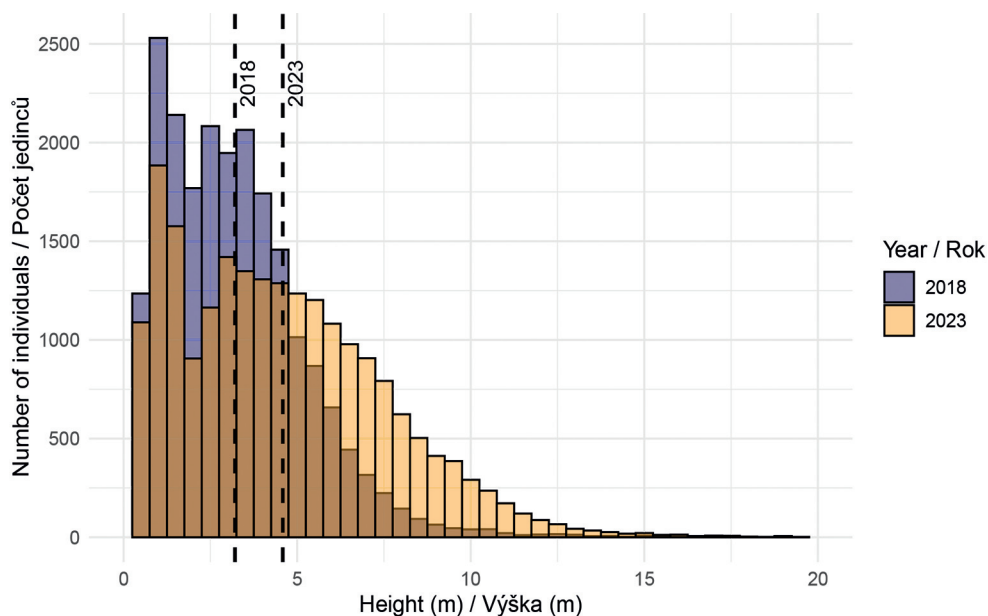
Výšková struktura

Histogram na Obr. 1 znázorňuje výškovou strukturu porostu a její změny mezi lety 2018 a 2023. V obou letech byl největší počet stromů zaznamenán ve výškovém intervalu 0,5–1 m, avšak v roce 2023 výrazně přibylo jedinců v rozmezí 5–10 m výšky. Zatímco v roce 2018 většina stromů nepřesáhla 5 m, během 5 let došlo k posunu výškové struktury směrem k vyšším jedincům. 90. kvantil výšky vzrostl z 5,8 m v roce 2018 na 8,75 m v roce 2023, průměrná výška stromu se zvýšila z 3,20 m (SD 2,02 m) na 4,58 m (SD 2,96 m). Průměrný absolutní výškový přírůstek během 5 let byl 1,52 m (SD 1,14 m).

Znatelný nárůst průměrné výšky spolu se zvýšením směrodatné odchylky ukazuje, že výšková struktura porostu se rozvíjí směrem k větší vertikální komplexitě. Stromy jsou zastoupeny napříč výškovými třídami, současně dochází k uchycování nových semenáčků, které přispívají k zachování heterogenní struktury porostu.

Mortalita a uchycování

Celkový počet odumřelých stromů v období 2018–2023 činil 876 jedinců (44 jedinců/ha), tedy 4 % z celkového počtu živých stromů v roce 2018. Většinu tvořil smrk ztepilý (*Picea abies*) s 806 uhynulými stromy, dále odumřelo 69 jedinců jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*)



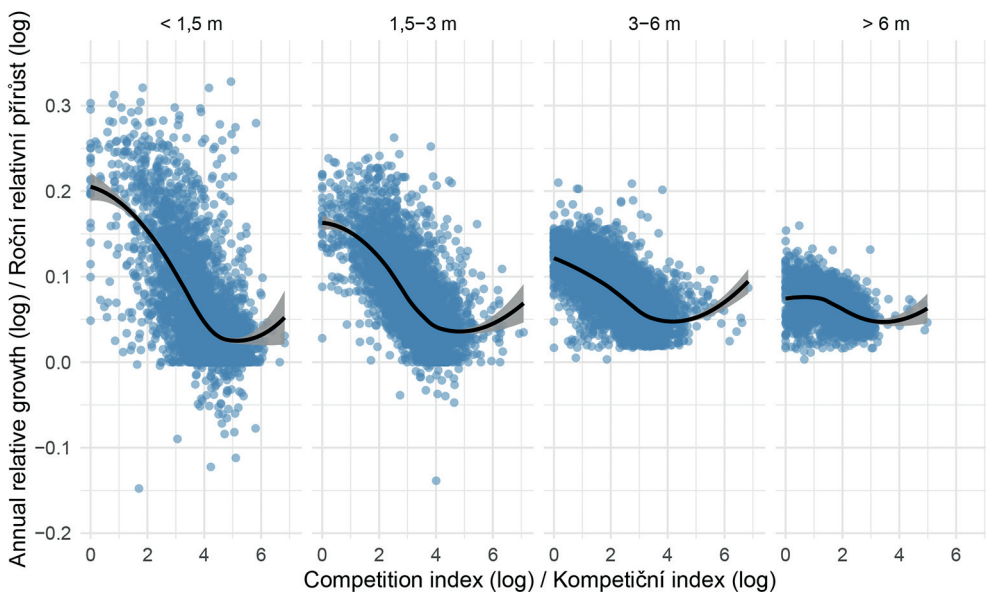
Obr. 1. Histogram rozložení výšek stromů v letech 2018 a 2023. Osa x znázorňuje výšku stromů v metrech (od 0,5 m), zatímco osa y počet jedinců v jednotlivých výškových intervalech po 0,5 m. Čárkované linie indikují průměrnou výšku pro každý rok. Sloupce pro oba roky jsou zobrazeny s průhledností pro lepší čitelnost.
Fig. 1. Histogram of tree height distribution in 2018 and 2023. The x-axis represents height in metres, while the y-axis shows the number of trees in each height interval. The interval corresponds to 0.5 m. Dashed lines indicate mean tree height for each year. Bars for both years are displayed with transparency for better readability.

