Sekundární sukcese smrku ztepilého (*Picea abies* /L./ Karst.) v oblasti Medvědí hory (I. zóna NP Šumava Modravské slatě) [1]

Jan Bednařík

Abstract

This work focuses on the structure and development of the Norway spruce forest stand in the area of the Medvědí Mt., known as the Jewish Forest. Since the area of interest is relatively large and for a relatively long period of time it was exposed to virtually no human activity, it is often compared to non-intervention management areas where the tree layer succumbed to a bark beetle attack – even though the forest structure and dynamics was actually significantly affected by logging and livestock grazing. The study aimed to describe the disturbances which had occurred in the area and the progress of the subsequent forest succession which had resulted in the current structure of the forest stand, and to determine the level of similarity with non-intervention management forests. To that end, a total of 10 research plots of 0.25 ha were established in the area of the Medvědí Mt. and for each of them a record was created, listing the positions and dendrometrical characteristics of trees (height ≥ 1.3 m), natural regeneration (height < 1.3 m) and deadwood. From every eligible individual with DBH ≥ 10 cm, an increment core was extracted at the height of 1.3 m. The increment cores were used to identify events indicating past disturbances, i.e. marks of: 1) an abrupt, sustained and large increase in growth (the release from suppression) and 2) a rapid early growth rate (the gap origin of trees). The analysis revealed disturbances in the middle of the 19th century and in the early 20th century which had removed a major part of the tree layer. In areas not affected by livestock grazing, forest stands regenerated within 20–40 years of the disturbances and then the population growth slowed down and stopped. In waterlogged locations in the western part of the area of interest there developed a multi-aged, multi-layered closed forest with a comparatively high density of living trees (124–700 ha^{-1}) and dead trees (136–212 ha^{-1}) , a relatively high basal area (29–40 $m^2.ha^{-1}$) and a sufficient amount of natural regeneration (1072–1596 ha^{-1}) and lying deadwood (7–136 $m^3.ha^{-1}$). The forest stands on the northern and eastern slopes are relatively even-aged and uniform and have a rather low density of living trees (148–236 ha^{-1}) as well as dead trees (12–28 ha^{-1}). The basal area is, considering the density, relatively high (29–39 $m^2.ha^{-1}$) though. The amount of natural regeneration in this area is low (20–280 ha^{-1}) and so is the volume of lying deadwood (1–39 $m^3.ha^{-1}$). At the summit area of the Medvědí Mt., where livestock used to graze, there formed a multi-aged open spruce forest with scattered trees whose structure is typical of the Jewish Forest. The cover rate of predominantly grass vegetation in this territory is high and the forest stand has low density of living trees (32–184 ha^{-1}) and dead trees (0–24 ha^{-1}), low basal area (3–22 $m^2.ha^{-1}$), little natural regeneration (4–164 ha^{-1}) and no lying deadwood. The difference between the Jewish Forest and non-intervention management areas thus consists in lower tree density, lack or absence of deadwood and low amount of natural regeneration in the Jewish Forest.

Key words: *Picea abies*, secondary succession, disturbance, stand structure, grazing

[1] Jedná se o upravenou verzi stejnojmenné disertační práce, která byla předložena a obhájena na Katedře pěstování lesů Fakulty lesnické a dřevařské, ČZU v Praze v roce 2014

Obsah

Úvod - 3 -
Rozbor problematiky - 4 -
Historický vývoj zájmového území - 4 -
Kamerální les Roklan - 6 -
Panství Prášily-Dlouhá Ves - 7 -
Zájmové území od roku 1959 - 8 -
Sukcese lesa - 10 -
Sukcese - 10 -
Mechanismy sukcese - 12 -
Vývoj přízemní vegetace po narušení stromového patra těžbou - 14 -
Sukcese dřevin na bývalých pastvinách a v opuštěných travních porostech - 15 -
Vliv pastvy na dřeviny na pastvinách a v opuštěných travních porostech - 17 -
Struktura a dynamika přirozených smrčin - 17 -
Ekologické nároky smrku ztepilého - 17 -
Geografické rozšíření smrku ztepilého - 18 -
Dynamika přírodních lesů - 18 -
Disturbance a dynamika přirozených horských smrčin - 19 -
Struktura horských smrkových lesů - 20 -
Metodika - 24 -
Lokalita - 24 -
Poloha a přírodní podmínky - 24 -
Charakteristika porostů v zájmovém území - 24 -
Sběr dat - 30 -
Výzkumné plochy - 30 -
Fytocenologické snímkování - 31 -
Dendrometrická měření - 31 -
Odběr a zpracování vývrtů - 32 -
Analýza dat - 32 -
Geografické a dendrometrické analýzy - 32 -
Analýza historie disturbancí - 33 -
Analýza horizontální prostorové struktury - 33 -
Analýza časoprostorových vztahů - 34 -
Výsledky - 34 -
Historie disturbancí a věková struktura - 34 -
Historie disturbancí - 34 -
Věková struktura - 34 -
Stav a struktura ekosystémů - 35 -
Složení rostlinných společenstev - 35 -
Struktura porostů - 38 -
Hustota - 38 -
Tloušťková struktura - 39 -
Výšková struktura - 39 -
Zásoba a další porostní charakteristiky - 39 -
Prostorová struktura - 44 -
Poškození stromů - 46 -
Dynamika růstu smrku ztepilého na výzkumných plochách - 46 -
Odumřelé dřevo - 47 -
Přirozená obnova - 47 -
Druhová skladba, hustota a výšková struktura - 47 -
Preference mikrostanovišť - 49 -
Průběh sukcese lesa - 52 -
Diskuse - 54 -
Historie disturbancí a věková struktura - 55 -
Stav a struktura ekosystémů - 56 -

Průběh sukcese lesa ..... - 57 -
Podmáčené porosty ..... - 57 -
Židovský les ..... - 58 -
Prášilské panství ..... - 58 -
Závěr ..... - 59 -
Historie disturbancí a věková struktura ..... - 59 -
Stav a struktura ekosystémů ..... - 59 -
Průběh sukcese lesa ..... - 59 -
Literatura ..... - 60 -

Úvod

Otázka managementu horských lesů v Národním parku Šumava rozděluje odbornou i laickou veřejnost již od poloviny devadesátých let 20. století. V té době totiž vrcholila první vlna novodobé gradace lýkožrouta smrkového, která vedla jen v oblasti Modravy k odumření více než tisíce hektarů horských smrkových lesů a tvorbě rozsáhlých holin. K dalšímu odumírání smrčin došlo díky extrémnímu průběhu počasí v roce 2003 a bylo urychleno orkánem Kyrill z ledna 2007. Tak bylo v souvislosti s polomy a následnou kůrovcovou kalamitou do poloviny roku 2009 vytěženo přes milion m^3 kůrovcového dřeva a vzniklo cca 2,5 tis ha holin (VACEK, KREJČÍ et al. 2009).

Právě rozsáhlé odumírání dospělých lesních porostů a jejich korunové vrstvy v NP Šumava je nejvíce dramatickým projevem, který silně emotivně ovlivnil veřejnost a vede ke sporům o koncepci Národního parku Šumava. Zastáncům první aktivního způsobu managementu jde především o ochranu současného stavu lesa, o zachování „zelené Šumavy" tradičními metodami boje proti kůrovci. Jejich oponenti naopak vnímají NP jako místo pro ochranu nejen současného stavu, ale především o ochranu přirozených přírodních procesů, včetně takových prvků jaké představují velkoplošné disturbance a prosazují proto striktní dodržování režimu bezzásahovosti v příslušných oblastech.

Diskuse na odborné úrovni musí samozřejmě být podložené výsledky a praktickými příklady z terénu. Přestože zde zatím neproběhl podrobný výzkum a dostupné informace se předávají především v ústním podání, opírají se občas zástupci obou táborů při svých diskuzích mimo jiné o příklad tzv. Židovského lesa. Zatímco pro jedny představuje symbol regeneračních schopností přírody (PRACH a JONÁŠOVÁ 2005), jiní jej vydávají za odstrašující příklad bezzásahového režimu v podmínkách horských smrčin (MARTAN 2009, VICENA 2011, 2013), přitom však jejich názory nevycházejí z vědecké práce a dané publikace ani nelze označit za vědecké texty (MATĚJKA 2011). Tento, nejen v regionu Šumavy, ojedinělý porost rostoucí na svazích Medvědí hory v sousedství Malého a Velkého Roklanu charakterizuje prostorová struktura, známá spíše z městských parků. Ve vrcholových partiích Medvědí hory je totiž tento les tvořen pouze solitérami smrku ztepilého nebo jejich malých hloučků, do kterých je ojediněle vtroušen jeřáb ptačí. Bylinné patro se skládá z mozaiky porostů *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*, *Nardus stricta* a *Luzula sylvatica*. Rozsáhlé jsou zde porosty *Vaccinium myrtillus*, které zde tvoří keříčky až cca 0,5 m vysoké. Za svou unikátní podobu vděčí Židovský les své historii, která je obvykle spojována s kamerálním lesem Roklan. Tato oblast byla ještě na začátku 19. století nedotčená těžbou, avšak v letním období se zde pásl dobytek z Bavorska. Na základě provedených odhadů porostních zásob bylo v polovině 19. století dřevo prodáno nastojato podnikateli Šimonu Mayeru-Löwymi (odtud název Židovský les), který v letech 1846–1847 les vytěžil, dřevo splavil po Malé Řezné do Bavorska, ale v rozporu s uzavřenou smlouvou neprovedl zalesnění (ČERNÝ et al. 2010). V dalším období zde patrně probíhala pastva a také sběr lesních plodů, především borůvek (KLEČKA 1930, VICENA 2011). Podle tradičně přijímaného názoru (VICENA 2011) vznikl současný porost sekundární sukcesí smrku ztepilého, jehož nálet byl ale v sedmdesátých letech minulého století doplňován výsadbami v nejvíce rozvolněných částech.

Poměrně velká rozloha oblasti a dlouhá doba, po kterou zde docházelo k minimální lidské činnosti, vede některé autory ke srovnávání Židovského lesa s porosty v bezzásahových územích, na kterých došlo v důsledku žíru lýkožrouta smrkového k odumření stromového patra. Výsledky této práce by proto měly přispět nejen k hlubšímu pochopení sukcesních procesů v oblastech horských

smrčin, ale také přispět do debaty o koncepci Národního parku Šumava hodnocením míry srovnatelnosti Židovského lesa s přírodními smrčinami ponechanými samovolnému vývoji.

Cíle a hypotézy práce
Cílem práce je popsat sekundární sukcesi smrku ztepilého v oblasti Medvědí hory a analyzovat stav a strukturu porostů, které v jejím průběhu vznikly.

Výzkumné otázky a hypotézy vedoucí k dosažení vytčeného cíle
- Jaká je historie disturbancí (načasování, severita, plošný rozsah) a jaká je věková struktura lesa?

Z literárních pramenů není možné určit načasování a rozsah všech narušení, která zájmovou oblast zasáhla. Hypotézou je, že zde došlo k disturbancím v polovině 19. století a na začátku 20. století, které se projevily v celém zájmovém území, ale nedošlo při nich ke kompletnímu odstranění stromového patra. Současná věková struktura by tedy měla být různověká.

- Jaký je současný stav a struktura porostů a jak se od sebe odlišují oblasti s rozdílným způsobem managementu v minulosti?

Přestože celá zájmová oblast bývá označována jako Židovský les, předpokladem je, že se struktura porostů v zájmové oblasti mění v závislosti na stanovištních podmínkách vlivu antropogenní činnosti v minulosti.

- Jak probíhala sukcese smrku a které faktory ji nejvíce ovlivnily?

Hypotézou je, že po disturbancích došlo k postupné kolonizaci růstového prostoru z okolních porostů a zbytků původní generace lesa. V závislosti na intenzitě lidské činnosti v minulosti se měnila i rychlost sukcese, zejména v lokalitách zasažených pastvou se očekává díky konkurenci travin její pomalejší průběh. Především v místech s vysokou pokryvností bylinné vegetace se předpokládá vazba přirozené obnovy na místa, kde je konkurenceschopnost zmlazení posílena přítomností dříve vzešlých jedinců.

Rozbor problematiky

Historický vývoj zájmového území

Porozumění současnému stavu věcí často umožní až poznání jejich historie. Ve světle událostí minulých se objevují nové souvislosti, které umožňují pochopení aktuálního stavu jako logického celku, kde na sebe jednotlivé události navazují, a vše do sebe zapadá. Proto se první kapitola rozboru problematiky zabývá historií zkoumaného území, neboť hraje klíčovou roli a další kapitoly z ní vycházejí.

Přestože Židovský les bývá tradičně spojován s historií kamerálního lesa Roklan (jako synonymum se užívá také název Roklanský les, nebo Kamerální les), současná mapová díla užívají toto označení pro geograficky odlišné území. Označení Židovský les se tedy spíše nežli ke konkrétní poloze váže k typické parkovité struktuře porostů, nacházejících se v širší oblasti Medvědí hory. Proto se zájmové území rozšířilo o její východní svahy. V době vytěžení kamerálního lesa Roklan náleželo toto území ke schwarzenberskému panství Prášily-Dlouhá Ves. Protože se určitou dobu vývoj lesů na prášilském velkostatku ubíral jinými cestami než v případě kamerálního lesa Roklan, je jejich historie až do poloviny 20. století rozebrána samostatně a oba územní celky jsou i na mapách zobrazeny zvlášť.

Obr. 1. Kamerální les Roklan na konci dvacátých let 20. století. Převzato z práce KLEČKA (1930). Originální popisek: „Kamerální les – větrem uvolněné rozlehlé lesní plochy, jež zarůstají travinným porostem.“

Obr. 2. Kamerální les Roklan na konci dvacátých let 20. století. Převzato z práce KLEČKA (1930). Originální popisek: „Pastviny v kamerálním lese.“

Obr. 3. Zájmové území na mapě III. vojenského mapování (1877-1880). Zdrojová data: Správa NP a CHKO Šumava, © Agentura ochrany přírody a krajiny.

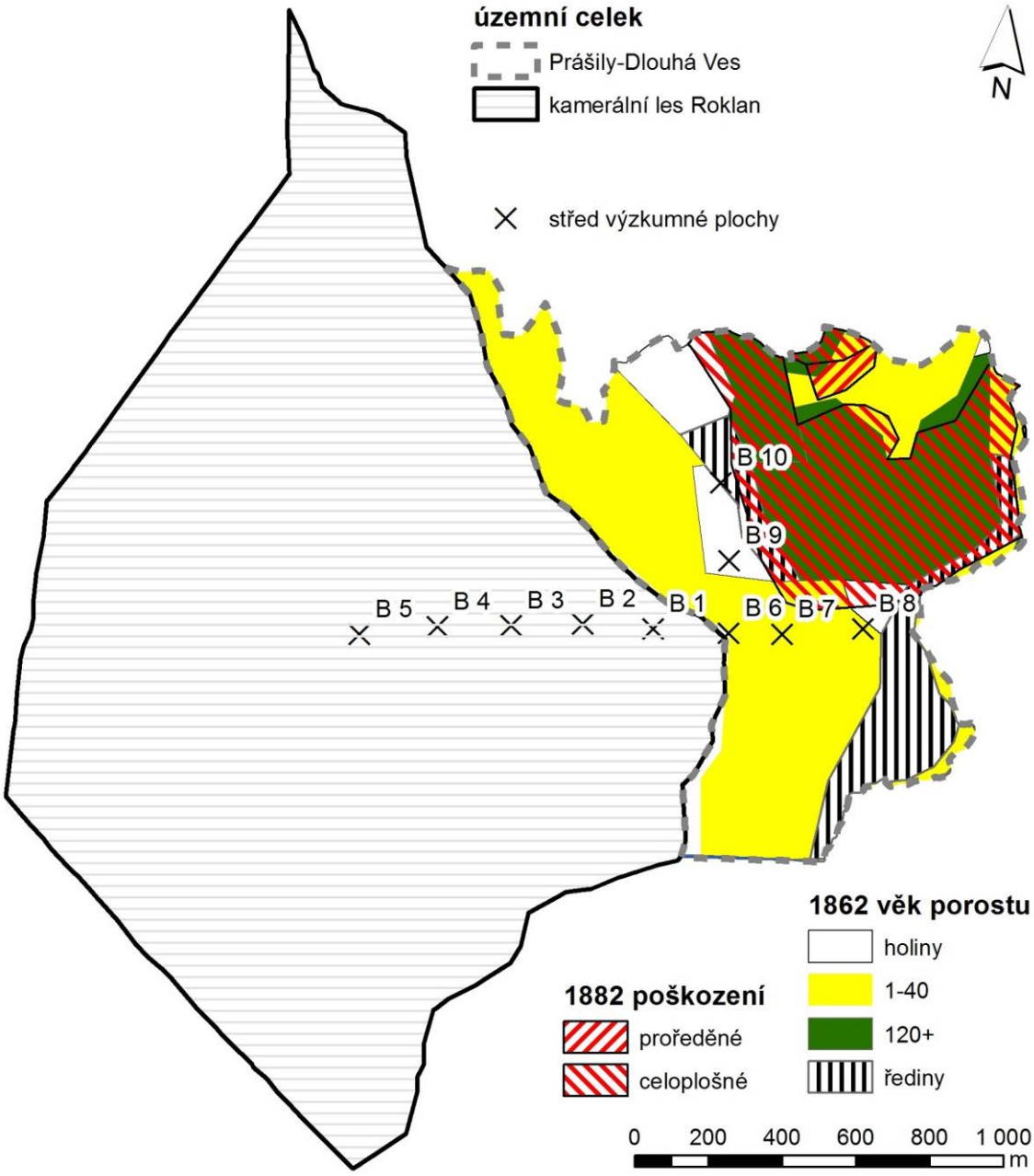
Kamerální les Roklan

První zprávy o stavu lesa se objevují v josefském katastru (1785), kde je poznamenáno, že poloha nedovoluje jeho řádné zužitkování a pastva spočívá v brusinčí a borůvčí, které dobytek může požívat jen v období nouze (MINISTR 1963). Právo pastvy měl na „věčné časy" od roku 1769 sousední bavorský statek Poschingerů. Odhad zásob lesa z roku 1800 činí 154 000 m^3 dřeva na ploše 304 ha, přičemž 20 % hmoty je klasifikováno jako přestárlá, blízká zkáze, 20 % hmota mýtná a 60 % hmota mladá a střední (ČERNÝ 2010). Ještě na začátku 19. století se tedy jednalo o těžbou nedotčený les. V letech 1815–1823 začíná na části území probíhat těžba dříví pro prášilské panství (ACHS 1969). V roce 1840 byl proveden odhad lesa, jenž činil na ploše 307 ha 65 770 m^3. Součástí odhadu byl návrh během následujících 12 let prales vytěžit. Exploataci provedl židovský podnikatel Šimon Mayer-Löwy v letech 1846-1847 (zde má kořeny název Židovský les - Judenwald). Mayer-Löwy vytěženou dřevní

hmotu splavil po Malé Řezné do Německa (VICENA 2011). MINISTR (1963) však uvádí, že část dřeva z lesa Roklan odkoupilo a splavilo také prášilské panství už v letech 1845 a 1846. Přestože součástí smlouvy o vytěžení byla i povinnost zalesnění, nebyla nikdy provedena a z původního pralesa zůstaly jen zbytky, které se nevyplatilo vytěžit. Půda postupně zarůstala pasečnou vegetací a kolem roku 1850 bylo uvažováno o přeměně celého území na pastviny (ACHS 1969). Podle VICENY (2011) probíhal v této oblasti v letech 1877-1914 také sběr lesních plodin, především borůvek. V období 1877–1880 kdy probíhalo III. vojenské mapování, se už zřejmě pro kamerální les užívalo označení Judenwald (Židovský les), jak je patrné z obr. 3. Další historické údaje chybí až do roku 1929, kdy se o kamerálním lese KLEČKA (1930) zmiňuje jako o mladé pasece vzniklé činností větrů, kterým člověk neobezřetným pokácením okrajových porostů, jež poskytovaly ochranu okolním lesům, otevřel cestu (obr. 1). Zaznamenal zde také stádo mladého dobytka asi o 140 kusech, které sem bylo vyháněno z Bavorska na pastvu v období od 1. června do 15. září (obr. 2). Z dostupných pramenů však není zřejmé, zda k pastvě dobytka v kamerálním lese docházelo nepřetržitě, nebo pouze v určitých etapách. Další údaje o tomto území pocházejí až z LHP z roku 1959, kde je však už na porostní mapě název Židovský les uveden na bývalém panství Prášili-Dlouhá Ves (obr. 5).