a 1 olše (*Alnus* sp.). Mortalita u jeřábu byla vzhledem k jeho zastoupení v porostu (~3 %) vyšší než u smrku. Nejvyšší mortalita byla zaznamenána u menších stromů do výšky 1,5 m včetně, které představovaly 68 % všech odumřelých jedinců. Průměrná výška odumřelých stromů činila 1,3 m (SD 0,79 m, vztaženo k roku 2018).

Během sledovaného období bylo zaznamenáno 747 nových jedinců nad 0,5 m výšky (37,35 jedinců/ha), tedy 3,5 % — převažoval smrk ztepilý (611 jedinců), následovaný jeřábem ptačím (132 jedinců), a ojediněle se objevily i buk lesní (2 jedinci), borovice (1) a bříza (1). Při srovnání počtu odumřelých a nově zaznamenaných jedinců nad 0,5 m je patrné, že procesy mortality a dorůstání jsou do určité míry vyrovnané s mírnou převahou mortality.

Vliv kompetice na přírůst

Výsledky ukazují výrazný negativní vztah mezi kompeticí a výškovým přírůstem. Jak je vidět na obr. 2, největšího přírůstu ve všech výškových kategoriích dosahovali jedinci s nízkými hodnotami kompetičního indexu (Hegyiho index upraven pro výšku v logaritmickém měřítku). Obecně k poklesu přírůstku dochází již od hodnot mezi 0 a 1 (v logaritmické měřítku). Při



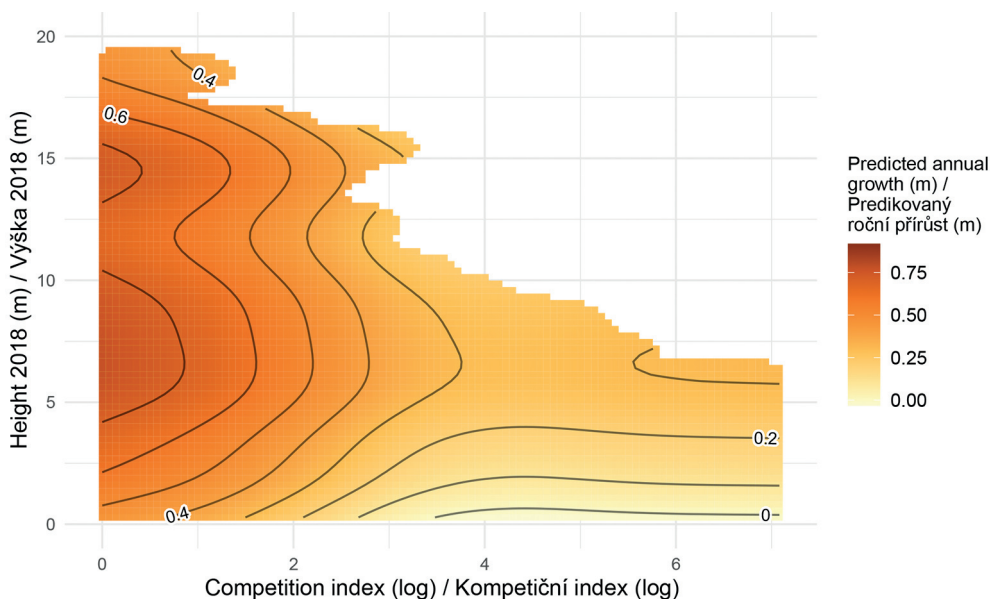
Obr. 2. Vztah ročního relativního přírůstu (v metrech) a kompetičního indexu (Hegyiho indexu upravený pro výšku) u stromů rozdělených podle jejich výchozí výšky v roce 2018: < 1,5 m, 1,5–3 m, 3–6 m a > 6 m. Obě osy byly logaritmičticky transformovány. Body znázorňují naměřené hodnoty přírůstů u jednotlivých stromů (přepočteno na 1 rok), černá křivka představuje vyhlazený trend a šedá obálka konfidenční interval. Záporné hodnoty byly ponechány záměrně, jelikož odrážejí reálné dopady konkurenčního tlaku nebo jeho absence.

Fig. 2. Height growth (in meters) plotted against a log-transformed competition index (Hegyí index) for trees stratified by their initial height in 2018: < 1.5 m, 1.5–3 m, 3–6 m and > 6 m. Values on both axis are log-transformed. Each pink point represents an individual tree's observed growth, while the black curve indicates a smoothed trend and grey envelope indicates confidence interval. Negative values were intentionally retained, as they reflect actual ecological impacts of competition or its absence.

srovnání trendu mezi výškovými kategoriemi je zřejmé, že u jedinců <1,5 m je vztah mezi kompeticí a přírůstem více výrazný a křivka má strmější sklon v porovnání s jedinci nad 3 m výšky. Navíc při hodnotách kompetice nad 4 se růst blíží 0, což značí, že malé stromy jsou vůči kompetici zvláště citlivé. U středních a vyšších jedinců (3–6 m, >6 m) je pokles růstu s rostoucí kompeticí také zřejmý, avšak méně výrazný, a i při rostoucím kompetičním tlaku si určitou míru přírůstu zachovávají. Při extrémně vysokých hodnotách se křivka výškového přírůstu vyšších stromů částečně vyrovnává a mírně stoupá, což může být ovlivněno nízkým počtem jedinců v této kategorii.

Generalizovaný aditivní model dále potvrzuje významný vliv kompetice a výšky jedince na přírůst ($p < 0,001$), což ukazuje i trendový povrch GAM (Obr. 3). U stromů do 1,5 m výšky predikovaný absolutní přírůst klesá zároveň s rostoucí kompeticí a při vysokých hodnotách zcela ustává. U vyšších jedinců je zřejmý vysoký absolutní přírůst při nízké úrovni kompetice, který s rostoucí kompeticí taktéž klesá, avšak i při vysokých hodnotách kompetičního indexu se drží na hodnotě okolo 0,3 m za rok. Model vysvětlil 71 % variability v datech.

Tyto výsledky podporují předpoklad, že kompetiční tlak významně ovlivňuje růst stromů,



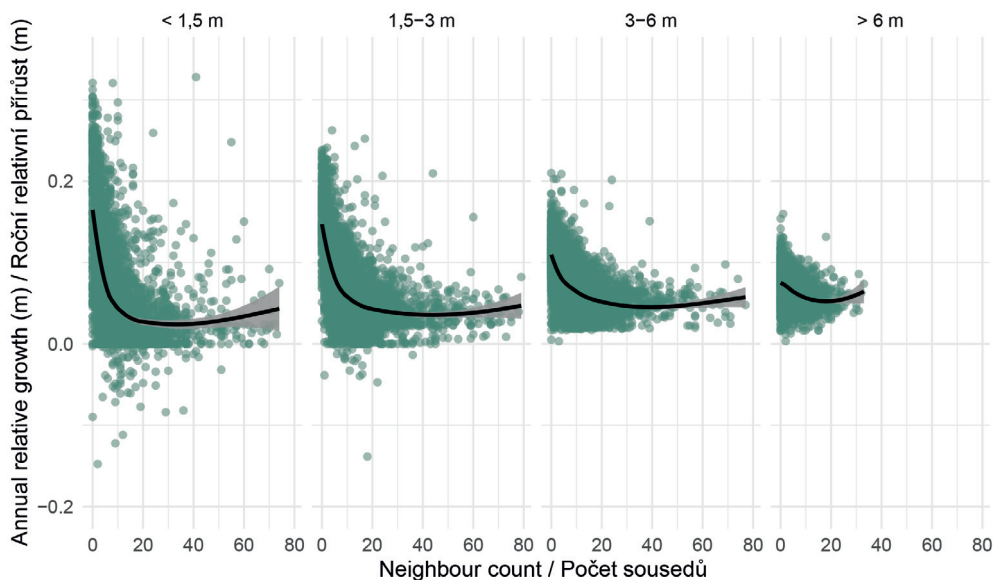
Obr. 3. Vztah mezi kompeticí a ročním absolutním výškovým přírůstem. Na ose x je Hegyiho kompetiční index pro výšku (rádius zvolen 6 m), na ose y je zobrazen výškový přírůst stromů mezi lety 2018 a 2023. Osa x je v logaritmickém měřítku. Černá křivka zobrazující trend byla odhadnuta pomocí zobecněného aditivního modelu (GAM).