Panství Prášily-Dlouhá Ves

V době svého vytěžení sousedily porosty kamerálního lesa Roklan s panstvím Prášily, náležejícímu od roku 1799 knížecímu rodu Schwarzenbergů. Konkrétně se jednalo o lesní trať Medvědí hora (Gayerruck) v revíru Modrava, která se nacházela na východním svahu stejnojmenné hory. Tato trať patrně nebyla těžena až do roku 1815 (ČERNÝ et al. 2010), ale pravděpodobně zde probíhala pastva dobytka (MINISTR 1963, JELÍNEK 2005). V následujících desetiletích zde již těžba proběhla, neboť na porostní mapě z roku 1862 (JELÍNEK 2005; obr. 4) se na jejím území převážně nalézaly porosty mladé (1–40 let) a částečně také proředěné. Zbývající staré porosty, jejichž věk byl v roce 1862 odhadován na více jak 120 let, byly silně poškozeny větrnou a kůrovcovou kalamitou ze sedmdesátých let 19. století (MINISTR 1963; obr. 4). K dalšímu poškození porostů zde došlo podle MINISTRA (1963) ve dvacátých letech, z nichž nejvýznamnější byla větrná bouře spojená s prudkým krupobitím v roce 1929. Pravděpodobně v tomto období došlo k posunutí Židovského lesa východním směrem (ACHS 1969). Po zestátnění schwarzenberského majetku v roce 1930 bylo celé území včetně Roklanského lesa začleněno do správní složky lesního ředitelství Dlouhá ves. Z tohoto období se však žádné archivní materiály nedochovaly (ČERNÝ et al. 2010).

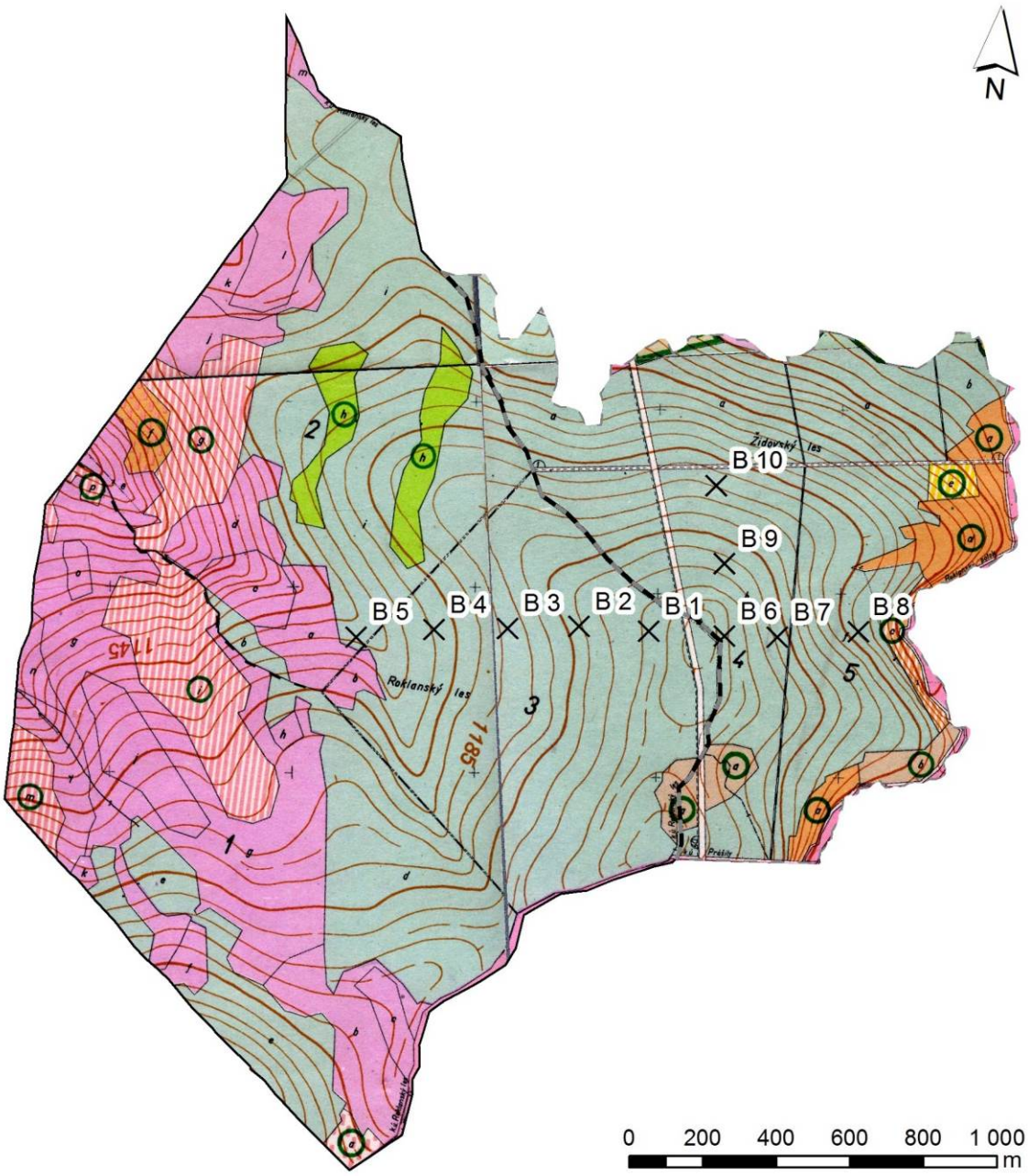


Obr. 4. Stáří porostů podle porostní mapy z roku 1862 a hodnocení jejich poškození po větrné a kůrovcové kalamitě v sedmdesátých letech 19. století datované k roku 1882 (převzato z práce JELÍNEK 2005). Pro kamerální les Roklan nejsou údaje k dispozici.

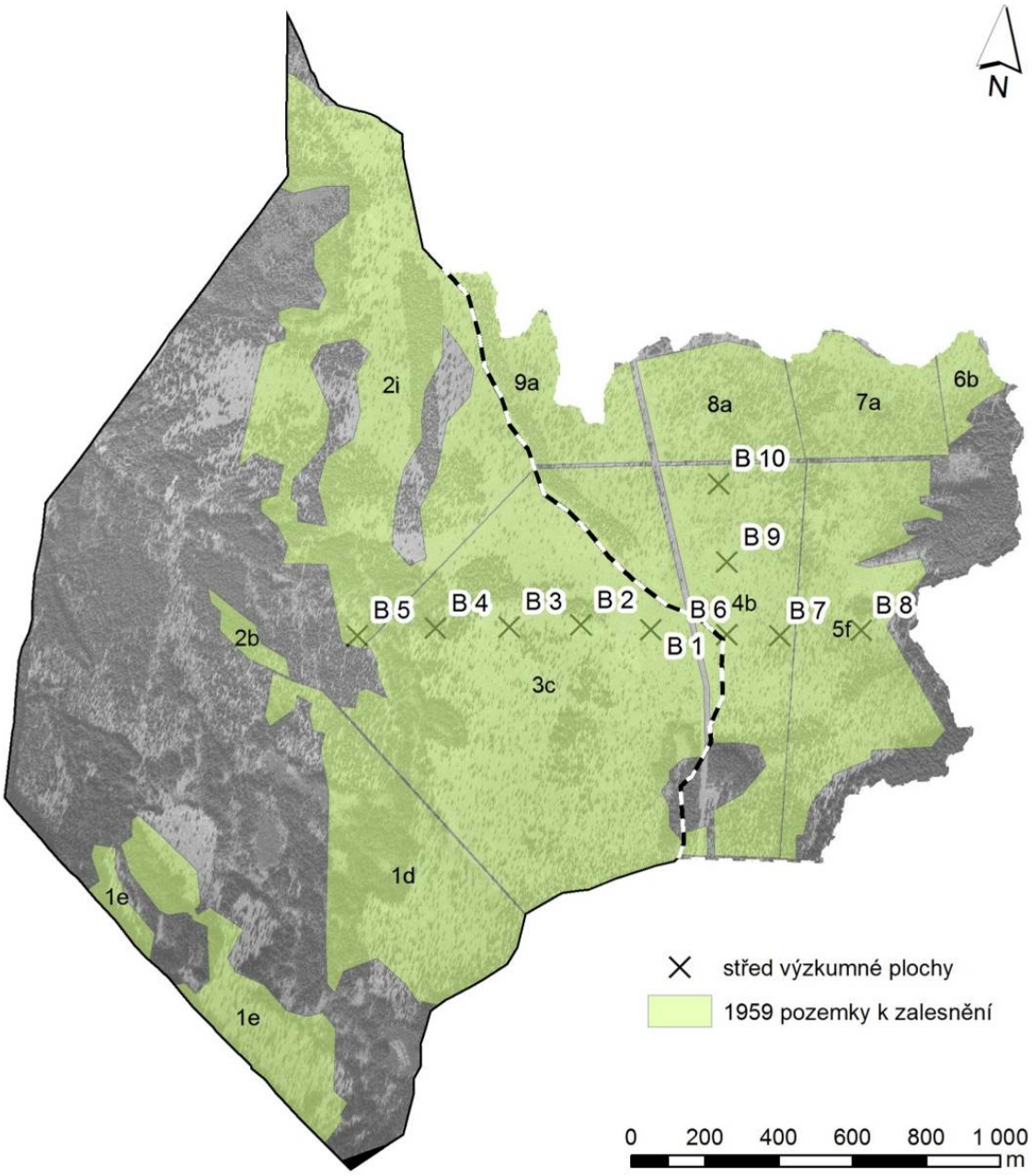
Zájmové území od roku 1959

Z období 1930-1958 nejsou dostupné žádné materiály, které by obsahovaly informace o stavu porostů v zájmovém území. První přináší až lesní hospodářský plán polesí Javoří pila z roku 1959, kdy celou oblast spravovali Vojenské lesy a statky Srní (ČERNÝ 2010). Židovský les byl již v té době mapován na východních svazích Medvědí hory. V západní části území kamerálního lesa Roklan se ale nacházely ± zapojené porosty (obr. 5 a 6), s věkem pohybujícím se od 15 do 145 let. Na 277,5 ha, což představuje více než 60 % rozlohy zájmového území, se však rozprostíraly silně zatravnatělé plochy, s jednotlivě nebo v malých skupinkách vtroušeným smrkem z náletu, které byly plánovány k zalesnění (obr. 6). Přepis popisu porostů z LHP na období 1959-1968 je uveden v příloze 1. Podle evidence, která je součástí lesního hospodářského plánu na období 1969-1978, došlo však v sedmdesátých letech

k zalesnění pouze na ploše 25,55 ha v nejřidších částech porostů (archiv NP Šumava Kašperské Hory). V roce 1993 přechází celé území pod Správu NP a CHKO Šumava. Přemnožení lýkožrouta v druhé polovině devadesátých let 20. století vedlo k rozpadu stromového patra některých starších porostů s vysokým stupněm zakmenění na rozloze cca 45 ha, jejichž následná obnova byla částečně prováděna i uměle. V roce 2007 zde bylo vyhlášeno bezzásahové území a v roce 2008 se stalo součástí Divokého srdce Evropy (ČERNÝ 2010).



Obr. 5. Porostní mapa zájmového území z LHP platného od roku 1959.



Obr. 6. Mapa porostních skupin určených k zalesnění podle LHP platného od roku 1959 na podkladu leteckého snímku z roku 1962. Datový podklad Správy NP a CHKO Šumava a VGHMÚř Dobruška, © MO ČR 2009.

Sukcese lesa

Sukcese

Znalost obecných pojmů a zákonitostí je nutná pro pochopení konkrétního průběhu sukcese v Židovském lese, kde došlo po vytěžení původního porostu k zániku dominantní vegetační formy – horského smrkového lesa. Proto tato kapitola přináší teoretický úvod do problematiky sukcese, představuje stručný historický vývoj sukcesních teorií, mechanismů a principů a její základní členění. V závěru je popsán průběh sukcese lesa obecně a také podle dřevin, které se účastní druhové skladby.

Sukcese je jeden ze základních ekologických pojmů, představuje speciální případ dynamiky vegetace. Zjednodušeně řečeno se jedná o změnu druhové skladby společenstev a jejich struktury na určitém místě v průběhu času (PICKETT a CADENASSO 2005). ODUM (1977) definoval sukcesi jako „uspořádaný sled vývoje společenstva, zahrnující změny druhového složení a procesů ve společenstvu

v průběhu času; vývoj se děje určitým směrem a můžeme jej tedy přiměřeně předvídat. Je výsledkem změn abiotického prostředí, vyvolávaných společenstvem, tzn., že sukcese je společenstvem ovládána, i když abiotické prostředí určuje povahu, rychlost změny a často i hranice, kam až vývoj může dojít. Vrcholí ustáleným ekosystémem, v němž se na jednotku dosažitelného toku energie uchovává nejvíce biomasy (nebo vysoký obsah informací) a nejvíce symbiotických vztahů mezi organismy."

Sukcese je také vykládána jako proces rozvoje ekosystému směrem k maximální stabilitě společenstva (měřítkem je resistence k narušení) a k maximální účinnosti ve využívání zdrojů (FINEGAN 1984). Sukcesi tvoří sled sukcesních stadií, od iniciálního, přes přechodná po závěrečné (MORAVEC 1994). Podle tradičního schématu převládají v iniciálních stadiích jednoleté (případně i dvouleté) druhy, poté v sukcesní řadě následují širokolisté byliny, později trávy a nakonec keře a stromy (PRACH et al. 2008).

Od konce 19. století, kdy se objevily první práce popisující změny vegetace v čase, se začaly také vyvíjet různé teorie, jejichž cílem bylo dané změny komplexně popsat. První ucelenou teorii sukcese navrhl CLEMENTS (1916). Konkrétní případy sukcesí, které nazývá sukcesní série, směřují k jednomu konečnému stadiu, které se nazývá klimax (monoklimaxová teorie). Klimaxové společenstvo je charakterizováno nejvyšším vegetačním patrem, které odpovídá makroklimatickým podmínkám určitého regionu (klimatický klimax). Monoklimaxová teorie však může platit jen při třídění vegetace do široce pojatých formací. Při studiu sukcese pomocí syntaxonů vymezených na základě druhového složení se totiž ukázalo, že v určité klimatické oblasti se může vyskytovat několik klimaxových společenstev v závislosti na půdních podmínkách. Tento poznatek vedl ke vzniku polyklimaxové teorie (TANSLEY 1935). Další teorii představil WHITTAKER (1953), nazval ji teorie plynulých gradientů. Klimax definoval jako stabilní stav společenstva adaptovaný na maximální udržitelné využívání přírodních zdrojů. Uznává odlišnost klimaxových porostů v určité klimatické oblasti, avšak nepovažuje je za odlišné klimaxové asociace, ale za součást jediné klimaxové mozaiky s plynulými přechody.

MORAVEC (1994) rozlišuje dva typy závěrečných stádií: klimaxy – společenstva v polohách odkázaných pouze na srážkovou vodu a trvalá společenstva – závěrečná stadia v polohách ovlivněných podzemní nebo záplavovou vodou. Stadia dlouhodobě stabilizovaná vnějšími podmínkami (např. na pomalu zvětrávajících skalách) označuje termínem blokovaná sukcesní stadia. Z dnešního pohledu je však již zřejmé, že se ekosystémy neustále mění v čase i prostoru a proto nemohou nikdy dosáhnout absolutní rovnováhy. Při ekosystémovém přístupu k sukcesi (tj. zaměřeném nejen na rostlinná společenstva, ale na celý ekosystém), je tedy termín klimax nevhodný a neměl by se používat (BARNES et al. 1998).

Sukcese bývá tradičně klasifikována z různých úhlů pohledu. Podle toho, odkud přichází příčina působící změny ve vegetaci, se dělí na autogenní a alogenní. Příčinou změn probíhajících během autogenní sukcese jsou endogenní faktory, tzn. sukcesi vyvolávají organismy samy (např. odumírání v důsledku stáří organismu). U alogenní sukcese změna vyvolávají exogenní faktory (např. požár, větrná smršť, mokrý sníh) (BARNES et al. 1998).

Podle stavu prostředí, ve kterém započíná je tradičně dělena na primární a sekundární. Primární sukcese začíná v prostoru dosud neosídleném vegetací. Při tomto procesu dochází také k tvorbě prostředí biocenóz, projevující se nejvýrazněji vývojem půdy. Během primární sukcese stoupá počet druhů, nadzemní výška společenstev, počet vegetačních pater, celková pokryvnost společenstev, věk rostlin ve společenstvech, celková biomasa na jednotku plochy, množství minerálních živin a organických látek v ekosystému a naopak klesá rychlost koloběhu živin a poměr celkové produkce k celkové biomase (MORAVEC 1994). Tento průběh sukcese se označuje jako progresivní (POLENO, VACEK et al. 2007). Závěrečné stadium však nemusí být optimální, často sukcesní stadia předcházející závěrečnému bývají druhově bohatší, strukturně diferencovanější a produktivnější (MORAVEC 1994).

Podle typu podkladu se sukcesní série třídí na xecharchní, pokud začíná na suchém skalnatém materiálu (skály, sutě, štěrky, písky nebo minerální půda), sukcese počínající ve vodě jako hydrarchní a na vlhkých provzdušněných půdách jako mesarchní (BARNES et al. 1998).

Příkladem primární sukcese je vývoj rostlinných společenstev po ústupu ledovce (CHAPIN et al. 1994), nebo osídlování ostrova po poklesu vodní hladiny (SVENSSON et JEGLUM 2001).

Sekundární sukcese začíná na půdách již více méně vyvinutých, na nichž byla původní společenstva částečně nebo kompletně zničena disturbancí. Klíčovým prvkem, který ovlivňuje rychlost a směr sekundární sukcese oproti primární, je tzv. biologické dědictví (biological legacies). Tvoří ho především organismy, které narušení přežily a organické pozůstatky jedinců, kteří při narušení odumřely (BARNES et al. 1998).

MORAVEC (1994) rozlišuje 4 typy sekundárních sukcesních sérií, podle charakteru lokality:

- Série na opuštěných polích – počínají stadiem jednoletých plevelů, pokračují pronikáním dvouletých plevelů, vytrvalých bylin a především trav. Do stadia vytrvalých bylin pronikají keře a do jejich skupin semenáčky rychle rostoucích světlomilných stromů. Při stoupajícím zastínění ustupují světlomilné byliny a umožňují nástup stínomilných bylin. Nakonec pronikají stínomilné dřeviny, tvořící stromové patro závěrečného stadia.
- Série na ruderálních stanovištích – mají podobný průběh jako předešlé série, avšak jejich iniciální stadia tvoří ruderální jedno až dvouleté druhy.
- Série na opuštěných loukách a pastvinách – jsou ovlivněny výchozím stavem porostu, a jeho stanovištními podmínkami. Poměrně rychle probíhají na nehnojených jednosečných loukách a pastvinách horských oblastí, v nichž jsou téměř vždy přítomny semenáčky dřevin. Zapojené lesní stadium (nikoliv závěrečné) se tak může vytvořit během necelého desetiletí. Hnojené louky odolávají déle invazi dřevin intenzivnější konkurencí a hromaděním odumřelé biomasy, přičemž se původní souvislý drn rozpadá na trsy trav izolované stařinou.
- Série na lesních mýtinách – představují regeneraci lesního společenstva, z něhož bylo odstraněno stromové patro. Začíná většinou bylinnými pasekovými společenstvy, která jsou tím odlišnější, čím stinnější bylo původní stromové patro. Tato společenstva jsou na výživnějších půdách brzy vystřídána keřovým stadiem, v němž se již zmlazují dřeviny původního lesního společenstva. Na chudých půdách se mnohdy vytvářejí paseková stadia s převládajícími třtinami (*Calamagrostis* sp.), které svou odumřelou biomasou brzdí nástup dřevin.