Fig. 3. Relationship between competition and height growth. The x-axis displays the Hegyi competition index for height (radius 6 m), while the y-axis shows increment of tree height between years 2018 and 2023. The x-axis has a logarithmic scale. The black curve indicating general trend was estimated using generalized additive model (GAM).

přičemž závisí i na výchozí velikosti jedince. Výsledky také ukazují, že menší stromy jsou více citlivé vůči kompetičnímu tlaku ve srovnání s jedinci nad 3 m.

Stromy v okolí a přírůst

Pro zachycení přímé kompetice působící na stromy byl dále znázorněn vztah mezi výškovým přírůstem a počtem sousedních stromů ve vzdálenosti 2 m (Obr. 4). Tento jednoduchý ukazatel odráží bezprostřední prostorový vztah mezi jedinci a vykazuje obdobný trend jako index kompetice — výrazný pokles přírůstu s rostoucím počtem sousedů. Stejně jako v případě kompetičního indexu jsou nejvíce negativně ovlivněni jedinci pod 1,5 m výšky, jejichž růst při vyšším počtu okolních stromů (>20) stagnuje, stromy v kategorii 1,5–3 m vykazují obdobný, ale mírnější trend. Naopak u stromů nad 6 metrů je křivka nejmírnější a pokles v růstu není tolik výrazný. Také je patrné, že stromy rostoucí soliterně nebo pouze s malým počtem sousedů mají značný rozptyl v přírůstu a u mnoha z nich dochází k meziročnímu nárůstu výšky o více než 20 %.



Obr. 4. Vztah mezi počtem stromů v blízkém okolí ($r = 2$ m) a ročním relativním přírůstem ($\log(\text{výška 2023}/\text{výška 2018})$) v jednotlivých výškových kategoriích: <1,5 m, 1,5–3 m, 3–6 m a >6 m. Na ose x je počet sousedících stromů do vzdálenosti 2 m od každého stromu, na ose y je zobrazen relativní roční výškový přírůst stromů mezi lety 2018 a 2023. Zelené body reprezentují jednotlivé stromy, černá křivka zobrazující trend byla odhadnuta pomocí zobecněného aditivního modelu (GAM), šedá obálka představuje konfidenční interval. Záporné hodnoty byly ponechány záměrně, jelikož odrážejí reálné dopady konkurenčního tlaku.

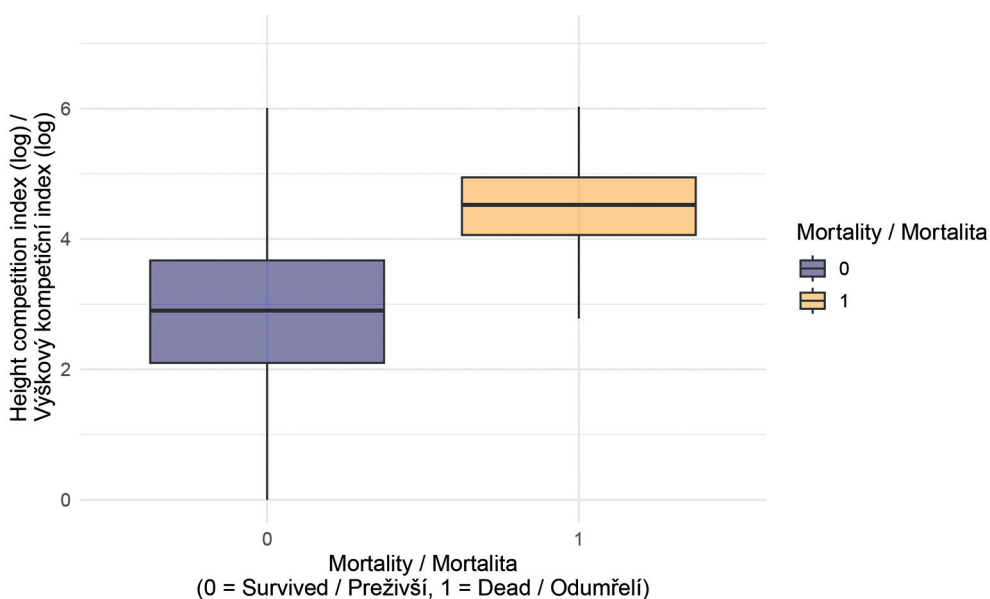
Fig. 4. Relationship between number of neighbouring trees ($r = 2$ m) and relative annual growth ($\log(\text{height 2023}/\text{height 2018})$) by height classes: <1.5 m, 1.5–3 m, 3–6 m and >6 m. The x-axis shows the number of neighbouring trees within 2 m of each tree, the y-axis shows tree height growth between 2018 and 2023. The green points represent individual trees, the black curve showing the trend was estimated using a generalised additive model (GAM), and the grey ribbon shows the confidence interval. Negative values were intentionally retained, as they reflect actual ecological impacts of competition.

Vliv kompetice na mortalitu

Jak ukazuje krabicový graf na Obr 5., jedinci, jež odumřeli mezi roky 2018 až 2023, byli v průměru pod vyšším kompetičním tlakem ve srovnání s přeživšími stromy. Průměrná hodnota kompetičního indexu odumřelých jedinců byla 109 (SD 85,1), zatímco průměrná hodnota pro přeživší byla 32,2 (SD 48,2). Tento rozdíl poukazuje na to, že zvýšená hustota okolních stromů či přítomnost mohutnějších jedinců v bezprostředním okolí může hrát klíčovou roli úmrtnosti menších stromů.

Analýza mortality pomocí zobecněného aditivního modelu (GAM) ukázala silnou interakci mezi výchozí výškou a konkurenčním tlakem (logaritmovaný Hegyiho index). Jak je vidět na Obr. 6, jedinci nižší než 1 m vykazovali prudký nárůst pravděpodobnosti mortality (až 30–40 %) při středních až vyšších hodnotách kompetičního indexu (log Hegyi index ≥ 4). Naproti tomu vyšší stromy (>3 m) měly pod obdobným konkurenčním tlakem téměř nulovou mortalitu, což naznačuje, že větší jedinci jsou méně náchylní k odumření vlivem kompetice.

Skupiny odumřelých a přeživších jedinců byly srovnány i z hlediska počtu sousedů v blízkém okolí (2 m). Z porovnání vyplynulo, že průměrný počet sousedů se mezi přeživšími a odumřelými významně liší ($p < 0,001$). Přeživší měli průměrný počet sousedů 9,78 (SD 9,94),



Obr. 5. Porovnání kompetičního indexu mezi přeživšími a odumřelými stromy. Na ose x jsou dvě skupiny dle mortality, na ose y je hodnota Hegyiho výškového indexu v logaritmickém měřítku. Index byl spočten na datech z roku 2018, aby odrazil výchozí kompetici. Medián indexu pro obě skupiny je vyznačen tlustou čarou uprostřed boxů, hranice boxu pak představují rozpětí 1. a 3. kvartilu.

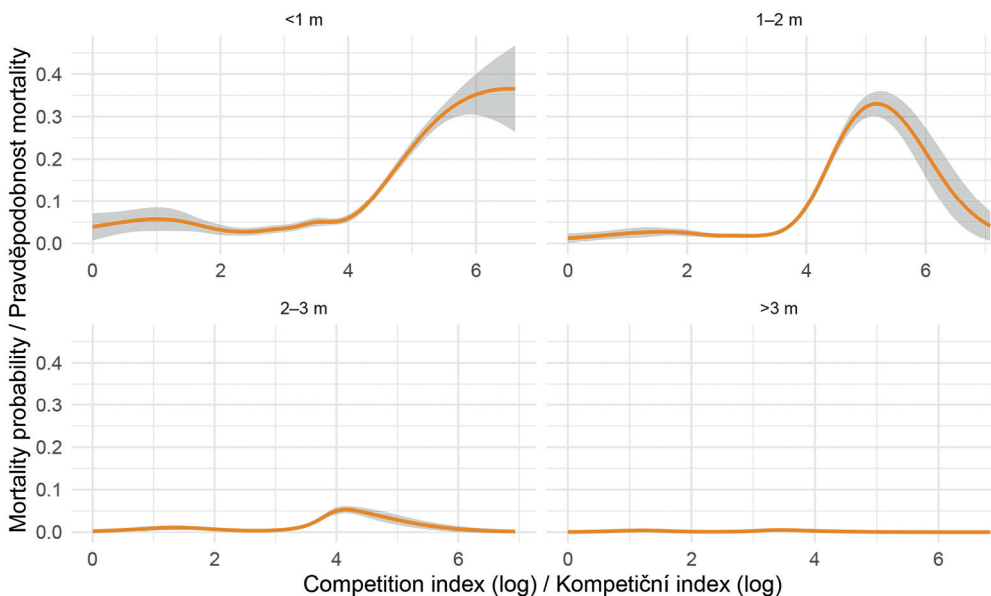
Fig. 5. Comparison of the height competition index between survive and dead trees. The x-axis shows two mortality groups, the y-axis shows competition index on a logarithmic scale. The competition index was calculated on 2018 data to reflect the baseline competition. The median for both groups is indicated by the thick line in the middle of the boxes, and the box borders represent the range of 1st and 3rd quartiles.

zatímco odumřelé stromy měly v průměru 20,5 sousedů (SD 15,4). Z toho plyne, že jedinci v menších skupinkách mají vyšší šanci na přežití, pravděpodobně v důsledku nižšího kompetičního tlaku (o světlo, vodu a živiny) oproti jedincům rostoucím ve skupinách. To potvrzuje i rozdělení jedinců na solitéry (žádný soused v okolí 2 m) a stromy rostoucí ve skupinách (1 a více okolních susedů), kdy mortalita solitérně rostoucích jedinců činila pouze 1,2 %, zatímco u stromů ve skupinách dosahovala 4,1 %.