Primární i sekundární sukcese kompletně, fáze po fázi, v přírodních podmínkách probíhá zřídka (pokud vůbec), neboť bývá ovlivněna disturbancemi, které mohou průběh sukcese navrátit do iniciálního stadia, nebo ho naopak zrychlit či opakovaně měnit směr, kterým se sukcese ubírá (BARNES et al. 1998).

Mechanismy sukcese

Mechanizmy sukcese se zabývali CONNELL et SLATYER (1977). Představili tři modely průběhu sukcese:

- Facilitační model sukcese. Popsal ho již CLEMENTS (1916). Podstatou tohoto modelu je, že druhy, které se účastní sukcese v jejích iniciálních stadiích, modifikují své životní prostředí a tím vytvářejí lepší podmínky pro druhy pozdějších fází. Tento model se vyskytuje zejména při primární sukcesy.
- Toleranční model sukcese. Druhy iniciálních stádií modifikují životní prostředí, ale tato změna má jen malý nebo vůbec žádný efekt na následné vzcházení a odrůstání druhů pozdějších fází sukcese. Ty dříve nebo později nahradí druhy pionýrské, díky aktivní kompetici, nebo jednoduše tím, že bude žít déle.
- Inhibiční model sukcese. Druhy, kterým se jako prvním podaří etablovat, znemožňují následnou kolonizaci dalším druhům. Podle tohoto modelu se vytváří velmi dlouho trvající stadium trav (např. *Calamagrostis* sp.).

Tyto modely se však téměř vždy vyskytují simultánně v rozdílném zastoupení a ve většině primárních i sekundárních sukcesí (BARNES et al. 1998) a mohou ovlivňovat stejného jedince postupně nebo současně v rámci jeho životního cyklu (FINEGAN 1984).

Obecný průběh sukcese lesa uvádí BARNES et al. (1998).

V důsledku disturbance vzniká: a) substrát bez vegetace, na kterém probíhá primární sukcese, nebo b) rozvrácený les, více či méně porostlý vegetací, představující výchozí bod pro sekundární sukcesy.

Druhy z okolí nebo přímo z narušené lokality obsazují disturbovanou oblast podle různých mechanismů a v rozdílných časových sekvencích. V narušených lesích probíhá sekundární sukcese, nové druhy se rozptylují po ploše nebo jsou již přítomni buď v podrostu, nebo odrůstají z banky semen, či formou vegetativního množení.

Některé druhy, které osídlí stanoviště v počátečních fázích sukcese, během dalšího vývoje odumírají, jiné se usadí a dále vyvíjejí.

Po celou dobu je proces osidlování a vývoje zastoupení rostlinných druhů silně ovlivňován mezidruhovými vztahy jako je kompetice a mutualizmus, zatímco rostliny simultánně mění stanovištní podmínky (světlo, teplo, půdní vlastnosti).

Rozmanité disturbance charakteristické pro určitý ekosystém svým druhem, četností výskytu a intenzitou modifikují celý proces s rozdílnými efekty.

V průběhu času některé druhy vytrvávají, vzrůstají a dominují, zatímco jiné zcela mizí, nebo se jejich zastoupení snižuje. Při posuzování charakteru a rozsahu změn záleží na časoprostorovém měřítku, životních drahách druhů a jejich regeneračních strategiích, režimu disturbancí a dalších procesech.

Sukcesí lesů po disturbancích se zabýval také THOMASIUS (1995), který vylišil 4 typy vývoje podle charakteru dřevin, které se na stanovišti dlouhodobě vyskytují a navzájem se ovlivňují:

Sukcese s trvalou existencí pionýrských dřevin (olšiny, bory, březiny). Vyskytuje se na extrémních stanovištích. Iniciálním stadiem je řídké bylinné, travinné či keříčkové společenstvo, které postupně zarůstá pionýrskými dřevinami. Pokud se při zarůstání vytvářejí souvislé travnaté porosty např. s třtinou chloupkatou, může docházet k dlouhodobému blokování sukcesních stadií a vzniká řídký lesní porost tvořený solitérními pionýrskými jedinci. Pokud stanovištní podmínky nedovolí (např. trvalé zamokření, nebo naopak sucho) nástup náročnějších dřevin, v další generaci lesa se obnoví opět pionýrské dřeviny.

Sukcese lesa s dřevinami intermediárního typu (doubravy, smrčiny). V iniciálním stadiu se na holině po katastrofickém rozpadu objevuje buď vegetace bylinná, nebo častěji tvořená travinami či keříčky. Na svěžích a vlhkých půdách se následně začínají objevovat dřeviny jako osiky, vrby, olše, na sušších jíva a jeřáb, na chudých stanovištích je to především borovice, modřín a břízy. Přípravný les je potom ve fázi stárnutí postupně podrůstán dřevinami středních (intermediárních) vlastností (duby, jasany, habr, smrk), které později nabývají převahu nad relativně krátkověkými pionýrskými dřevinami. Sukcese tohoto typu probíhala spontánně na většině stanovišť doubrav a zonálních smrčin.

Sukcese výrazně klimaxového typu. Iniciální stadium je podobě jako v předchozím případě tvořeno buď vyspělým bylinným společenstvem, do něhož proniká les přípravný, ve kterém se od začátku objevují i dřeviny lesa závěrečného, nebo na počátku sukcese dojde k zarůstání narušené plochy trávami, které silně plodí a vytvářejí souvislý drn, který brání v klíčení pionýrským dřevinám. Až když se drny naruší (zraněním povrchu, požárem, vlastním stárnutím) nastává šance pro pionýrské dřeviny. Lépe odrůstají druhy s rychle rostoucími semenáčky (javory, jasany), nebo dřeviny s těžkými semeny, které svou vahou lépe i množstvím rezervních látek spíše prorůstají drnem k povrchu půdy. Bezlesé stadium může být překonáváno po dlouhou dobu. Ve věku 50–80 let začíná přípravný les stárnout, podrůstá klimaxovými dřevinami a vytváří typ lesa přechodného. Po úplném vymizení pionýrských dřevin přechází stadium dorůstání s pokračující akumulací biomasy do stadia zralosti a tou je odstartována existence lesa závěrečného – klimaxu. Ten se vyznačuje časovou následností stadií a fází v malém vývojovém cyklu. Tento typ sukcese je charakteristický pro smíšené porosty tvořené bukem nebo jedlí (s možnou účastí dalších dřevin).

Sukcese směřující spontánně k nevyrovnané bilanci energií a hmot v ekosystému. Ve stanovištních podmínkách málo příznivých pro růst dřevin (především na velmi silně kyselých půdách a při nízkých teplotách) se v ekosystému snižuje aktivita rozkladačů a dochází k permanentní

nerovnováze mezi tvorbou biomasy a rozkladem odumřelé organické hmoty. V biocenóze se odumřelá organická hmota hromadí a vyvolává změny stanovišť. Pro tento typ sukcese je určující tvorba surového humusu až rašelinění. Na specifických typech stanovišť boreální tajgy i na některých typech přirozených smrčin se tvoří mocné mechové polštáře, které ztěžují nebo zcela znemožňují přirozené zmlazování dřevin. To může vést ke změně nebo i úplnému zániku lesa (u nás v rašelinné smrčině). Podobné případy jsou možné na tzv. hydrické hranici lesa. V případě stupňujícího zbahňování budou takové porosty dříve či později nahrazeny nelesním biomem (vřesovištěm nebo tundrou). Proces hromadění odumřelé organické hmoty lze v tajze zvrátit (nebo v případě cyklické sukcese dočasně zdržet) lesním požárem nebo mineralizací pokryvného humusu na holině.

Podle FANTY (2013) probíhá sukcese lesa podle tří variant vývoje:

- Iterativní vývoj – přímá obnova dřevin. Probíhá za předpokladu, že před rozpadem stromového patra došlo v podrostu k přirozené obnově druhů závěrečného stádia.
- Alternativní vývoj – záměna dřevin. Dochází k němu, pokud druhy závěrečných stádií zastoupené ve stromovém patře neobnoví, nebo se obnoví jen částečně. Objeví se však druhy iniciálních nebo přechodových stadií, které kolonizují uvolněný prostor. V průběhu času se však uplatní i druhy přechodných a závěrečných stadií.
- Deflektivní vývoj – absence obnovy dřevin. Uvolněný prostor zaujme jiná vegetace (např. porosty *Calamagrostis villosa*), která může bránit obnově dřevin různě dlouhou dobu.

Vývoj přízemní vegetace po narušení stromového patra těžbou

Aby mohl být komplexně pochopen celý proces sekundární sukcese v Židovském lese, je nutné zhodnotit její průběh od zániku původního lesa až do současného stavu porostu. Vzhledem k tomu, že od těžby uplynulo již cca 160 let, je možné průběh iniciálních stádií odhadnout v současné době jenom na základě studia literatury zabývající se dynamikou vegetace po obnovních zásazích v podobných stanovištních podmínkách. Stručný přehled studií zabývajících se zmíněnou tématikou obsahuje následující kapitola.

Druhové složení bylinného a mechového patra úzce závisí na složení a struktuře stromového patra. I maloplošná disturbance, která zasáhne jen několik stromů a způsobí malou změnu ve světelných podmínkách, může vést ke značným změnám v bylinném patře smrčin (HOLEKSA 2003). Vliv intenzity těžby na strukturu a druhové složení přízemní vegetace studovalo několik autorů v boreálních smrčinách (HANNERZ et HÅNELL 1997, BERGQUIST et al. 1999, BERGSTEDT et MILBERG 2001, PALVIAINEN et al. 2005, UOTILA et KOUKI 2005) Z těchto výzkumů vyplývá, že po provedení holoseče dochází k poklesu pokryvnosti keříčků *Vaccinium myrtillus* a *V. vitis-idaea* (HANNERZ et HÅNELL 1997, BERGSTEDT et MILBERG 2001, PALVIAINEN et al. 2005) a mechů *Pleurozium schreberi* a *Hylocomium splendens*. Nicméně s výjimkou *H. splendens* se pokryvnost těchto druhů během 3–5 let po těžbě navrátila do stavu před těžbou (PALVIAINEN et al. 2005). Krátce po provedení holoseče stoupá biomasa trav (UOTILA et KOUKI 2005), především druhu *Avenella flexuosa* (BERGQUIST et al. 1999, PALVIAINEN et al. 2005). Se zpožděním několika let se objevuje *Epilobium angustifolium* (BERGSTEDT et MILBERG 2001, PALVIAINEN et al. 2005).

V oblasti střední Evropy je však podobných studií poměrně málo a zabývají se spíše dynamikou vegetace po narušeních způsobených imisním zatížením (VACEK et al. 1999) nebo porovnávají vliv různých způsobů managementu chráněných území po kůrovcové disturbanci na přízemní vegetaci (FISCHER et al. 2002, JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, 2008). Z dostupných informací však vyplývá, že vývoj je po odumření stromového patra podobný. Dochází k poklesu pokryvnosti mechového patra a šíření trav *Calamagrostis villosa* a *Avenella flexuosa* (VACEK et al 1999, JONÁŠOVÁ, PRACH 2004, 2008). JONÁŠOVÁ et PRACH (2004, 2008) uvádí, že oproti odumřelému porostu byl nárůst pokryvnosti zmíněných trav na holinách rapidní a protože se tyto trávy šíří na místo hrabanky, klesá tím možnost pro přirozenou obnovu smrku. Navíc při vyklizování dochází k poškození již odrostlého zmlazení, což potvrzují i výsledky FISCHER et al. (2002). Tento autor, který se zabýval sukcesí vegetace na bavorské straně Šumavy po vichřici z roku 1983, však zaznamenal nárůst biomasy pouze v případě *Calamagrostis villosa*. Podobně jako JONÁŠOVÁ et PRACH (2008) uvádí odlišný průběh vegetačních změn v porostech ponechaných bez zásahu a v lesích kde byl polom klasicky zpracován. Na vyklizených plochách, kde byl intenzivně narušen povrch půdy (při transportu dřeva), se druhové

složení změnilo směrem k pionýrským druhům (*Rubus* sp. a *Betula* sp.). Následně se ve shlucích začala objevovat vegetace bylinného patra zapojených porostů. V porostech ponechaných bez zásahu, kde byl povrch půdy narušen jen vývraty (vznik valů a jam), se zvýšila prostorová heterogenita lesní vegetace a začala obnova smrku ztepilého.

Informace o sukcesi lesních porostů po těžbě a následné pastvě dobytka je vzhledem k dnešním zákonným ustanovením možné získat jen ze starší literatury. Příklad z oblasti tatranských smrčin uvádí SVOBODA (1952), který popisuje jako typickou cenózu v těchto podmínkách společenstva smilky tuhé (*Nardeta*). Po zničení smrkových lesů vznikají porosty borůvky. Vlivem pastvy, sešlapováním se mění mikroreliéf, tvoří se vyniklé kopečky (na plošinách), nebo vrstevnicovité prstě na strmých svazích. Do vyhloubených a prošlapaných míst proniká smilka, takže vzniká mozaika porostů smilkových a borůvkových, borůvka je vázána na kopečky, na zbylé pařezy kde se hromadí humus a smilka obsazuje dolíky. Na kopečcích borůvku postupně nahrazuje vřes. Nejsou-li tyto kopečky odstraněny, umožňují rychlý progresivní vývoj k lesu, neboť se tu záhy objeví jalovec, pod jehož ochranou se znovu rozrůstá borůvka a vývoj spěje k lesu, neboť jalovec skýtá dobrou ochranu zmlazení smrku před okusem dobytka.

Sukcese dřevin na bývalých pastvinách a v opuštěných travních porostech

Vzhledem k pastvě dobytka, která na území Židovského lesa probíhala pravděpodobně několik desítek let, je zaměřen rozbor literatury také na téma sukcese dřevin na bývalých pastvinách a v opuštěných travních porostech, neboť v určitých fázích své historie bylo toto území považováno spíše za pastvinu než lesní porost (ACHS 1969).

Sukcesí dřevin na bývalých pastvinách a v opuštěných lučních společenstvech již studovala řada autorů. Mnoho prací na toto téma vzniklo v Severní Americe (DUNWIDDIE 1977, MAGEE et ANTOS 1992, JAKUBOS et ROMME 1993, MILLER et HALPERN 1998, BAUMEISTER et CALLAWAY 2006, HAUGO et HALPERN 2010) ale i v Evropě (PRACH et al. 1994, CASTRO et al. 2002, FRELÉCHOUX et al. 2007, LINGUA et al. 2008). Studie zabývající se iniciálními stádii sukcesí dřevin se smrkem ztepilým publikovali PRACH et al. (1996), SMIT et al. (2005), VANDENBERGHE et al. (2006), DOUBKOVÁ (2008), DOSTÁLOVÁ (2009). Komplexní výzkum sekundární sukcese smrku na opuštěných pastvinách byl proveden na Slovensku (UJHÁZY 2003, HRIVŇÁK et UJHÁZY 2005, GÖMÖRY et al. 2006, JANIŠOVÁ et al. 2007, DOVČIAK et al. 2008). Strukturou porostů smrku ztepilého vzniklého na bývalé horské pastvině se zabýval MOTTA et al. (1999, 2002).

Při kolonizaci travních porostů představuje kritickou fázi klíčení a vzcházení semenáčků (PRACH et al. 1996). Nelesní plochy často představují nepříznivé prostředí pro semenáčky dřevin díky intenzivní konkurenci bylinné vegetace (PRACH 1994, PRACH et al 1996, CASTRO et al. 2002, GÖMÖRY et al. 2006, VANDENBERGHE et al. 2006, DOVČIAK et al. 2008), nebo silné vrstvě nerozložené stařiny (PRACH et al. 1996). Pokud došlo k odstranění nadzemní části, nebo kompletního bylinného patra, zvýšila se tím úspěšnost přežívání semenáčků smrku (PRACH et al. 1996), ale i dalších dřevin (VANDENBERGHE et al. 2006). Větší plochy s narušeným bylinným povrchem podporovaly růst a přežívání semenáčků více, než pokud byla mezera menší (VANDENBERGHE et al. 2006). Extenzivní pastva tedy díky narušení bylinného krytu a spásání stařiny může mít pozitivní vliv na vytváření volných nik pro uchycování dřevin (GÖMÖRY et al. 2006). V určitých případech se kladně projeví také vliv přízemní vegetace na zmlazení smrku, jak vyplývá z výzkumu horských pastvin ve Švýcarsku. Při pastvě totiž zůstávají některé druhy nepovšimnuty, neboť jsou pro dobytek buď přímo nepoživatelné, nebo mu nechutnají. V jejich blízkosti pak odrůstají další neatraktivní byliny a keře, které napomáhají vstupu dřevin do lučních společenstev (SMIT et al. 2005). Podobně se projevují i stromy odrostlé ještě před ukončením pastvy. Jakmile se intenzita pastvy sníží nebo úplně přestane, začnou se v jejich bezprostřední blízkosti objevovat další jedinci, protože dříve etablované dřeviny už si vybrali nejvhodnější stanoviště a navíc zlepšují stanovištní podmínky (LINGUA et al. 2008). Dospělé stromy mění podmínky pro přežívání semenáčků v jejich bezprostředním okolí zvýšením hustoty semenného deště, vlivem na mikroklima, bylinné společenstvo, změnou kvality opadu a tím i půdních podmínek (FINEGAN 1984, MILLER et HALPERN 1998, GÖMÖRY et al. 2006, DOVČIAK et al 2008, HALPERN et al. 2010), v horských polohách také ovlivňují hloubku sněhové pokrývky, poskytují fyzickou oporu a vytváří ochranu před býložravci (LINGUA et al. 2008).

V pozdějších sukcesních stadiích může stínění dospělých stromů vytvářet optimální podmínky pro uchycování semenáčků, a to snížením konkurence travních druhů (GÖMÖRY et al. 2006, JANIŠOVÁ et al. 2007). Noví jedinci tak vzchází v nízkosti starších stromů a dochází tak k tvorbě shluků (MILLER et HALPERN 1998, BAUMEISTER et CALLAWAY 2006, GÖMÖRY et al. 2006, SITKO et TROLL 2008, HALPERN et al. 2010). V dalším průběhu zarůstání dochází k vyplňování mezer mezi roztroušenými jedinci nebo jejich skupinami (LINGUA et al. 2008). Ale s postupem času a houstnutím zápoje se může proces facilitace změnit v kompetici v pozdějších stadiích sukcese (GÖMÖRY et al. 2006, HALPERN et al. 2010). Dospělé stromy bývají proto náhodně prostorově rozmístěné, kromě nejpokročilejších sukcesních stadií, které mají naopak tendenci k rovnoměrnému zastoupení v důsledku vzájemné konkurence (GÖMÖRY et al. 2006).

Sukcese dřevin v lučních společenstvech zpravidla začíná od okraje lesního porostu, kde je nejvyšší hustota semen a jedinci stromového patra usnadňují vzcházení nových semenáčků svým stíněním a zlepšením stanovištních podmínek (MAGEE et ANTOS 1992, HUGHES et BECHTEL 1997, DOVČIAK et al. 2005, TASSER et al. 2007, DOUBKOVÁ 2008, HALPERN et al. 2010). Jako anemochorní druh má smrk větší schopnost kolonizace než dřeviny s jinými strategiemi šíření (PRACH 1994, DOSTÁLOVÁ 2009). Podle DOSTÁLOVÉ (2009) byl smrk ztepilý spolu s javorem klenem nejúspěšnější druh při obsazování opuštěných zemědělských ploch v horských oblastech ČR. A to i přes to, že nejvyšší spad semen je v závislosti na plodnosti a výšce stromu ve vzdálenosti pouze 0,5–2,1 m od plodícího stromu a pak rapidně klesá s rostoucí vzdáleností, takže střední vzdálenost rozptylu se pohybuje v intervalu 4,3–17,4 m (DOVČIAK et al. 2008), což je méně než obecně udávaných 50 m (HUGHES et BECHTEL 1997, BARNES et al. 1998). V centrálních oblastech lučních ekosystémů dochází k invazi dřevin nejpozději (díky malému množství semen a nedostatku stínu, který dovoluje přežívat travinnému stadiu), většinou až když nastanou příznivé klimatické podmínky, které změní podmínky v kompetici semenáčků dřevin a bylinné vegetace (DOVČIAK et al. 2005, HALPERN et al. 2010). Toto mnohdy relativně krátké období bývá nazýváno sukcesní okno (PRACH 1994).

K sukcesi smrku ztepilého DOVČIAK et al. (2008) uvádí, že se několik semenáčků může uchytit a přežít v drsnějších podmínkách před čelem hlavního invazního proudu smrku, signifikantní populační expanze však vyžaduje postupné zvyšování hustoty smrku, tak aby se snižovala pokryvnost trav a usnadňovalo se klíčení ve vlhkých mechových klíčních lůžkách. Smrk ztepilý se pravděpodobněji bude šířit do lučního prostředí spíše postupnou expanzí, než formou skupin. Ve vyšších nadmořských výškách může však kolonizace lučních společenstev smrkem probíhat rozdílným způsobem, alespoň podle výsledků studie z ukrajinských Karpat zaměřené na změnu výšky horní hranice lesa (SITKO et TROLL 2008). Autoři zjistili, že smrk často expanduje nad antropicky ovlivněnou hranici lesa tvořenou bukem buď jako solitéra, nebo v hloučcích, nebo formou malých porostů. Sukcese smrku se většinou objevuje na velké ploše pastvin najednou, ne jenom postupně od okraje porostu.

V horských oblastech má na průběh sukcese vliv i orientace svahů ke světovým stranám, jak uvádí studie ze švýcarských Alp (FRELÉCHOUX et al. 2007). Na severně orientovaných svazích, v chladných a stinných lokalitách, se opuštěné louky nejprve vyvinou v louky porostlé rostlinami z čeledi pryšcovité a křovinami s olší zelenou a později sem nalétne smrk ztepilý a modřín opadavý. Naproti tomu na západních, teplých a slunných lokalitách modřín opadavý (především) a smrk ztepilý kolonizují plochu přímo.

Pokud se dřevinám podaří uchytit se v lučních ekosystémech, zvyšují během růstu intenzitu svého zpětného působení na přízemní vegetaci. Jaký vliv má smrk ztepilý na dynamiku bylinného a mechového patra zjišťovala JANIŠOVÁ et al. (2007). Podle jejich výsledků akumulace opadu ovlivňuje vegetaci v podrostu mnohem víc, než hustý zápoj omezující dostupnost světla. Opad totiž může ovlivňovat vegetaci jak fyzikálně, tak chemicky, ale také rychlostí dekompozice. Na začátku kolonizace pastviny je travinná vegetace v bezprostřední blízkosti rychle rostoucího smrku ovlivněna redukcí světla. Cévnaté rostliny většinou nereagují okamžitě a jejich reakce je pro každý druh specifická. Pokud se světelné podmínky nemění, vrstva opadu pomalu narůstá díky přísunu z korun smrků. Toto společné působení stínění a hromadění opadu se zdá být největší hybnou silou změn ve druhovém složení. Expanze dřevin je doprovázena rychlým odumíráním slunných druhů a

rozšířením vysokých trav a stín snášejících druhů. V pozdějších fázích stín snášející druhy trávy ustupují a dominantní se stávají mechy.

Vliv pastvy na dřeviny na pastvinách a v opuštěných travních porostech

Pastva byla v horských lesích vždy značně rozšířená a v době, kdy rozsáhlé lesní komplexy Šumavy nebyly dopravně přístupné, představovala pro majitele lesů větší zdroj příjmů, než byl prodej dřeva (JELÍNEK 2005). Ani Medvědí hora neunikla jejímu vlivu, dobytek sem byl vyháněn ještě před vytěžením původního porostu a pravděpodobně ještě v mnohem větší míře po jeho exploataci. Tato kapitola tedy přináší přehled literatury zabývající se účinky pastvy na juvenilní stádia lesních dřevin. V závěru je uveden příklad sukcese vegetace ve vytěžených porostech ovlivněných pastvou dobytka.

SVOBODA (1952) uvádí, že pastva znemožňuje nebo velmi zpomaluje průběh přirozené sukcese, která vede od pastvin a luk k lesu. Proto její omezení nebo úplné přerušení vedlo k zalesnění mnoha pastvin v horských polohách během posledních desetiletí (FRELÉCHOUX et al. 2007, JANIŠOVÁ et al. 2007, TASSER et al. 2007, LINGUA et al. 2008). Jedním z nejdůležitějších faktorů bránících úspěšné kolonizaci opuštěných travních porostů dřevinami je okus způsobený pasoucím se dobytkem (VANDENBERGHE et al. 2007). Jak se intenzita pastvy projevuje na poškození smrku ztepilého na pastvinách v horských polohách Švýcarska, studovali MAYER et al. (2006). Zjišťovali stav mladých smrků (výška 0,3–2,5 m) z přirozeného zmlazení před a po pastevní sezóně. Aby se podchytil také vliv spárkaté zvěře, provedlo se šetření ještě na jaře. Okusem byla poškozena 4 % apikálních výhonů, 10 % laterálních výhonů a 13 % stromů vykazovalo jiný druh poškození. Na variabilitu výsledků na jednotlivých studijních plochách měla především vliv intenzita pastvy, s rostoucím počtem kusů na hektar rostlo i poškození. Během zimy poškodila spárkatá zvěř třikrát více mladých stromů, než dobytek v létě. K poněkud rozdílným výsledkům dospěl VANDENBERGHE et al. (2007), který analyzoval nálet o výšce 12–17 cm a 41–50 cm smrku ztepilého, buku lesního, javoru klenu a jedle při nulové, nízké a vysoké intenzitě pastvy. Na konci dvouletého experimentu nebylo poškozeno okusem pouze 1 % z vyšších jedinců a 25 % nižších jedinců. Nálet byl spásán spíše začátkem sezóny a za vyšší intenzity pastvy. Nižší nálet byl při spásání vytrháván ze země. Pravděpodobnost okusu ovlivňuje velikost a výška okolní vegetace (pokud byla vysoká, tak pravděpodobnost, že dojde k okusu, byla malá). Listnáče byly pastvou ovlivněny méně než jehličnany.

Další negativní účinky pastvy kromě okusu uvádí už SVOBODA (1952): odběr velkého množství rostlinné hmoty, druhový výběr paseným dobytkem (druhy hledané postupně mizí, neboť jsou zvířaty stále ničeny a spásávány, kdežto druhy opomíjené postupně převládají), vylučování druhů, které nesnášejí přihnojení, naopak vznik zvláště nitrofilních cenóz na místech silně přehnojených a přímý vliv na tvorbu půdy zvířováním jemné země nebo na změnu mikroreliéfu.

Pastva však může mít i pozitivní vliv na uchycování stromů v lučních společenstvech jak uvádí ve své studii ze subalpinských poloh ve Wyomingu DUNWIDDIE (1977). Pokud docházelo pouze k mírné intenzitě pastvy, vedlo to k hojnějšímu vzcházení stromů díky redukci luční vegetace. Dalším pozitivním vlivem extenzivní pastvy je narušování souvislého travního drnu při přecházení dobytka a tím pádem tvorba vhodných nik pro klíčení semenáčků dřevin (GÖMÖRY et al. 2006).

Struktura a dynamika přirozených smrčin

Vzhledem k poloze zájmové lokality Židovského lesa, by sukcesní série v závěrečné fázi měla dospět ke klimaxové, na menší části také k podmáčené či rašelinné smrčině. Proto je součástí literární rešerše také kapitola zabývající se rozšířením a ekologií smrku ztepilého a také strukturou a dynamikou smrčin, které je možné označit jako přirozené nebo přírodní (VRŠKA et HORT 2003).

Ekologické nároky smrku ztepilého

Smrk ztepilý (*Picea abies*) je dřevina se širokou ekologickou valencí, což dokazuje jeho současné rozšíření daleko za hranicemi jeho přirozeného výskytu nejen v ČR, ale i v Evropě a Severní Americe, kam byl úspěšně introdukován. Mnohdy se jeho optimum nachází v oblastech, kde nebyl zastoupen vůbec, nebo jen jako dřevina vtroušená či přimíšená. Obecné ekologické nároky smrku by se pro území střední Evropy mohly charakterizovat takto:

Ve vztahu ke světlu se jedná o dřevinu polostinnou až stinnou, ve vyšších polohách jeho nároky rostou. Mění se také jeho schopnost snášet zastínění, jednak s věkem a také se stanovištními podmínkami (vyšší tolerance k zastínění je na dobrých stanovištích). Jako mezní hodnota zastínění, při které je smrk ještě schopen růst se uvádí 2-4 % plného osvětlení (MODRZYŃSKI 2007, MUSIL et HAMERNÍK 2007).

Smrk má relativně malé nároky na teplo. Jeho nárůst sice zvyšuje přírůst, ale pouze při splnění podmínek dostatečného zásobování vodou. Oblasti, kde se smrk přirozeně vyskytuje, se vyznačují rozpětím průměrných ročních teplot 2,1–7,2 °C, ale jako dřevina hlavní se uplatňoval v chladnějším podnebí, kde průměrné roční teploty nepřekračovaly 5 °C, v podstatě zde nahrazoval buk a jedli (MÍCHAL 1983). Je velmi tolerantní k nízkým teplotám v zimě, ale může trpět pozdními mrazy ve vegetační sezóně. Citlivý je spíše k vysokým teplotám (MODRZYŃSKI 2007, MUSIL et HAMERNÍK 2007).

Nároky smrku na vodu se považují za střední a vyšší, jako optimální srážkové úhrny se považují hodnoty 490–580 mm během vegetačního období, nad 700 mm ročně. Roste i na stanovištích podmáčených, jako jsou okraje rašelinišť a vrchovišť. K nedostatku vody je velmi citlivý (mělký kořenový systém), nízkou relativní vlhkost vzduchu přímo nesnáší. V horských polohách dokáže získat značné množství vody z usazených srážek, díky vysoké intercepci korun (MODRZYŃSKI 2007, MUSIL et HAMERNÍK 2007).

Požadavky smrku na obsah živin v půdách nejsou příliš vysoké, půdní reakce je spíše kyselá, optimální pH je 4–5. Důležitou vlastností půd pro smrk je dobré provzdušnění a dostatečný obsah půdní vody (MUSIL et HAMERNÍK 2007).

Geografické rozšíření smrku ztepilého

Areál smrku ztepilého se rozkládá v severní, střední a jihovýchodní Evropě mezi 41–70° s.š. a od 5° v.d. směrem k Uralu, kde vytváří hybridní zónu tvořící plynulý přechod se smrkem sibiřským (*Picea obovata*).

MUSIL et HAMERNÍK (2007) rozdělují jeho rozšíření do dvou oblastí: středoevropsko-balkánské a severské, které od sebe odděluje tzv. středopolská disjunkce.
Středoevropsko-balkánská oblast má ostrůvkovitý charakter, zaujímá pohoří střední a jihovýchodní Evropy. Dále se dělí na podoblasti: Hercynsko-karpatskou, Alpskou, Dinárskou a Rodopskou.
Severoevropská oblast se vyznačuje souvislým výskytem smrku na mnohem větším území s nižší nadmořskou výškou (zejména pahorkatiny a nížinné roviny) než je tomu u oblasti Středoevropsko-balkánské.

Vertikální rozložení jde od hladiny moře na severní hranici svého rozšíření, až po horní hranici lesa (ve větší části svého areálu dokonce po horní hranici stromovou), která na jižním okraji autochtonního výskytu ve výškách 2000–2100 m n. m (MUSIL et HAMERNÍK 2007).

V České republice se v rámci fytogeografického členění roztrouseně vyskytuje v mezofytiku (jen jako příměs) a především v oreofytiku v klimaxových smrčinách. Z hlediska vegetačních stupňů aktuální vegetace jsou to suprakolinní, submontánní, montánní, supramontánní a subalpínský vegetační stupeň, přičemž těžiště přirozeného rozšíření leží v polohách nad 1000 m n. m. v horských smrčinách, navazujících na smíšené porosty tvořené kromě smrku bukem, jedlí a klenem (MUSIL et HAMERNÍK 2007).

Dynamika přírodních lesů

Dynamikou přirozených lesů se již zabývala řada autorů, např. OLIVER (1981), PEET et CHRISTENSEN (1987), MCCARTHY (2001), FRANKLIN et al. (2002), SHOROHOVA et al. (2009) Ve středoevropském prostoru bývá tradičně popisována dvěma vývojovými cykly, které na sebe v určitých etapách navazují. Jejich charakteristiku uvádí např. MÍCHAL (1983), KORPEĽ (1989), KORPEĽ et al. (1991), SCHMIDT-VOGT (1991), MÍCHAL et PETŘÍČEK (1999), POLENO, VACEK et al. (2007) a další.

Prvním z nich je tzv. velký vývojový cyklus lesa. Odehrává se v časových rozpětích desetiletí na plochách řádově v hektarech. Začíná na holině po katastrofickém rozpadu původního lesního

porostu, kde se postupně vytváří les přípravný, přechodný a závěrečný. **Les přípravný** tvoří druhy světlomilných pionýrských dřevin, které mají schopnost snášet klimatické extrémy holiny a rychlého růstu v mládí. Typickými druhy přípravných lesů jsou borovice, břízy, osiky, olše, vrby, jeřáby a v některých případech také smrk. Tyto dřeviny postupně kolonizují uvolněnou plochu, svým zástinem mění mikroklimatické podmínky a umožňují tím obnovu stinných klimaxových druhů (jedle, buk) ve spodním patře. Vzniká tak porostní typ **lesa přechodného**, charakteristický vrstevnatou strukturou, rozdílnou dřevinnou skladbou a růstovou dynamikou. Zatímco jedinci horní vrstvy mají letokruhy v oblasti jádra široké a směrem ke kůře se jejich tloušťka snižuje, stinné dřeviny dolní vrstvy rostou zpočátku pomalu a vytvářejí husté letokruhy, ale postupem času dorůstají a vytlačují pionýry z horní úrovně. Tím se zvýší jejich světelný požitek a odrazí se na zvýšené dynamice radiálního přírůstu. Po vyloučení dřevin s kratší životností dochází k převážně obnově dlouhověkých druhů klimaxových, vytvářejících typ **lesa závěrečného**, poslední článek velkého vývojového cyklu lesa. Pokud nenásleduje další katastrofický rozpad, probíhá další vývoj v těchto porostů v rámci klimaxu střídáním typických stádií a fází v rámci malého vývojového cyklu lesa. Probíhá v časových periodách staletí na plochách o velikosti desítek arů. V druhové skladbě převažují stinné dřeviny, struktura porostu se během vývoje jedné generace lesa výrazně mění a na jejím základě se vylišují tři základní stadia: stadium dorůstání, stadium zralosti (optima) a stadium rozpadu. **Stadium dorůstání** je charakteristické vysokým počtem jedinců spodní a střední vrstvy, kteří vyznačují vysokou vitalitou a intenzivním růstem, objemový přírůst i porostní zásoba se tak zvyšují. V této etapě vývoje dochází k maximální výškové, tloušťkově a věkově diferenciaci, ekologická stabilita je vysoká. Porostní mezery vzniklé odumíráním stromů horní vrstvy (především zbytků předcházející generace lesa) se rychle zapojují. Přírůstky porostu se stále zvyšují, přestože postupně dochází k autoredukci. Původně strukturně velmi různorodý porost se začíná výškově vyrovnávat a vytváří semknutý horizontální zápoj, který je příznačný pro **stadium zralosti (optima)**. Během něj je možné rozlišovat dvě fáze: fázi síňové výstavby a fázi stárnutí. Ve fázi síňové výstavby dochází ke kulminaci dřevní zásoby a výčetní základny, objemový přírůst klesá, výškový růst stagnuje a díky tomu se vytváří vyrovnaná porostní úroveň, která svým zástinem brání odrůstání spodních vrstev. Jedinci zatlačení do střední úrovně pro nedostatek světla hynou. Převládají jedinci nejvyšších tloušťkových tříd. Ekologická stabilita je minimální. Ve fázi stárnutí začínají nejstarší stromy ve větším počtu odumírat, zásoba klesá. Porost se dostává do **stadia rozpadu**. V tomto stadiu se porostní zásoba, výčetní základna i počet stromů snižuje. Hloučky až skupiny stromů staré generace se střídají s porostními mezerami a nastupující obnovou lesa. Při postupném pomalém rozpadu směřuje další vývoj k výběrné fázi a vznikne porost výškově diferencovaný, pokud je rozpad rychlejší vytváří se dvouetážová struktura, event., dojde-li k jednorázové masivní disturbanci, následuje přípravný les velkého vývojového cyklu. Stadium dorůstání navazuje na stadium rozpadu v období nejnižší zásoby a vývojový cyklus se tím uzavírá.

V anglicky psané literatuře se dynamika lesů popisuje jistou obdobou malého a velkého vývojového cyklu lesa označovanou jako tzv. „patch dynamics“ a „gap dynamics“ (MCCARTHY 2001, THOMAS, PACKHAM 2007). Vývoj ve smrčinách především boreálních ale i horských lesů popisuje řada autorů právě jako dynamiku porostních mezer (gap dynamics) (LEEMANS 1991, HOFGAARD 1993a, KUULUVAINEN 2002).

Disturbance a dynamika přirozených horských smrčin

Pohled na dynamiku přirozených smrčin se v posledních desetiletích změnil. Dřívější přístup prezentovaný v pracích KORPEĽA (1989) nebo MÍCHALA a PETŘÍČKA (1999) na ni pohlížel jako na rovnovážný proces, který se cyklicky opakuje v závislosti na životnosti dřevin, které se účastní porostní skladby. Na velkoplošnou alogenní disturbanci pohlíží jako na výjimečnou událost, ke které dochází velmi zřídka. Současné studie však chápou toto narušení jako normální a přirozenou součást lesních ekosystémů (ZIELONKA et MALCHER 2009, ZIELONKA et al. 2010, ČADA et SVOBODA 2011, PANAYOTOV et al. 2011, SVOBODA et al. 2012, ČADA et al. 2013) a řídící mechanizmus jejich dynamiky, neboť především intervaly mezi velkoplošnými narušeními jsou sice poměrně dlouhé (KUULUVAINEN 2002), ale zpravidla jsou kratší než životnost dřevin (YAMAMOTO 2000). Ani na území o velikosti několika km^2 tedy nemusí docházet k rovnovážnému stavu (HOLEKSA et al. 2007).