Nadzemní biomasa

V období 2018–2023 došlo k výraznému nárůstu nadzemní biomasy živých stromů. Celková biomasa vzrostla z 17,99 t/ha na 40,38 t/ha, tedy o více než dvojnásobek. Tento výrazný nárůst svědčí o intenzivním růstu stromů a jejich schopnosti tvořit velké množství nadzemní biomasy v poměrně krátkém časovém horizontu.

Při pohledu na rozložení biomasy mezi nižšími stromy do 2 m a vyššími je zřejmé, že nižší stromy tvoří jen zlomek z celkové biomasy. V roce 2018 činila biomasa stromů pod 2 m 0,128 t/ha, v roce 2023 pouze 0,028 t/ha. Přestože biomasa stromů nad 2 m se během 5 let zdvojnásobila, množství akumulované biomasy u nižších stromů naopak pokleslo. Tento



Obr. 6. Predikovaná pravděpodobnost mortality dle výškových tříd, vycházející ze zobecněného aditivního modelu (GAM). Graf zobrazuje 4 výškové kategorie: <1 m, 1–2 m, 2–3 m a >3 m. Vyšší třídy byly sloučeny do jedné kategorie >3 m z důvodu, že mortalita se u stromů nad 3 m již neměnila a blížila se 0. Žlutá křivka znázorňuje odhad pravděpodobnosti odumření v závislosti na logaritmicky transformovaném Hegyho indexu pro medián výšky dané kategorie. Šedá obálka představuje interval ± 1 směrodatné chyby odhadu.

Fig. 6. Predicted mortality probability by height class, based on a generalized additive model (GAM). Each panel represents one of four height categories: <1 m, 1–2 m, 2–3 m, and >3 m. The higher classes were merged into one category >3 m because mortality no longer varied for trees above 3 m and was close to 0. The yellow line shows the estimated probability of mortality across the observed range of log (Hegy Index) for the median tree height in each class, while the shaded ribbon indicates ± 1 standard error.

pokles je pravděpodobně způsoben odrůstáním stromků do vyšších výškových tříd, ale také silným kompetičním tlakem na menší jedince spolu se zvýšenou mortalitou v této kategorii.

Mrtvé dřevo

Celkový objem ležícího mrtvého dřeva byl 208,47 m³/ha a celková biomasa byla odhadnuta na 39,4 t/ha, přičemž největší podíl tvořil 4. a 5. stupeň rozkladu. Biomasa podle jednotlivých tříd rozkladu činila: 0,015 t/ha (stupeň 1), 3,88 t/ha (stupeň 2), 8,90 t/ha (stupeň 3), 15,90 t/ha (stupeň 4) a 10,72 t/ha (stupeň 5).

DISKUSE

Před téměř 30 lety byla lokalita zasažena intenzivní kůrovcovou gradací, která zapříčinila odumření stromového patra (ČERVENKA et al. 2019), a nyní se na lokalitě přirozeně obnovuje nový porost. Druhová skladba dřevin zůstala i přes rozsáhlou disturbanci stabilní – stále výrazně dominuje smrk ztepilý se zastoupením 97 %, mírně se zvýšilo zastoupení jeřábu. Obdobnou stabilitu druhového složení horských smrčín navzdory silné disturbanci zaznamenaly i další studie z podobných oblastí (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004, HEURICH et al. 2009, ZEPPENFELD et al. 2015, MACEK et al. 2017, ČERVENKA et al. 2020). Mírný pokles početnosti živých jedinců na lokalitě (o 14 jedinců/ha) je pravděpodobně důsledkem samovolného prořezávání, kdy se zvyšuje mortalita v důsledku silné kompetice mezi jedinci (ZEIDE 2010). Zároveň porost kontinuálně doplňují nově dorůstající jedinci, což je důsledkem variabilní prostorové i výškové struktury porostu, která přetrvává i po 30 letech od disturbance.

Výšková struktura se od roku 2018 do roku 2023 posunula směrem k vyšším jedincům, což indikuje intenzivní růstovou fázi mladého lesa. Ta je dána dostatkem světla, nepřítomností limitujícího horního stromového patra, případně uvolněním živin rozkladem mrtvého dřeva a svrchních půdních horizontů (MACEK et al. 2017). Tomu odpovídá i více než dvojnásobné navýšení nadzemní biomasy živých stromů během 5 let, což značí vysokou schopnost akumulace biomasy, a potažmo uhlíku, v nově se formujícím lesním porostu.