Vývoj smrčin ve střední Evropě nejvíce ovlivňují větrné vichřice a následná expanze lýkožrouta smrkového (SVOBODA 2008, SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009, SHOROHOVA et al. 2009), na rozdíl

od boreálních lesů, kde jsou to především požáry (LINDER et al. 1997, WALLENIUS 2002, UOTILA et KOUKY 2005), ale i hmyzí kalamity (SHOROHOVA et al. 2009). Pokud jde o narušení způsobené silnými větrnými vichřicemi, např. v horských lesích Tater se během 150 let vyskytly hned třikrát (ZIELONKA et al. 2010).

Při studiu dynamiky horských smrčin Šumavy je však nutné zdůraznit, že mnohdy není možné odlišit disturbance přirozeného a antropogenního původu (SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009, ČADA et SVOBODA 2011).

Starší práce za předpokladu dlouhého období vývoje bez narušení popisují dynamiku horských smrčin podle malého vývojového cyklu, jehož časové rozpětí je značně ovlivněno nadmořskou výškou a stanovištními podmínkami (KORPEĽ 1989, VACEK 1990). Délka vývojového cyklu autochtonních smrčin Krkonoš se tedy pohybuje v intervalu 260–420 let. Stadium dorůstání je vymezeno časovým úsekem 100–140 let, stadium optima 100–170 let a stadium rozpadu 60–110 let. V průběhu cyklu se vyskytuje asi 110 let dlouhé nespojité období, kdy se přirozená obnova ve stromové výstavbě neuplatňuje (VACEK 1990). Výjimku tvoří pouze porosty těsně pod horní hranicí lesa, kde je postup obnovy pomalý, ale téměř nepřetržitý (VACEK 1990). V tatranských smrčinách trvá průměrná délka vývojového cyklu přírodního lesa ve smrkovém vegetačním stupni ve výšce 1200–1300 m n.m. srovnatelných 350–400 let, přičemž v nižších i vyšších nadmořských výškách se trvání jednoho cyklu zkracuje asi na 300 let (KORPEĽ 1989, HLADÍK et al. 1993, SANIGA 2007).

Pokud dojde k velkoplošnému narušení, měl by vývoj lesa probíhat sekundární sukcesí v rámci velkého vývojového cyklu lesa (KORPEĽ 1989). Hlavní dřevinou přípravného lesa je jeřáb ptačí, pod který nalétne smrk a postupně jej přeroste, takže během několika dekád odumírá (HOLEKSA et ŻYWIEC 2005). V podmínkách horských smrčin Šumavy však výše uvedené schéma platí jen částečně. Vzhledem k tomu, že jeřáb ptačí považovaný za pionýrskou dřevinu se často na skladbě porostů vůbec nepodílí, nemůže tedy vzniknout les přípravný v pravém smyslu slova, neboť se nemění druhové složení. Nově vzniklý porost je tedy opět smrčinou, díky schopnosti smrku hrát roli pionýrského i klimaxového druhu (HEURICH 2009). Takto vzniklé porosty mají však růstovou dynamiku lesa přípravného s časnou kulminací mimořádně vysokých přírůstů a následným plošným rozpadem porostu (MÍCHAL et PETŘÍČEK 1999). Studie popisující vývoj šumavských smrčin podle uvedeného schématu publikovali např. SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ (2009), nebo JANDA et al. (2010).

Struktura horských smrkových lesů

Strukturou porostu se rozumí jeho vnitřní uspořádání, výstavba a kompozice celého složitého souboru stromů (KORPEĽ et al 1991). V horských lesích má na strukturu porostu zásadní vliv gradient nadmořské výšky. Jak se postupně zvyšuje, klesají výšky stromů, snižuje se jejich objem i množství přirozené obnovy, mění se prostorové uspořádání porostů a další znaky (KORPEĽ 1989, VACEK 1990, SVOBODA 2005, VORČÁK et al. 2006, HOLEKSA et al. 2007). Proto budou některé prvky porostní struktury popisovány zvlášť pro nižší a vyšší polohy, nebo bude zmíněno, jak je gradient nadmořské výšky ovlivňuje.

Druhové složení

V klimaxových acidofilních horských smrčinách a edaficky podmíněných podmáčených smrčinách horských poloh ve středoevropských pohořích je stromové patro tvořeno *Picea abies* často se *Sorbus aucuparia*, příměs tvoří místy i *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* agg. nebo *Acer pseudoplatanus* (HUSOVÁ et al. 2002). V některých porostech se další druhy dřevin kromě smrku v horní vrstvě vůbec nevyskytují (SVOBODA 2005, VACEK et al. 2010), ale běžně je v porostech vtroušen jeřáb ptačí (PRŮŠA 1976, VACEK 1990, MÍCHAL, PETŘÍČEK 1999, JANDA et al. 2010, SVOBODA et al 2010). V horských lesích Karpat a Alp je druhová skladba obohacena o *Larix decidua* a *Pinus cembra* (KORPEĽ 1989, MOTTA et al. 2002). Na horní hranici lesa již do rozvolněných skupin smrků proniká *Pinus mugo* v regionech, kde se tento druh vyskytuje (KORPEĽ 1989, VACEK 1990).

Hustota porostů

Hustota stromů závisí především na vývojové fázi porostu, stanovištních podmínkách ale i na zvolené registrační hranici. Podle KORPEĽA (1989) má vliv také stoupající nadmořská výška, neboť

s ní vzrůstá i počet všech stromů (výrazněji je tento vztah patrný u hroubí), nicméně HOLEKSOVI et al. (2007) se tento vztah nepodařilo prokázat. Obecně se hustota porostů pohybuje v rozmezí 200–700 jedinců hroubí na ha, např. v tatranských smrčinách uvádí KORPEĽ (1989), že v pásmu 1200–1400 m n. m. se počet stromů hroubí pohybuje v rozmezí 270–750 ks na ha a množství jedinců vyšších než 1,3 m od 300 do 3000 ks na ha. V nadmořských výškách 1400–1600 m je to 370–980 ks na ha v případě stromů hroubí a od 520 do 1320 ks na ha u jedinců převyšujících výčetní výšku. V Krkonoších se hustota smrčin pohybuje od 240 do 536 ks hroubí na ha (VACEK 1990) a na Šumavě je to 316–608 ks na ha (SVOBODA ET ČADA 2011).

Tloušťková struktura

Tloušťková struktura závisí na vývojové etapě a výškovém pásmu (KORPEĽ 1989). Prokazatelně negativní vztah je mezi střední tloušťkou a počtem stromů (ČADA et SVOBODA 2011). SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ (2009) zjistili u živých stromů signifikantní závislost mezi výčetní tloušťkou a plochou korunové projekce a také mezi výčetní tloušťkou a délkou koruny. Rozdílná tloušťková struktura je mezi živými stromy a soušemi, průměrná tloušťka i vrcholy četností jsou o cca 10 cm větší v případě živých stromů (MOTTA et al. 1999, HOLEKSA et al. 2007, SVOBODA ET ZENÁHLÍKOVÁ 2009, SVOBODA et al. 2010), neboť pomalu rostoucí stromy menších dimenzí mají vyšší pravděpodobnost odumření vlivem autoredukce (FRAVER et al. 2008). V klimaxových smrčinách má tloušťková struktura tvar jednovrcholového polygonu (SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009, SVOBODA et al. 2010) s výraznou levostrannou asymetrií (MÍCHAL et PETŘÍČEK 1999, ČADA et SVOBODA 2011). V pokročilé fázi rozpadu až počáteční fázi dorůstání je rozsah tlouštěk největší a křivka tloušťkových četností nemá jednostranně klesající tvar, ale podobá se tvaru dvouvrcholové křivky typické pro dvouetážové porosty (KORPEĽ 1989). Pokud existuje díky nepřetržitému procesu obnovy nadbytek slabších stromů a nedostatek stromů silnějších dimenzí, připomíná křivka tloušťkového rozdělení svým tvarem obrácené písmeno J (negativní exponenciální křivka) (MOTTA et al. 1999, KUULUVAINEN et al. 1998).

Výšková struktura

Maximální výška stromů je průkazně závislá na nadmořské výšce (SVOBODA 2005, HOLEKSA et al. 2007, SVOBODA et POUSTKA 2008). SVOBODA (2005), který analyzoval horský smrkový les v nadmořských výškách od 1220 m uvádí, že na převýšení 120 m se hodnoty max. výšky snížily o 8 m, což je údaj srovnatelný s HOLEKSOU et al. (2007), který ve své studii publikoval, že s přibývající nadmořskou výškou klesá maximální výška o 6 m na 100 m převýšení. Výškové rozpětí stromů se např. v autochtonních smrčinách Krkonoš pohybuje od 3 do 44 m a střední porostní výška je 24 m, (VACEK 1990), což je srovnatelné i s lesy Šumavy (SVOBODA 2005, SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009, JANDA et al. 2010).

Zásoba

Výška dřevní zásoby je značně ovlivňována nadmořskou výškou, růstovými poměry a stadiem vývoje porostu (VACEK 1990). Největší je v pokročilé fázi optima a nejmenší při přechodu ze stadia rozpadu do stadia dorůstání, kdy může klesnout až na 38 % maximální zásoby. V Tatrách v nadmořských výškách 1200–1400 m dosahuje porostní zásoba hodnot od 290 do 850 m^3 na ha. V pásmu 1400–600 m se snižuje na 260–520 m^3 na ha. Při přechodu ze stadia rozpadu do stadia dorůstání dosahuje asi 50 % maximální zásoby. Z toho vyplývá větší vyrovnanost struktury a vyšší odolnost výše položených porostů (KORPEĽ 1989). KUCBEL et al. (2008) uvádí průměrnou zásobu porostů Nízkých Tater 331 m^3, přičemž se její hodnoty pohybují v intervalu 107–702 m^3 na ha. V Alpách se objem živých stromů pohybuje od 330 do 848 m^3 na ha (MOTTA et al. 1999). Dřevní zásoba hroubí smrčin Krkonoš se pohybuje v rozpětí od 176 do 824 m^3 na ha a v celkovém průměru činí 554 m^3 na ha (VACEK 1990). Pro šumavské smrčiny uvádí SVOBODA (2005) objem stojícího dřeva (živé stromy a souše) 515–564 m^3 na ha.

HOLEKSA et al. (2007) zjistil, že existuje silný vztah mezi objemem porostu a maximální výškou stromu, o něco slabší ale stále signifikantní je také vztah mezi maximální tloušťkou stromu a objemem. Se vzrůstající výškou klesá objem asi o 200 m^3 na převýšení 100 m. V případě, že je porost více strukturovaný a uplatňuje se vetší zastoupení střední a dolní vrstvy, zásoba se výrazně snižuje (KUCBEL et al. 2008).

Věková struktura

Přirozené smrkové porosty se vyznačují značnou věkovou variabilitou (KORPEĽ 1989, VACEK 1990) vyplývající z jeho fázovité obnovy, rozdíly mohou činit 70–160 (KORPEĽ 1989), ale i 200 let (JANDA et al. 2010). Pokud však porost vznikl následkem rozsáhle disturbance, vyznačuje se věková struktura výrazným vrcholem následovaným poklesem trvajícím několik desetiletí (SVOBODA et al. 2010). Průměrné stáří porostů v Krkonoších činí 135–211 let (VACEK 1990), v Jeseníkách 150–200 let (PRŮŠA 1976) a na Šumavě 160–200 let (SVOBODA 2005). V mnoha studiích byly publikovány údaje o smrcích starších než 400 let (VACEK 1990, HOFGAARD 1993a, MOTTA et al. 1999, MOTTA et al. 2002, JANDA et al. 2010). Někteří autoři také zkoumali věk dosažení výčetní výšky. VACEK (1990) uvádí, že výčetní věk se ve spodních polohách pohybuje okolo 19 let a při horní hranici lesa činí v průměru 39 let, SVOBODA (2005) zjistil, že výšky 1,3 m dorůstají smrky v průměru ve 25 letech, nebo v intervalu 22–27 let (SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009). MOTTA et al. (1999) uvádí, že v podmínkách Alp jsou podobně staří jedinci (20–25 let) ve výšce 60 cm.

Závislost věku a tloušťky

Řada studií se také zabývala vztahem mezi věkem a tloušťkou. Ve většině případů nebyla zjištěna žádná, nebo jen slabá korelace (VACEK 1981, VACEK 1990, MOTTA et al. 1999, SVOBODA 2005, SVOBODA ET ZENÁHLÍKOVÁ 2009). V poslední jmenované studii se dokonce uvádí, že rozdíl v tloušťce stromů podobného věku byl ca 30 cm, což je překvapivá informace u porostu vyvinutého po rozsáhlé disturbanci. JANDA et al. (2010) naopak zjistil, že mezi věkem, výčetní výškou a tloušťkou existuje silná korelace, která je pravděpodobně dána dostatkem růstového prostoru bez silných konkurenčních vztahů. K podobným závěrům došel i MOTTA et al. (1999), v případě porostu vzniklého po ukončení pastvy.

Prostorová struktura

I z hlediska vertikálního a horizontálního členění porostu v horských smrčinách má klíčovou roli nadmořská výška. V nižších polohách se vytváří lesy plně zapojené, s homogenní strukturou a horizontálním zápojem (PRŮŠA 1976, MÍCHAL 1983, KORPEĽ 1989, VACEK 1990, BEBI et al. 2001, KUCBEL et al. 2008, SVOBODA et al. 2010, ČADA et SVOBODA 2011), přestože věkový rozdíl může dosáhnout u stromů hlavního stromového patra 100 nebo i více let (SVOBODA ET ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Horizontální rozmístění stromů v porostu je pravidelné (HOLEKSA et al. 2007), což je důsledek konkurenčních procesů, které vedou k autoredukci (SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Ve vyšších polohách však dochází ke shlukování (PRŮŠA 1976, MOTTA et al. 2002, HOLEKSA et al. 2007, KUCBEL et al. 2008) zápoj je uvolněný až přerušený, struktura je trvale mezernatá a vrstevnatá (PRŮŠA 1976, MÍCHAL 1983, BEBI et al. 2001, MOTTA et al 2002, KUCBEL et al. 2008, JANDA et al. 2010), takže se blíží struktuře výběrného lesa (HLADÍK et al. 1993). Koruny stromů jsou hluboce zavětvené, jejich délka neklesá pod 50 % délky stromu (HLADÍK et al. 1993), v některých případech je to více než 70 % (JANDA et al. 2010).

Struktura porostů na horní hranici lesa

V těchto polohách se porosty stávají následkem krátkého vegetačního období a sněhového závěsu mezernaté, jednotlivé stromy stále kratší, kmeny spádné s nízkým štíhlostním koeficientem, nízko zavětvené, sukaté, koruny úzké, hluboké a živé (HLADÍK 1993, MÍCHAL et PETŘÍČEK 1999). Jak se zkracují porostní výšky, sice se zvyšuje počet jedinců na jednotku plochy, ale smrčiny se výrazně diferencují střídavě do hloučků s předpoklady vysoké statické odolnosti vůči sněhu a do mezer bez korunového zápoje (MÍCHAL ET PETŘÍČEK 1999, SANIGA 2007). Hloučkovité uspořádání je pro smrk životně důležité. Hlouček tvoří celek, kde jednotlivé stromy mají svou specifickou funkci. Okrajové smrky nesou tíhu drsného klimatu, jsou silně poškozovány a odumírají. Další chráněné stromy uvnitř hloučku poměrně dobře obstojí. Nejvíce chráněné stromy (obvykle ve středu hloučku) převyšující skupinu o 1–2 m (PRŮŠA 1976). Nad horní hranicí lesa jsou časté vlajkovité formy smrku (PRŮŠA 1976, VACEK 1990). V těchto polohách se také začíná objevovat vegetativní obnova formou hřížení (VACEK 1990, SANIGA 2007).

Mortalita a odumřelé dřevo

Množství tlejícího dřeva ve formě ležících kmenů nebo stojících souší je hlavním znakem probíhajících přírodních procesů (FRAVER 2008, SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Nejčastější příčiny odumírání v horských smrčinách jsou kompetice, vítr, hmyz, sníh a námraza. Souše vznikající jako následek konkurenčního boje, mívají zpravidla menší dimenze s tloušťkou většinou nepřesahující 20 cm (KORPEĽ 1989, KUULUVAINEN et al. 1998, SVOBODA 2005, HOLEKSA et al. 2007, SVOBODA et ČADA 2011). Jejich množství bývá velmi variabilní (HOLEKSA et al. 2007, KUCBEL et al. 2008). Např. KORPEĽ (1989) uvádí jejich hustotu (bere v úvahu hroubí) v intervalu 100-230 ks na ha, k podobným výsledkům došel i SVOBODA (2005) s počtem 87–163 ks na ha. Jestliže kompetici podléhají především slabší jedinci, pak v případě větrné disturbance mají všechny stromy hlavní porostní vrstvy stejnou pravděpodobnost vyvrácení (LIU et HYTTEBORN 1991), nebo se dokonce zvyšuje s velikostí stromu (SHOROHOVA et al. 2008). Odumřelé ležící dřevo, vznikající vývraty nebo pádem souší, má důležitou funkci nejen jako nejvhodnější substrát pro přirozenou obnovu, ale také pro udržení biodiversity celého lesního ekosystému (KUULUVAINEN 2002). Jeho objem se podle různých autorů pohybuje od 30 do 150 m^3 na ha (VACEK 1990, MOTTA et al. 1999, SVOBODA 2005, HOLEKSA et al. 2007, SVOBODA ET ZENÁHLÍKOVÁ 2009, SVOBODA et al. 2010). Délka rozkladu kmenů se v závislosti na stanovištních podmínkách pohybuje od 50 do 200 let (VACEK 1990, HOFGAARD 1993b, MÍCHAL et PETŘÍČEK 1999, ZIELONKA 2006).