Mortalita stromů na ploše (~4 % během 5 let) byla patrná nejvíce u nižších jedinců do 1,5 m, zatímco u vzrostlejších stromů byla minimální. Tento jev je očekávaný – menší semenáče více podléhají konkurenčnímu tlaku a abiotickým vlivům (např. sucho, mráz, sníh), což vede k jejich odumírání. S rostoucí výškou však pravděpodobnost odumření prudce klesá (MACEK et al. 2017). Zjištěná mortalita odpovídá roční úmrtnosti <1 %, což je hodnota dokonce srovnatelná s hodnotami stromů (DBH ≥7 cm) z přirozených dospělých horských smrčín (SYNEK et al. 2020). Zároveň byla mortalita vyvažována dorůstáním nových jedinců (3,5 %), kteří dosáhli výšky 0,5 m a uchycují se často na nových, dosud neosídlených místech. Tito noví jedinci nejen kompenzují mortalitu, ale i rozšiřují věkovou strukturu porostu a zvyšují tak jeho odolnost vůči budoucím disturbancím. Celkově nízká míra mortality a současné dorůstání nových semenáčků ukazují na pokračující sukcesi lesního společenstva směrem k porostu s bohatou strukturou. Zaznamenání nových jedinců vypovídá i o dostupnosti vhodných mikrostanovišť pro uchycování a dostupnosti semen – tím může být mrtvé dřevo, které bylo na lokalitě nahromaděno v důsledku kůrovcové gradace během let se postupně rozkládá a nyní může tvořit vhodná stanoviště pro obnovu smrku (ZIELONKA 2006). Zároveň porost, který se na lokalitě formuje, je potenciálním zdrojem semen a tím i dalších vln obnovy na lokalitě.

Kompetice se spolu s výškou jedince ukázala jako jeden z klíčových faktorů ovlivňující přírůst a mortalitu stromů. Jak se očekávalo, s rostoucím kompetičním tlakem se zvyšuje pravděpodobnost odumření, nejvýrazněji pro stromy do 1,5 m. Tato zjištění odpovídají dalším studiím, kdy byla zaznamenána vyšší mortalita menších jedinců v místech s vysokou hustotou okolních stromů (DEPRÉS et al. 2017). Negativní vliv má kompetice i na přírůst, opět nejvíce negativně ovlivňuje jedince pod 1,5 m výšky, jejichž růst se zvyšující se kompeticí téměř ustává. Díky nízké výšce mají jedinci omezený přístup ke světlu a dalším zdrojům, zároveň jsou pod tlakem okolní vegetace.

Při srovnání soliterně rostoucích stromů a jedinců rostoucích ve hloučcích se ukázalo, že soliterně rostoucí stromy dosahovaly nejen většího přírůstu, ale i větší pravděpodobnosti přežití. Zatímco během období těsně po disturbanci je shlukování obnovy na vhodných mikrostanovištích běžné a přináší s sebou i druhotné výhody, např. ochranu proti drsnému horskému klimatu, sněhu či okusu, s postupným odrůstáním porostu se tento vztah mění. Čím je porost starší a jedinci větší, tím významně sílí kompetice mezi stromy v rámci shluků, která v určitém bodě převáží nad facilitací a mezidruhovou kompeticí s rostlinami bylinného patra.

Z každého hloučku jedinců nakonec přežije do dospělosti jen jeden či dva jedinci (WILD et al. 2014), soliterní růst se proto stává výhodnější. Navíc i stanovištní podmínky se postupně mění a stabilizují, tudíž negativní dopad vnějších vlivů se stává přijatelnější než silný kompetiční tlak uvnitř skupinek.

ZÁVĚR

Tato studie popisuje strukturu a vývoj horského smrkového lesa po rozsáhlé kůrovcové disturbanci. Výšková struktura se během 5 let posunula směrem k větším jedincům, což ukazuje na intenzivní růstovou fázi porostu. Byl zaznamenán více než dvojnásobný nárůst nadzemní biomasy. Klíčovými faktory ovlivňující přírůst a mortalitu se ukázaly kompetice a výška jedince. U menších jedinců se kompetiční tlak projevuje úplným zastavením růstu a především vyšší mortalitou. Přestože byl zaznamenán mírný pokles hustoty živých stromů, populace je doplňována novými jedinci, kteří dorostli nad výšku 0,5 m a uchycují se často na nových, dosud neosídlených místech. Tyto nové stromky nejen kompenzují mortalitu, ale i rozšiřují věkovou strukturu porostu a činí ho tak stabilnějším vůči vlivu budoucích disturbancí. Téměř 30 let po plošné kůrovcové disturbanci se tak na lokalitě vyvíjí mladý smrkový porost s heterogenní strukturou, která je vertikálně i horizontálně variabilní.

Poděkování. Studie byla financována z programu Národní plán obnovy – Podpora obnovy přirozených funkcí krajiny (akce č. 115V342002020), registrovaného Správou NP Šumava, a dále podpořena Správou NP Bavorský les. Práce byla také financována Interní grantovou agenturou ČZU (projekt č. A_28_24-43110/1312/3111) a projektem TA ČR DivLand SS02030018. Autoři z Botanického ústavu děkují za podporu dlouhodobého koncepčního rozvoje Botanického ústavu AV ČR, v. v. i. (RVO: 67985939).

LITERATURA

- BAČE R., SVOBODA M., POUŠKA V., JANDA P. & ČERVENKA J., 2012: Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management*, 266: 254–262.
- 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.
- ČADA V., MORRISSEY R.C., 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., BRŮNA J., WILD J., SVOBODA M. & HEURICH M., 2019: Mapping of mountain temperate forest recovery after natural disturbance: a large permanent plot established on Czech-German border. *Silva Gabreta*, 25: 31–41.
- 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.
- DESPRÉS T., VÍTKOVÁ L., BAČE R., ČADA V., JANDA P., MIKOLÁŠ M., SCHURMAN J.S., TROTSIUK V. & SVOBODA M., 2017: Past disturbances and intraspecific competition as drivers of spatial pattern in primary spruce forests. *Ecosphere*, 8: e02037.
- FRANKLIN J., SPIES T., VAN PELT R., CAREY A., THORNBURGH D., BERG D., LINDENMAYER D., HARMON M., KEETON W., SHAW D., BIBLE K. & CHEN J., 2002: Disturbances and structural development of 19 natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 115: 399–423.
- HEGYI F., 1974: A simulation model for managing jack-pine stands. In: Growth models for tree and stand simulation, FRIES J. (ed.). Royal College of Forestry, Department of Forest Yield Research, Research Notes 30, Stockholm, p. 74–90.
- 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.
- HLÁSNÝ T., ZIMOVÁ S., MORGANIČOVÁ K., ŠTĚPÁNEK P., MODLINGER R. & TURČÁNI M., 2021: Devastating outbreak of bark beetles in the Czech Republic: Drivers, impacts, and management implications. *Forest Ecology and Management*, 490: 119075.
- JONÁŠOVÁ M., 2013: Přírodní disturbance – klíčový faktor obnovy horských smrčín [Natural disturbances – a key factor in the regeneration of mountain spruce forests]. *Živa*, 5: 216–219 (in Czech).
- JONÁŠOVÁ M. & PRACH K., 2004: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15–27.
- 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.
- PAJTÍK J., KONÓPKA B. & ŠEBEŇ V., 2018: Mathematical biomass models for young individuals of forest tree species in the region of the Western Carpathians. National Forest Centre – Forest Research Institute Zvolen, Zvolen, 89 pp.
- PAJTÍK J., KONÓPKA B. & ŠEBEŇ V., 2022: Allometric models for estimating aboveground biomass of young Norway spruce trees in the Western Carpathians, Slovakia. *Central European Forestry Journal*, 68: 202–211.
- RAMSAY T.O., BURNETT R.T. & KREWSKI D., 2003: The effect of concavity in generalized additive models linking mortality to ambient particulate matter. *Epidemiology*, 14: 18–23.
- 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.
- SEIDL R., TURNER M., 2022: Post-disturbance reorganization of forest ecosystems in a changing world. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119: e2202190119.
- 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.
- SYNEK M., JANDA P., MIKOLÁŠ M., NAGEL T.A., SCHURMAN J.S., PETTIT J.L., TROTSIUK V., MORRISSEY R.C., BAČE R., ČADA V., BRANG P., BUGMANN H., BEGOVIČ K., CHASKOVSKYY O., DUŠÁTKO M., FRANKOVIČ M., KAMENIAR O., KNÍŘ T., KOZÁK D., LANGBEHN T., MÁLEK J., RODRIGO R., SAULNIER M., TEODOSIU M.,

- VOSTAREK O. & SVOBODA M., 2020. Contrasting patterns of natural mortality in primary *Picea* forests of the Carpathian Mountains. *Forest Ecology and Management*, 457: 117734.
- 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.
- TEODOSIU M. & BOURIAUD O., 2012: Deadwood specific density and its influential factors: a case study from a pure Norway spruce old-growth forest in the Eastern Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 283: 77–85.
- 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 M., 2010: Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91: 2833–2849.
- TURNER M. & SEIDL R., 2023: Novel disturbance regimes and ecological responses. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 54: 63–83.
- VAN WAGNER C., 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.
- ZEIDE B., 2010: Comparison of self-thinning models: an exercise in reasoning. *Trees*, 24: 1117–1126.
- ZIELONKA T., 2006: When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17: 739–746.
- ZEPPENFELD T., SVOBODA M., DEROSE R., HEURICH M., MULLER J., ČÍŽKOVÁ P., STARÝ M., BAČE R. & DONATO D., 2015: Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self-replacement. *Journal of Applied Ecology*, 52: 1402–1411.

Received: 30 April 2025

Accepted: 29 July 2025

Příloha 1. Mapa trvalé výzkumné plochy na hranici NP Šumava a NP Bavorský les.
Appendix 1. Map of the permanent research plot at the border of Šumava NP and Bavarian Forest NP.