Přirozená obnova

Klíčovou roli v zachování lesních ekosystémů hraje přirozená obnova. Její množství se mění v závislosti na věku a struktuře porostu (KULAKOWSKI et BEBI 2004). Dalším faktorem ovlivňujícím množství zmlazení je gradient nadmořské výšky. VORČÁK et al. (2006) udává pokles hustoty zmlazení smrku zhruba o jeden řád na 200 m výškového převýšení, takže v zonálních smrčinách může počet semenáčků klesnout i pod 2000 ks na hektar (MÍCHAL et PETŘÍČEK 1999), zatímco v nižších polohách množství náletů a nárostů přesáhnout i několik desítek tisíc kusů na hektar (SVOBODA et al. 2010). Většina zmlazení se vyskytuje ve výškových třídách do 30 cm, u vyššího zmlazení je však jeho hustota relativně nízká (VACEK 1990, HOLEKSA et al. 2007, SVOBODA ET ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Nejvyšší mortalita byla zaznamenána u jednoletých semenáčků, s rostoucím věkem a výškou klesala (HOFGAARD 1993b, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). Prostorová struktura zmlazení bývá značně agregovaná (LEEMANS 1991, MÍCHAL et PETŘÍČEK 1999, KUULUVAINEN et KALMARI 2003, SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009, BAČE et al. 2009), což je dáno preferencí určitých mikrostanovišť (SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009, BAČE et al. 2009). V řadě studií byl potvrzen význam tlejícího dřeva (ležících kmenů a pahýlů) jako nejdůležitějšího substrátu pro regeneraci smrku v horských lesích (PRŮŠA 1976, VACEK 1990, HOFGAARD 1993a, KUULUVAINEN et KALMARI 2003, JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, KUPFERSCHMID et BUGMANN 2005, ULBRICHOVÁ et al. 2006, ZIELONKA 2006, SVOBODA ET ZENÁHLÍKOVÁ 2009, BAČE et al. 2009, JONÁŠOVÁ et al. 2010, SVOBODA et al. 2010). Toto mikrostanoviště zpravidla nepokrývá více než 10 % plochy, ale může na něm regenerovat 40–80 % z celkového množství obnovy (HOFGAARD 1993a, ZIELONKA 2006, SVOBODA et al. 2010), přičemž základním faktorem je kvalita a stupeň rozkladu tohoto substrátu. Vedle toho, že tento substrát je vhodný pro zakořenění, může také omezit nebo snížit přetrvávající pohyb sněhu v zimním období a v jarním období během tání sněhu, díky vyvýšené pozici nad terénem získávají semenáčky náskok před ostatní vegetací a je zde také více tepla, takže sníh dříve odtává (PRŮŠA 1976, VACEK 1990). Rozložené tlející dřevo je také důležité z hlediska zásobení vodou a výživy mladých jedinců smrku. Biomasa smrkových semenáčků a obsah živin v asimilačních orgánech byly výrazně vyšší v případě semenáčků rostoucích na tlejícím dřevě v porovnání s jinými typy substrátů (SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009). Jako další vhodná mikrostanoviště pro obnovu smrku bývají uváděny mechorosty a hrabanka (HOLEKSA et al. 2007, KUPFERSCHMIDT et BUGMANN 2005, SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009, JONÁŠOVÁ et al. 2010). Naopak ke zmlazení téměř nedochází v kapradinách (PRŮŠA 1976, KUPFERSCHMIDT ET BUGMANN 2005, ULBRICHOVÁ et al. 2006) a to ani v případě jeřábu (HOLEKSA et ŻYWIEC 2005, BAČE et al. 2009). Překážkou přirozeného zmlazení jsou také porosty trav vytvářející husté koberce, především třtiny chloupkaté a metličky křivolaké, které konkurují mladým jedincům smrku v boji o světlo, prostor a živiny (JONÁŠOVÁ ET PRACH 2004, KUPFERSCHMIDT et BUGMANN 2005, HOLEKSA et al. 2007, ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). Dalším

faktorem negativně ovlivňujícím vývoj náletů a nárostů je okus spárkatou zvěří (MOTTA 2003, KUPFERSCHMIDT et BUGMANN 2005). MOTTA (2003) ve své studii uvádí, že v případě opakovaného okusu zůstává obnova ve fázi náletů a nárostů po desetiletí a není schopná reprodukce. V oblasti Alp zjistil, že okusem bylo poškozeno 11–25 % obnovy smrku a 42–60 % obnovy jeřábu, nejčastěji ve výškách od 80 do 140 cm. V některých případech u jeřábu může dokonce zabránit dalšímu růstu. Jeřáb je na okus citlivější než smrk, jak dokládají výzkumy z dalších oblastí (LINDER et al. 1997, BAČE et al. 2009, HEURICH 2009).

Metodika

Lokalita

Poloha a přírodní podmínky

Medvědí hora (1224 m n. m., 48°59'39.42"N, 13°25'37.81"E) leží na západním okraji geomorfologického celku Šumavských plání, severovýchodním směrem od Velkého Roklanu. Po jejích východních svazích probíhá hranice s Bavorskem, ze severu je vymezena Roklanskou slatí, západní a jižní úpatí omývají vody Roklanského potoka. Podloží je tvořeno dvojslídnými pararulami a migmatizovanými rulami moldanubika s průniky biotických granitů a menších těles dvojslídných a biotických granodioritů moldanubického plutonu (BABŮREK et al. 2006). Z půdních typů je na lokalitě zastoupen především kryptopodzol modální, organozem, podzol modální a okrajově také glej histický (KOZÁK et al. 2009). Klimatické podmínky patří k nejdrsnějším na Šumavě. Průměrná teplota vzduchu se pohybuje v rozmezí 2–3 °C, průměrný roční úhrn srážek přesahuje 1200 mm. Průměrný sezónní počet dní se sněhovou pokrývkou převyšuje 160 a průměrný počet dní se sněhovou pokrývkou ≥ 100 cm je více než 50 (TOLASZ et al. 2007). Vegetační doba se pohybuje od 80 do 100 dnů, na nedalekém Březníku je její hodnota 89 dnů (PLÍVA et ŽLÁBEK 1986). Rostlinná společenstva jsou klasifikována jako třtinové smrčiny (*Calamagrostio villosae-Piceetum*) a podmáčené rohozcové smrčiny (*Mastigobryo-Piceetum*) místy v komplexu s rašelinou smrčinou (*Sphagno-Piceetum*) (NEUHÄUSLOVÁ et MORAVEC 1998).

Charakteristika porostů v zájmovém území

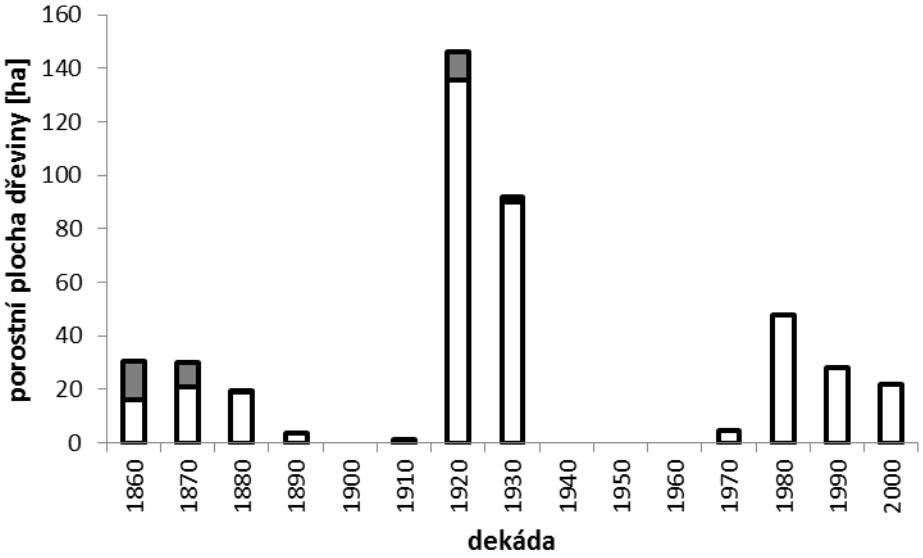
Zájmové území (obr. 7-10) bylo vylišeno na základě porostní mapy LHP Srní pro roky 2009–2018. Do výběru byla zahrnuta celá oblast bývalého kamerálního lesa Roklan a část historického majetku schwarzenberského východně od kamerálního lesa po Roklanský potok. Na severu je toto území ohraničeno pásem normálně zapojeného lesa. Celková plocha zájmové lokality je 439 ha, z toho se 314 ha nachází na území kamerálního lesa a 125 ha na prášilském panství. Vzhledem k tomu, že poloha Židovského lesa se v průběhu času měnila, není možné určit jeho přesnou lokalizaci ani rozlohu. Pokud však vyjdeme ze základní charakteristiky Židovského lesa, kterou je nízká hustota stromového patra a až parkovitý vzhled porostů, je možné na základě zakmenění vylišit oblast řidších porostů s mezernatým až otevřeným zápojem. Plocha smrkových porostů obnovených před rokem 1959 se stupněm zakmenění nejvýše 6 činí 246 ha (56 % z celkové plochy zájmového území), přičemž na území kamerálního lesa Roklan je to 152 ha a dalších 94 ha na bývalém panství Prášily-Dlouhá Ves. Souhrnný přehled plochy porostních skupin podle zakmenění a období založení či obnovení porostu podle LHP pro roky 2009-2018 je uveden v tabulce 1. Nejvyššího zastoupení dosahují stupně 5–7 a to jak v případě vitálních smrkových porostů, tak i souší a dohromady zaujímají dvě třetiny zájmového území. Prostorové rozmístění porostů s nižším zakmeněním je dobře patrné na leteckém snímku z roku 1962 (obr. 9), nebo z porostní mapy (obr. 10).

Obr. 7. Mapa zájmového území na ortofotomapě z roku 2009. Datový podklad Správy NP a CHKO Šumava, GEODIS Brno s.r.o.

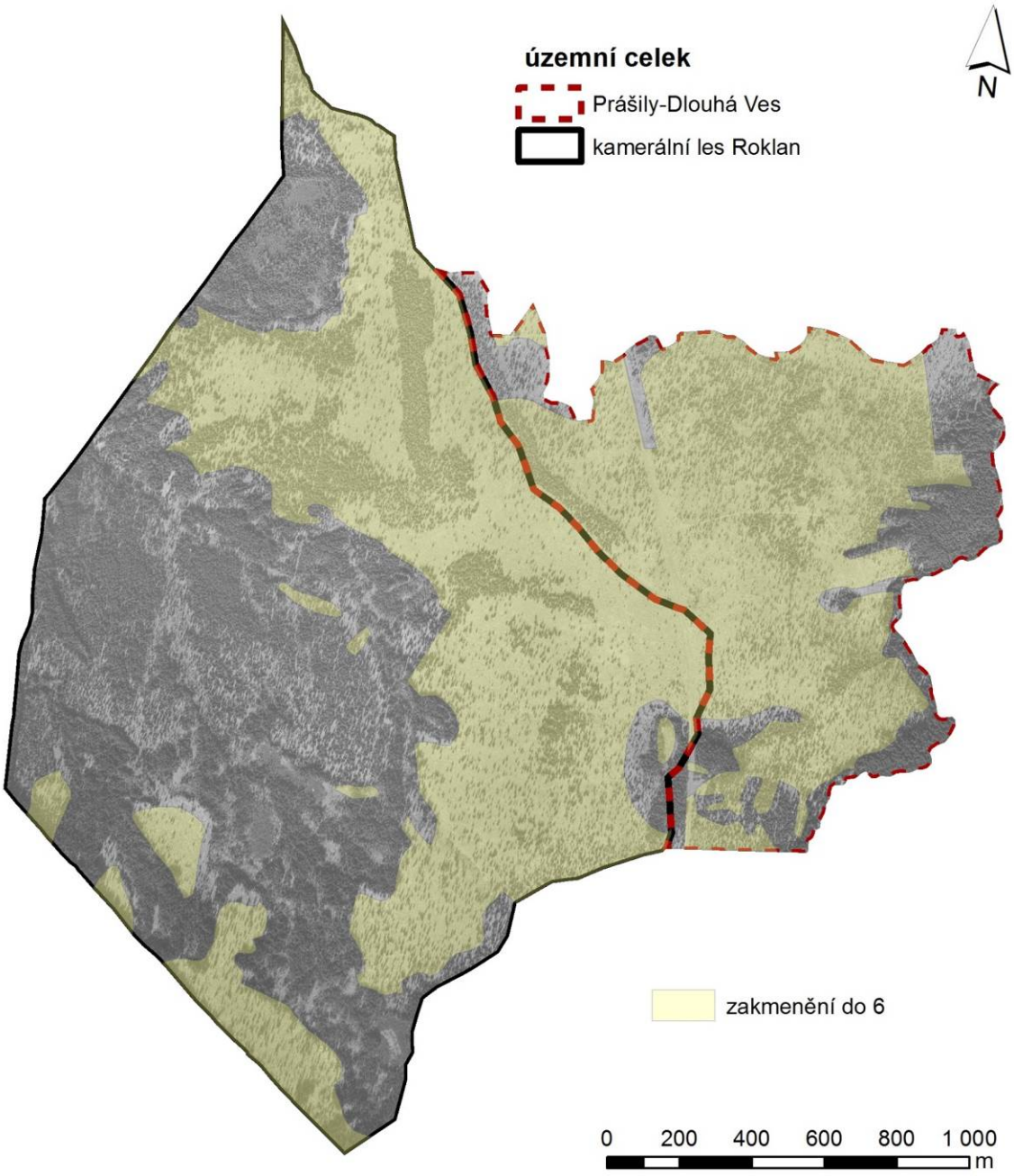
Věkovou struktura smrkových porostů podle platného LHP vyjádřená porostní plochou dřeviny sumarizovanou za desetiletí znázorňuje obr. 8. Porosty se obnovily ve třech hlavních vlnách. Nejvýznamnější proběhla ve dvacátých a třicátých letech 20. století a projevila se na více než polovině zájmového území. Na necelých dvou desetinách výměry se nacházejí porosty založené od sedmdesátých let 20. století. Část z nich představuje další generaci lesa, která nahradila porosty obnovené během první vlny v období 1860–1889, jenž byly vytěženy po napadení lýkožroutem smrkovým na konci devadesátých let 20. století. (obr. 11).

Tabulka 1. Přehled ploch [ha] porostních skupin, na jejichž druhové skladbě se podílí smrk ztepilý (SM) nebo jehličnaté souše (SOJ) podle dekády založení porostu a stupně zakmenění.

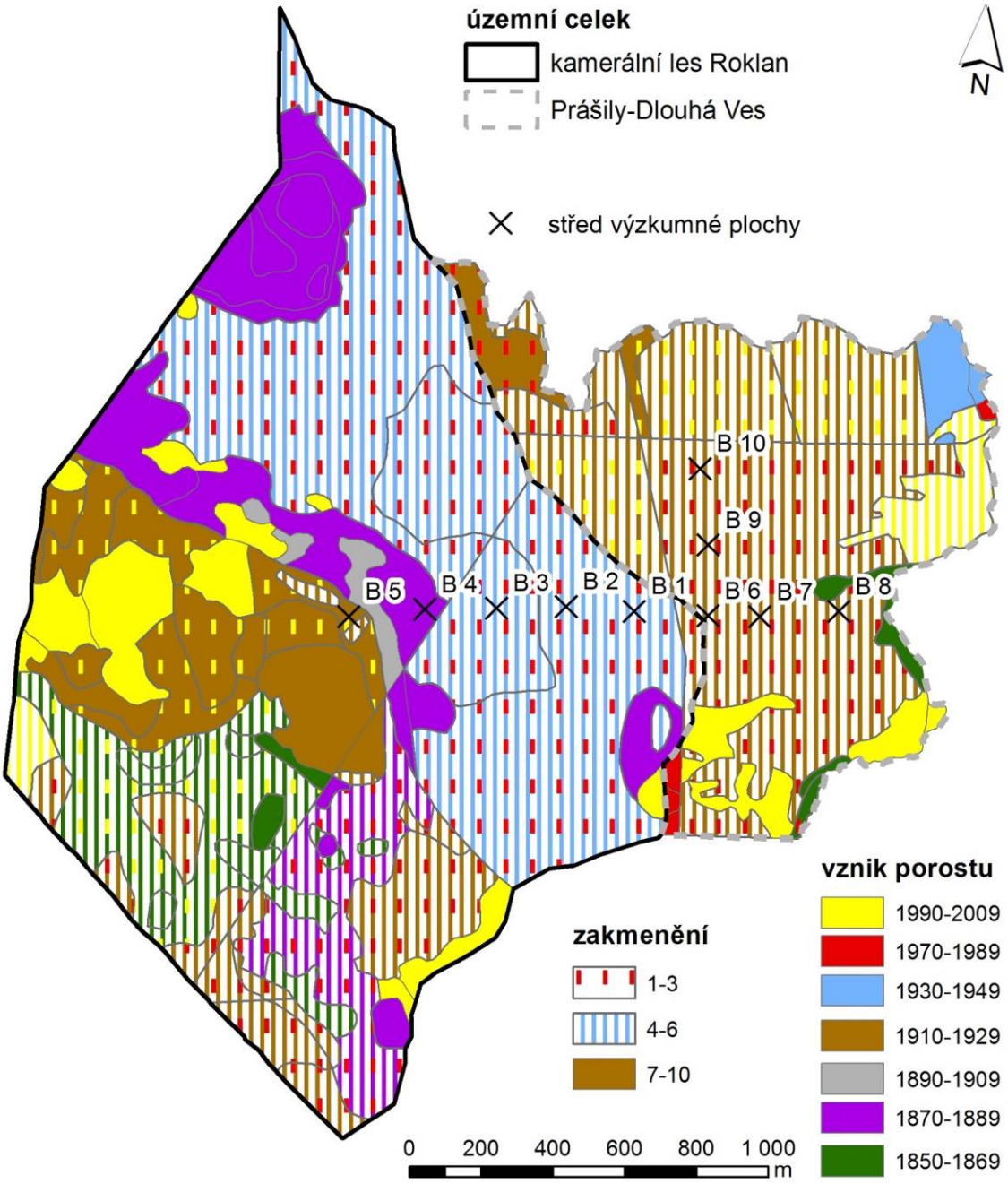
	Stupeň zakmenění									∑ SM	Stupeň zakmenění						∑ SOJ	∑
Dekáda	**1**	**2**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**		**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**		
1860			5.9	7.5		0.4	2.4		0.0	16.3	0.8	13.6		0.1			14.4	30.6
1870				6.3			8.1	6.5	0.0	20.9		7.4			0.5	1.1	9.0	29.9
1880						10.9	8.2			19.2				0.5			0.5	19.7
1890						3.6				3.6							0.0	3.6
1900										0.0							0.0	0.0
1910				1.3						1.3							0.0	1.3
1920			10.1	16.9	72.5	36.4				135.8	1.8	0.1	2.8	5.7			10.4	146.2
1930				38.5	47.8	3.4	0.4			90.1		0.9	0.8	0.2	0.0		1.9	92.0
1940										0.0							0.0	0.0
1950										0.0							0.0	0.0
1960										0.0							0.0	0.0
1970	2.5	2.1					0.2			4.8							0.0	4.8
1980	9.4	37.4				0.7	0.2			47.7							0.0	47.7
1990	8.0	7.0			5.0		8.0			27.9							0.0	27.9
2000				2.4		4.6	15.0			22.1							0.0	22.1
∑	19.9	46.5	16.0	72.9	125.2	60.1	42.5	6.5	0.0	389.7	2.6	22.0	3.6	6.4	0.5	1.1	36.1	425.8



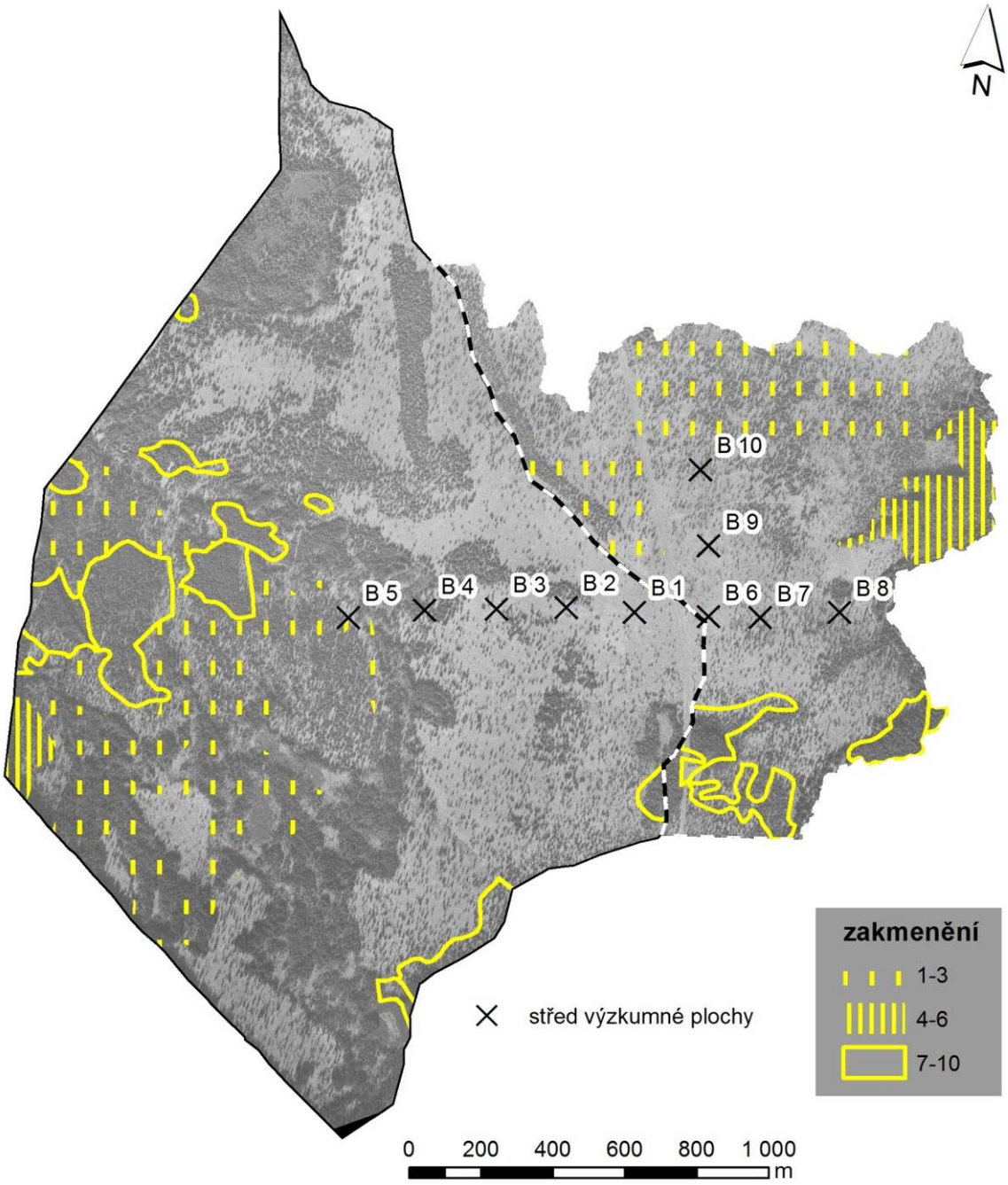
Obr. 8. Věková struktura porostů v zájmovém území v roce 2009 podle LHP. Šedá barva znázorňuje jehličnaté souše, bílá vitální smrkové porosty.



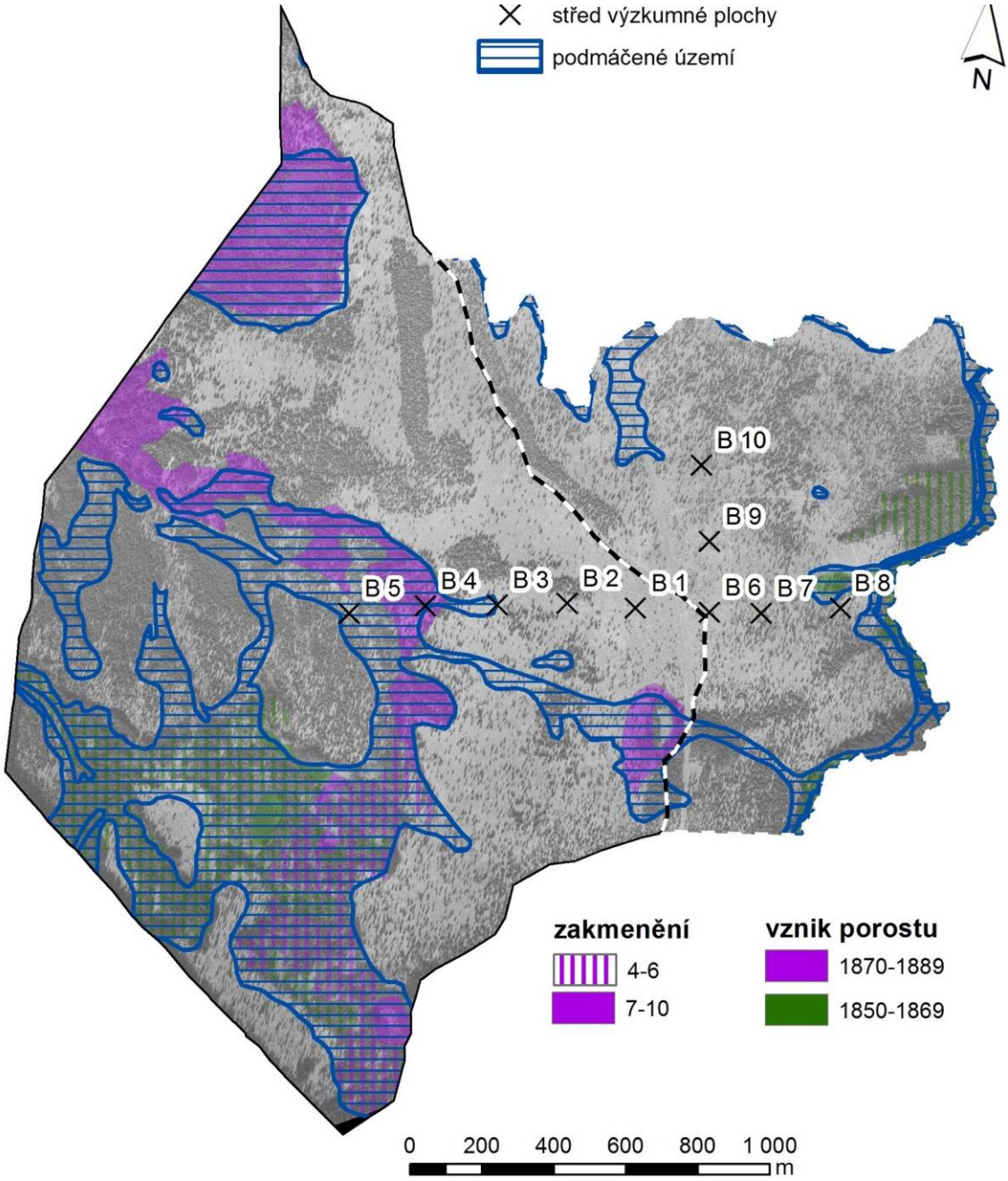
Obr. 9. Mapa porostních skupin se stupněm zakmenění nejvýše 6 podle LHP na období 2009-2018 na podkladu leteckého snímku z roku 1962. Datový podklad Správy NP a CHKO Šumava a VGHMÚř Dobruška, © MO ČR 2009.



Obr. 10. Porostní mapa zájmového území podle LHP na období 2009-2018. Datový podklad Správy NP a CHKO Šumava.



Obr. 11. Mapa porostních skupin první věkové třídy podle LHP na období 2009-2018 na podkladu leteckého snímku z roku 1962. Datový podklad Správy NP a CHKO Šumava a VGHMÚř Dobruška, © MO ČR 2009.



Obr. 12. Mapa podmáčených porostů (sjednocení edafických kategorií G, T a R) na podkladu leteckého snímku z roku 1962. Zobrazena je také poloha nejstarších porostních skupin, která se zejména v západní části kamerálního lesa Roklan vyskytuje především na podmáčeném území. Z leteckého snímku je také patrné, že se zde oproti východní části zájmového území vytvořily více méně zapojené porosty. Datový podklad Správy NP a CHKO Šumava a VGHMÚř Dobruška, © MO ČR 2009.

Sběr dat

Výzkumné plochy

Aby bylo možné co nejvíce zachytit variabilitu porostů od velmi řídkých až po více zapojené, bylo na Medvědí hoře založeno 10 výzkumných ploch tvaru čtverce o velikosti 0,25 ha (50 m × 50 m), které směřují z nejřidších částí lesa na vrcholu Medvědí hory na západ (5 ploch reprezentujících území kamerálního lesa Roklan), východ a sever (3 resp. 2 plochy na území bývalého panství Prášily). Plochy jsou od sebe vzdáleny cca 200 m.

Každá z ploch je v terénu fixovaná mezníkem v jihozápadním rohu, jehož pozice byla zaznamenána pomocí GPS. Na ortofotomapě z roku 2009 jsou znázorněny pozice středů ploch a jejich označení (obr. 7). Základní charakteristiky výzkumných ploch uvádí tabulka 2.

Fytocenologické snímkování

Během zakládání ploch v roce 2009 bylo také provedeno fytocenologické snímkování s použitím sedmičlenné Braun-Blanquetovy stupnice pro abundanci a dominanci (s použitím mezistupňů, např. 1-2, 3-4). Snímky byly zapsány do databáze DBreleve (MATĚJKA 2009). Klasifikace snímků a ploch proběhla podle složení bylinného patra pomocí Wardovy metody (WARD 1963) s kvadrátem euklidovské distance jako mírou nepodobnosti.

Tabulka 2. Základní charakteristiky výzkumných ploch. SM – smrk ztepilý, JR – jeřáb ptačí, SOJ – souše jehličnaté, KL – javor klen, BO – borovice lesní.

Plocha	PSK	Etáž	Věk	Lesní typ	Nadmořská výška [m]	Orientace	Sklon [°]	Dřeviny dle LHP [%]
B1	160Ae28	1	20	8M3	1217	JZ	2	SM95 JR5
		28	70					SM97 SOJ3
B2	160Ae28	1	20	8M3	1205	Z	5	SM95 JR5
		28	70					SM97 SOJ3
B3	160Al38	1	20	7K1/8G3	1186	JZ	5	SM 95 JR 5
		38	70					SM 100
B4	159Ao27	27	120	8G3/7K1	1172	Z	3	SM 95 SOJ5
B5	158Bo37	1	12	8G3/8K1	1158	S	6	SM98 JR2
		37	85					SM80 SOJ20
	158Bb19	19	90					SM100
B6	161Be28	1	25	8Z4/8M3	1220	VSV	2	SM90 JR9 KL1
		28	80					SM97 JR1 SOJ2
	161Ae28	1	20					SM95 JR4 BO1
		28	80					SM97 JR1 SOJ2
B7	161Be28	1	25	8M3/8K2	1203	VSV	6	SM90 JR9 KL1
		28	80					SM97 JR1 SOJ2
B8	161Be28	1	25	8K2	1174	SV	20	SM90 JR9 KL1
		28	80					SM97 JR1 SOJ2
B9	161Be28	1	25	8M3	1209	SV	5	SM90 JR9 KL1
		28	80					SM97 JR1 SOJ2
B10	161Be28	1	25	8M3/8K2	1185	S	4	SM90 JR9 KL1
		28	80					SM97 JR1 SOJ2

Dendrometrická měření

Terénní měření probíhalo s využitím technologie Field-Map firmy IFER s.r.o. (www.fieldmap.cz). Zjišťované údaje se ukládaly do tří základních vrstev: stromy (výška větší nebo rovná 1,3 m), přirozená obnova (semenáčky, nálety a nárosty s výškou menší než 1,3 m) a odumřelé dřevo (ležící klády delší než 1 m s tloušťkou na slabším konci alespoň 7 cm). Ve vrstvě stromy byla u každého měřeného prvku nejprve zaměřena pozice a poté byl zařazen do jedné z následujících skupin: živý strom, souše, pařez, pahýl a vývrat.

U živých stromů se zaznamenávaly tyto atributy: druh, výška (všechny výšky byly měřeny s přesností na centimetry), výčetní tloušťka (měřena obvodovým pásmem s přesností na milimetry, pokud měl strom více kmenů, které se dělily do výčetní výšky, pak se měřily tloušťky všech kmenů), korunová projekce, výška nasazení živé koruny, poškození a přítomnost chůdových kořenů.

U souší se zaznamenávala pozice, výška, výčetní tloušťka a důvod odumření pokud jej bylo možné určit. Stejné charakteristiky kromě příčiny odumření se sledovaly i u pahýlů a pařezů, pouze tloušťka se u jedinců nižších než 1,3 m měřila v jejich nejvyšší části, kde byl dostatečně patrný tvar kmene.

U přirozené obnovy se zaměřila pozice, určil se druh, změřila se výška a uvedlo se mikrostanoviště (hrabanka, mrtvé dřevo, pahýl, pata stromu, vývrat a vegetace). Vegetace se dále dělila na porost brusnice borůvky, mechorostů a travin. Také bylo hodnoceno poškození zmlazení.

U odumřelého dřeva se zaznamenávala pozice, délka, tloušťka na obou koncích klády a původ.

Odběr a zpracování vývrtů

Data pro analýzu věkové struktury byla získána odběrem vývrtů ve výšce 1,3 m Presslerovým nebozezem ze všech živých stromů s tloušťkou ≥10 cm a souší, které ještě nepodlehly rozkladu. Navíc bylo náhodně odebráno 18 vzorků ze stromů s tloušťkou < 10 cm. V laboratoři byly poškozené vzorky vyřazeny, zbývající byly vysušeny, fixovány na dřevěné podložky a seříznuty žiletkou. Kontrast mezi jarním a letním dřevem se zvýšil pomocí křídy a navlhčení vzorků. Šířky letokruhů byly měřeny s přesností na 0,01 mm binolupou Olympus na měřícím stole LINTAB a zaznamenávány programem TsapWin (www.rinntech.com). Aby bylo možné datovat souše a odstranit chyby spojené s výskytem chybějících letokruhů, byla každá přírůstová série křížově datována s využitím statistických testů v programu PAST4 (KNIBBE 2007) a následně podrobena vizuální kontrole podle YAMAGUCHIHO (1991). Jestliže byl nalezen chybějící letokruh, byl na jeho místo vložen letokruh s šířkou 0,01 mm. Pokud při odebírání vývrtů nebyla zasažena dřeň a nebylo možné určit přesný věk ve výčetní výšce, byla vzdálenost od prvního měřeného letokruhu ke dřeni odhadnuta s využitím soustředných kružnic natištěných na průhledné fólii. Počet chybějících letokruhů byl následně vypočítán jako podíl odhadnuté vzdálenosti a průměrné šířky pěti měřených letokruhů nejblíže středu.

Celkem bylo získáno 430 letokruhových sérií (plus 18 sérií ze stromů s tloušťkou < 10 cm). U 14 z nich nebylo možné určit vzdálenost ke dřeni, a proto nebyly využity ke všem analýzám. Dřeň se podařilo zasáhnout u 29 % ze 448 vzorků. U 74 % jedinců byla vzdálenost ke dřeni menší než 10 mm. Maximální vzdálenost ke dřeni byla 39.15 mm.

Analýza dat

Geografické a dendrometrické analýzy

Taxační zápoj, plocha ležícího odumřelého dřeva a georeferencování naskenovaných map a leteckých snímků bylo prováděno v programu ArcGIS 9.3 a 10.2 (www.esri.com) Ke stanovení porostní zásoby byly použity objemové rovnice podle PETRÁŠE a PAJTÍKA (1991). Objem ležícího odumřelého dřeva uvnitř výzkumných ploch byl vypočítán aplikací Field-Map Data Collector (www.field-map.cz).

Vztah jednotlivých proměnných charakterizující dendrometrické vlastnosti stromů byl hodnocen pomocí Pearsonova korelačního koeficientu (r). Vzhledem k asymetrii rozdělení měřených charakteristik byla před dalšími výpočty provedena logaritmická transformace těchto hodnot, čímž došlo k jejich normalizaci. Rozdíl charakteru habitu smrku na dvou plochách byl hodnocen jako rozdíl odpovídajících si korelačních koeficientů r_1 a r_2. Statistická významnost rozdílu odpovídajících si korelačních koeficientů na dvou srovnávaných plochách byla testována pomocí proměnné U (viz například ANDĚL 1985)

$$U = \frac{z_1 - z_2}{\sqrt{\frac{1}{n_1 - 3} + \frac{1}{n_2 - 3}}}$$

kde

$$z_1 = \frac{1}{2} \ln \frac{1 + r_1}{1 - r_1}$$

n_1 – počet měřených párů hodnot pro stromy na ploše 1 (obdobně platí i pro plochu 2); obdobně též z_2.

Vzhledem k tomu, že proměnná U má přibližně normální rozdělení N (0;1), lze ji testovat proti kritickým hodnotám normálního rozdělení. Za plochy s rozdílným charakterem růstu smrku (tedy i s rozdílným habitatem) byly považovány takové páry ploch, kde byly nalezeny nejvýznamněji signifikantně odlišné korelační koeficienty mezi proměnnými popisujícími velikost stromů (výška,

tloušťka, plocha korunové projekce, výška nasazení koruny, délka koruny, respektive mezi logaritmy těchto proměnných).

K výpočtům byly užity programy Statistica 10 a MS Excel 2010.

Analýza historie disturbancí

Dva typy událostí jsou pokládány za indikátory proběhlých disturbancí: 1) uvolnění z podrostu (náhlé, trvalé a velké zvýšení přírůstu), které indikuje smrt okolních stromů a 2) růst v porostní mezeře (rychlý růst v mládí), značící podmínky otevřeného zápoje v počátečních růstových fázích stromu (LORIMER et FRELICH 1989). Jako stromy rostoucí v porostní mezeře byli definováni jedinci, u nichž průměrná tloušťka šestého až patnáctého letokruhu od středu přesáhla hranici 1 mm (SPLECHTNA et al. 2005, FIRM et al. 2009, JÖNSSON et al. 2009) a jejichž následný růst měl tvar paraboly nebo byl postupně klesající či plochý (FRELICH 2002). Uvolnění z podrostu byla identifikována použitím metody „absolutního přírůstu" (FRAVER et WHITE 2005, ČADA et SVOBODA 2011, ČADA et al. 2013). Změna absolutního přírůstu byla vypočtena pro každý rok v přírůstové sérii (kromě prvních a posledních deseti let) odečtením předcházejícího desetiletého průměru od následujícího desetiletého průměru. Jako uvolnění byla identifikována hodnota, která představovala maximální růstovou změnu z okolního dvacetiletého intervalu (±10 let) a zároveň přesáhla prahovou hranici +0,55 mm (JÖNSSON et al. 2009). Tato hranice byla specifikována pro smrk ztepilý na základě poznatků jeho růstové variability (JÖNSSON et al. 2009). Nakonec byla všechna uvolnění vizuálně zkontrolována, a některá uvolnění byla vyloučena, pokud nebyla zřejmá. Vizuální kontrola je v tomto případě nezbytná, protože růstové změny způsobené např. klimatickými vlivy, zraněními stromů, semennými roky apod. se pohybují blízko zvolené hraniční hodnoty. Disturbanční chronologie byly vypočítány podle LORIMERA a FRELICHA (1989) a FRELICHA (2002). Jedinci u nichž bylo detekováno uvolnění nebo rychlý růst v mládí byli sumarizováni v rámci dekády a vykresleni do grafu poměrně k velikosti vzorku na konci dekády. Chronologie byly zkráceny, pokud velikost vzorku klesla pod tři jedince. Výsledná chronologie znázorňuje část populace, která indikuje disturbanci v rámci určité dekády.

Analýza horizontální prostorové struktury

Prostorové uspořádání bylo analyzováno pomocí párové korelační funkce (STOYAN et STOYAN 1994), která je transformací široce užívané Ripleyho K-funkce (RIPLEY 1977). Párová korelační funkce byla vypočtena podle vzorce

$$g(r) = \frac{K'(r)}{2\pi r}$$

kde K′(r) je derivací Ripleyho K-funkce. Párová korelační funkce však neregistruje souhrnnou četnost s rostoucí vzdáleností jako K-funkce, ale změnu v četnosti s rostoucí vzdáleností. Díky tomu je citlivější a zachytí i malé změny v prostorovém uspořádání (PRETZSCH 2009). V případě Poissonova náhodného rozdělení je párová korelační funkce rovna jedné. Hodnoty menší než jedna naznačují inhibici mezi body, hodnoty větší než jedna signalizují shlukování. Aby bylo možné zamítnout nulovou hypotézu o náhodném prostorovém uspořádání na hladině významnosti $\alpha = 0{,}002$, byl použit Monte Carlo test, kdy bylo vypočteno 999 simulací kompletního prostorového znáhodnění. Nulová hypotéza se tedy zamítala v případě, že se pozorované hodnoty nacházely mimo simulační interval. Pro zmírnění dopadu okrajového efektu byla použita Ripleyova isotropická korekce. Pro testování prostorových vztahů mezi obnovou a stromy byl použit křížový typ párové korelační funkce $g_{i,j}(r)$. Výpočty byly prováděny v prostředí R (R Core Team 2013), s využitím programového balíku „spatstat" (BADDELEY et TURNER 2005).

Díky nízkému zastoupení jeřábu ptačího byl tento druh z výpočtů vyřazen. Analýzy byly prováděny pro všechny mapované prvky ve vrstvě stromy a přirozená obnova. Na některých plochách četnost zmlazení nepřesáhla minimální počet 15 jedinců, proto byl proveden další výpočet, při kterém byli k přirozené obnově do výšky 1,3 m přiřazeni ještě jedinci s tloušťkou do 10 cm, zároveň však byly z výpočtů vyloučeny nálety rostoucí na odumřelém dřevě, aby bylo možné srovnat plochy s jeho prezencí i absencí, neboť se jedná o preferovaný substrát pro přirozenou obnovu smrku (KUPFERSCHMIDT et BUGMANN 2005, ULBRICHOVÁ et al. 2006, BAČE et al. 2009, JONÁŠOVÁ et al. 2010, SVOBODA et al. 2010, ČÍŽKOVÁ el al. 2011). Další výpočet byl proveden i pro vrstvu stromů, ze které byly kromě jedinců s tloušťkou do 10 cm odstraněny také pahýly, jež reprezentovaly minulou

generaci lesa. Pokud počet jedinců v některé skupině na jednotlivých plochách kles pod 15, byla z výpočtů vyřazena (na ploše B1 se proto prostorová struktura nehodnotila).

Analýza časoprostorových vztahů

Moranův index I (MORAN 1950) byl použit pro testování prostorové autokorelace vstupu stromů do zápoje. Vstup do zápoje byl definován jako kalendářní rok, ve kterém strom začal růst v úrovni korunového zápoje (tedy rok, kdy strom dosáhl prvního uvolnění, nebo rok, od kterého rostl v podmínkách otevřeného zápoje v porostní mezeře). Hodnoty autokorelace se pohybují v intervalu od -1 do +1, hodnoty větší než 0 odpovídají pozitivní korelaci, hodnoty menší než 0 negativní korelaci a pokud se rovnají 0, k prostorové autokorelaci nedochází. Pro vzdálenostní třídu d je Moranův index I průměrem všech hodnot korelací všech dvojic, které se nacházejí ve vzdálenostní třídě d, která byla stanovena na 5 m. Výsledné hodnoty byly vyneseny do korelogramu (graf, kde jsou oproti vzdálenosti vyneseny hodnoty autokorelace). Černé (resp. šedé) kruhy znázorňují signifikantní hodnoty na hladině významnosti $\alpha = 0{,}05$ (resp. 0,1). Výpočty byly prováděny v prostředí R (R CORE TEAM 2013), s využitím programového balíku „ncf“ (Bjørnstad 2013).

Výsledky

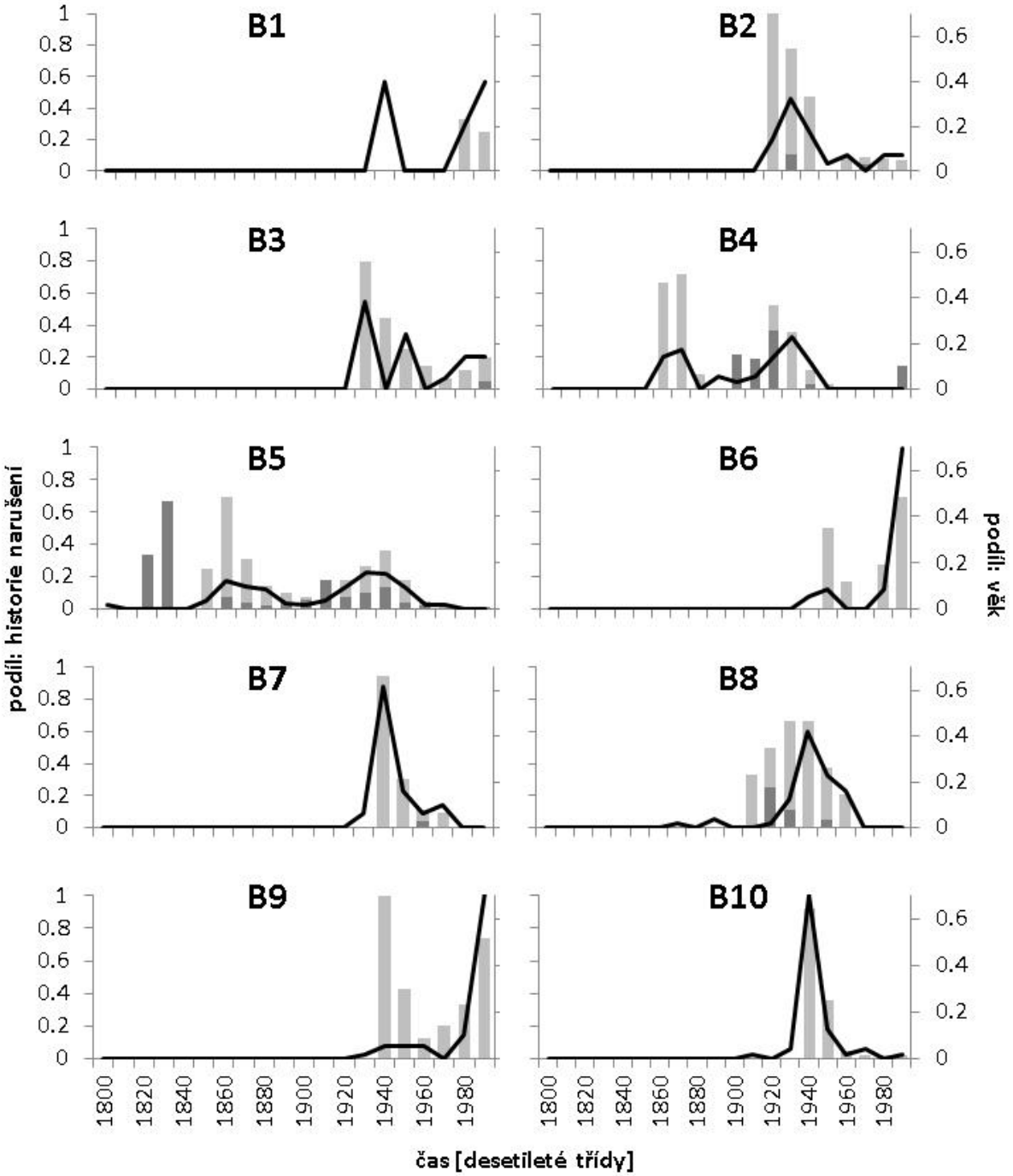
Historie disturbancí a věková struktura

Historie disturbancí

Výsledky analýzy disturbancí a věkové struktury jsou znázorněny na obr. 13 a byly publikovány v článku BEDNAŘÍK et al (2014). Rychlý růst v mládí byl patrný u 86 % jedinců na všech zkoumaných lokalitách. Na plochách B4 a B5 vykazovala růst v podmínkách otevřeného zápoje většina jedinců dorostlých do výšky 1,3 m v letech 1850–1870 a později spolu s ostatními lokalitami ještě v období 1930–1950 a na plochách B6 a B9 také po roce 1980. Uvolnění byla pozorována u 20 % jedinců především na plochách s nejstaršími jedinci, tedy B4, B5 a B8. Na ploše B5 se vyskytla uvolnění již v první polovině 19. století, po roce 1850 k nim však docházelo v každé dekádě až do 70. let 20. stol, ale největší podíl uvolněných stromů na celkovém počtu jedinců byl podobně jako na ploše B4 mezi léty 1900 až 1939. Ve 20. a 30. letech dochází k uvolněním i na ploše B8. Uvolnění vznikají do několika let po odumření okolních stromů (na rozdíl od počátečního rychlého růstu). Nejvýznamnější narušení se tedy vyskytla v období 1860–1880 a 1900–1940. Nejstarší disturbance však byly rekonstruovány pouze na plochách B4, B5 a B8. Na ostatních plochách se nevyskytovaly dostatečně staré stromy, které by umožnily dataci narušení před rokem 1920.

Věková struktura

Současná populace smrku ztepilého se na výzkumných plochách objevila ve třech hlavních vlnách (viz obr. 13). Na žádné ze studovaných lokalit se nevyskytli jedinci všech tří kohort a jednotlivé populační vlny byly od sebe časově zřetelně odděleny. Nejvýznamnější probíhala v období 1920–1959, výšky 1,3 m při ní dosáhlo 54 % z celkového množství zkoumaných jedinců, z toho 40 % připadá na 30. a 40. léta. Další významná kohorta s téměř 27% podílem na populaci spadá do období po roce 1980. Třetí vlna s 6% zastoupením proběhla mezi roky1860-1889. Na polovině studovaných ploch tedy nabývá rozdělení věkových tříd tvaru jednovrcholové křivky s vrcholem ve 30. a 40. letech 20. století, který zároveň představuje výraznější z vrcholů na plochách B4 a B5, kde má věková struktura dvouvrcholové rozdělení. Předcházel mu vrchol z období 60. a 70. let 19. století. Na plochách B6 a B9 připomíná rozdělení věkových tříd exponenciální křivku s výrazným nárůstem po roce 1980. Nejstarší jedinci se nacházejí na ploše B5 s maximálním věkem 221 let.



Obr. 13. Věková struktura a chronologie disturbancí na výzkumných plochách. Černá linie (hodnoty na svislé ose vpravo) znázorňuje věkovou strukturu (ve výšce 1,3 m), světle šedá podíl jedinců v daném desetiletí, kteří odrůstali v podmínkách otevřeného zápoje a tmavě šedá znázorňuje podíl jedinců, u kterých bylo zaznamenáno uvolnění (hodnoty na svislé ose vlevo).

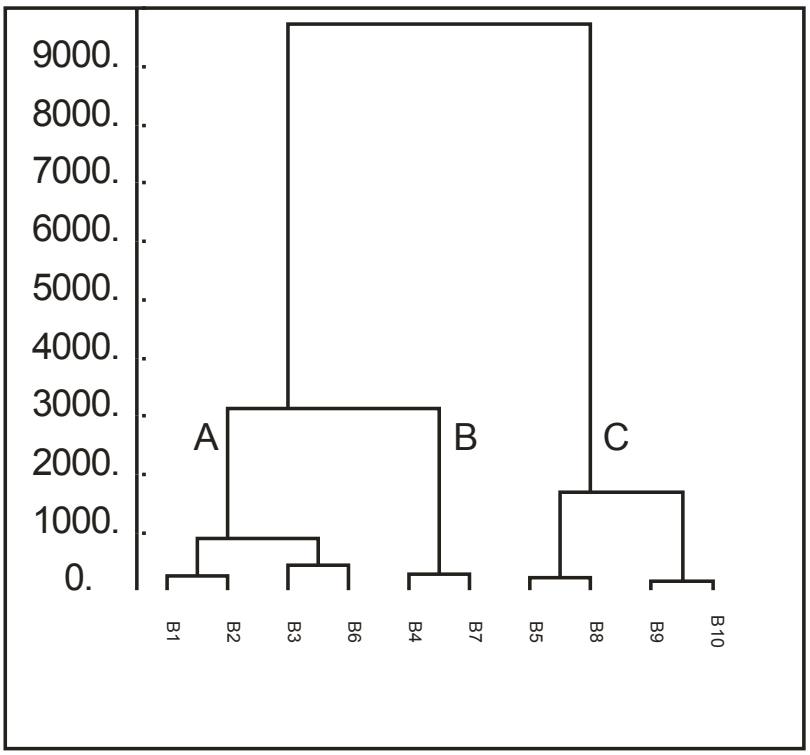
Stav a struktura ekosystémů

Složení rostlinných společenstev

Rostlinná společenstva ve sledované oblasti lze rozčlenit do tří typů, které se liší jak druhovým složením, tak podmínkami prostředí (obr. 14, tabulka 3; BEDNAŘÍK et MATĚJKA 2011). Nejvýznamnějšími druhy jsou *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* a *Nardus stricta* - vše jsou druhy, které se běžně vyskytují v subalpinských trávnících (svaz *Nardion strictae* Br.-Bl. 1926; CHYTRÝ 2007). Některé typické lesní druhy (například *Oxalis acetosella*, *Dryopteris*

dilatata, *Maianthemum bifolium*) využívají příhodné podmínky zástinu v okruhu korun stromů, kde jsou více soustředěny.

Společenstva klasifikační skupiny A jsou vyvinuta na nejextrémnějších vysýchavých stanovištích na vrcholu Medvědí hory. Stromový porost je zde pouze sporadický, rozmístění v několika málo skupinách, vzniklý spontánní sukcesí. Obdobně stromový porost vznikl sukcesí na místě původně paseném i v rámci společenstva klasifikační skupiny B, přičemž však půdy jsou zde výrazně vlhké, což zřejmě umožňuje úspěšnější sukcesi dřevin. Plochy se společenstvem klasifikační skupiny C leží v místech, kde již v minulosti pastva zřejmě nebyla přítomna vůbec, nebo nebyla tak intensivní a lesní porost zde pravděpodobně souvisle přetrvával.



Obr. 14. Klasifikace výzkumných ploch podle druhového složení bylinného patra. Užita byla Wardova metoda s kvadrátem euklidovské distance (BEDNAŘÍK et MATĚJKA 2011).

Tabulka 3. Průměrné složení rostlinného společenstva (pokryvnost jednotlivých druhů v %) na výzkumných plochách podle provedené klasifikace (obr. 14; BEDNAŘÍK et MATĚJKA 2011).

Klasifikační skupina	**A**	**B**	**C**
Počet snímků	4	2	4
E_3:			
Picea abies (L.) Karsten	9.5	18	25
Sorbus aucuparia L.			0.075
E_2:			
Picea abies (L.) Karsten	0.5	1	1.5
E_1:			
Avenella flexuosa (L.) Drejer	17	5.3	9.9
Calamagrostis villosa (Chaix) J. F. Gmelin	30	58	18
Vaccinium myrtillus L.	13	13	51
Nardus stricta L.	15	0.29	0.89
Galium saxatile L.	4.2	0.53	0.34
Luzula sylvatica (Huds.) Gaudin	8.5	2.6	0.79
Dryopteris dilatata (Hoffm.) A. Gray	0.12	1.4	0.26
Oxalis acetosella L.	0.18	0.53	0.098
Soldanella montana Willd.	0.028	0.046	0.098

Klasifikační skupina	A	B	C
Trientalis europaea L.	0.18	0.53	0.36
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	0.018		0.13
Picea abies (L.) Karsten	0.39	1.4	0.78
Sorbus aucuparia L.	0.17	0.34	0.27
Carex nigra (L.) Reichardt	0.08	0.23	0.11
Juncus filiformis L.	0.052	0.23	0.55
Hieracium laevigatum Willd.	0.072		
Polygonatum verticillatum (L.) All.	0.028		
Luzula multiflora (Ehrh.) Lej.	0.028		
Luzula pilosa (L.) Willd.	0.028	0.23	
Rubus idaeus L.	0.018	0.14	
Blechnum spicant (L.) Roth		0.046	
Carex canescens L.		0.23	
Viola palustris L.		0.046	
Carex echinata Murray		0.23	0.11
Deschampsia cespitosa (L.) P. B.		0.046	0.11
Juncus effusus L.		0.046	0.11
Eriophorum vaginatum L.			0.55
Homogyne alpina (L.) Cass.			0.11
Lycopodium annotinum L.			0.11
Vaccinium vitis-idaea L.			1.1

Obr. 15. Interiér porostů v oblasti vrcholu Medvědí hory, typický pro Židovský les. Pohled na plochu B1.

Obr. 16. Interiér porostů v oblasti vrcholu Medvědí hory, typický pro Židovský les. Fotografie byla pořízena v blízkosti plochy B2. V pozadí vrcholy Velkého a Malého Roklanu.

Struktura porostů

Hustota

Přestože se na druhovém složení stromového patra Židovského lesa podílí také jednotlivě vtroušený jeřáb ptačí, na výzkumných plochách byl zaznamenán pouze jeden kus na ploše B8. Prezentované výsledky se tedy vztahují pouze ke smrku ztepilému, který zde zcela dominuje.

Tabulka 4. Hustota živých stromů, souší, pahýlů, vývratů a pařezů na výzkumných plochách [ha^{-1}].

	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**	**B6**	**B7**	**B8**	**B9**	**B10**
živý strom	32	152	184	124	700	180	148	236	408	192
souše	0	24	8	136	212	0	20	12	4	28
pahýl	24	16	16	28	212	132	48	92	100	212
vývrat	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4
pařez	0	20	0	40	0	0	28	0	0	0
∑	56	212	208	328	1128	312	244	340	512	436

Přehled hektarových počtů jednotlivých kategorií zaměřených v rámci mapování vrstvy stromů je uveden v tabulce 4. Porosty jsou značně variabilní, od řídkých porostů na vrcholu Medvědí hory po zapojené na jejích svazích. Nejméně živých jedinců bylo zaznamenáno na ploše B1 – 32 ha^{-1}, naopak nejvyšší počet 700 ha^{-1} se nacházel na ploše B5. Na ostatních plochách (kromě plochy B9) se hustota porostů pohybovala v rozmezí 124–236 ha^{-1}. Podíl hroubí se pohyboval od 65 % na ploše B3 do 100 % na ploše B8. Zastoupení živých stromů bylo více než 50 % na osmi ze sledovaných ploch a na každé přesáhlo 35 %. Z uvedených prvků porostní struktury byla na všech plochách zastoupena ještě kategorie pahýl, jejíž podíl dosáhl dokonce více než 40 % na plochách B1, B6 a B10. Nejméně pahýlů se nacházelo na ploše B3 (16 ha^{-1}), nejvíce na ploše B5 a B10 (shodně 212 ha^{-1}). Na všech plochách byly pahýly s tloušťkou alespoň 7 cm zastoupeny více než třemi čtvrtinami. Souše nebyly nalezeny

pouze na plochách B1 a B6, ve většině případů se jejich hustota pohybovala od 8 do 28 ha^{-1}. Jejich maximální počty dosáhly 136, resp. 212 ha^{-1} na ploše B4, resp. B5. Jejich podíl na ploše B4 byl více než 40 % a převyšoval zastoupení živých stromů. Pařezy byly zaznamenány pouze na plochách B2, B4 a B7 v množství 20–40 ha^{-1}. Jen okrajově se vyskytující kategorií byl vývrat.

Tloušťková struktura

Rozdělení četností tloušťkových stupňů je také značně variabilní, jak je patrné z obr. 17. Na plochách B1, B6 a B8 zcela chybí jedinci nejnižších tloušťkových stupňů. Stromy menších dimenzí do 20 cm tloušťky se velkou měrou podílejí na struktuře porostů ploch především v oblasti vrcholu Medvědí hory. Jejich polygony četností připomínají svým tvarem negativní exponenciální křivku. Poměrně vyrovnané zastoupení tloušťkových tříd je na ploše B7, zatímco na plochách B4 a B8 se přibližuje unimodální křivce normálního rozdělení s vrcholem v rozmezí 30–45 cm. Na ploše B10 je rozdělení tloušťkových tříd asymetrické s vrcholem posunutým směrem k tloušťkově vyspělejším jedincům v intervalu 45–65 cm. Souše mají relativně rovnoměrné zastoupení ve všech tloušťkových stupních s výjimkou ploch B5 a B10, kde převažují jedinci menších dimenzí, což je patrné i z porovnání hodnot průměrných tlouštěk i mediánů v případě živých stromů a souší uvedených v tabulce 5, kde je uveden přehled základních dendrometrických veličin. Minimální průměrná tloušťka živých stromů je na ploše B9 (13,6 cm), maximální hodnoty 46 cm dosahuje na ploše B10, na většině ostatních ploch se pohybuje v intervalu cca 20–35 cm. Průměrné tloušťky v případě souší jsou proměnlivější a dosahují nižších hodnot než u živých stromů, kromě plochy B4, kde průměrná tloušťka souší převyšuje živé stromy o 3,4 cm a zároveň zde má své maximum. Na všech plochách se nacházejí živé smrky relativně velkých dimenzí, jak dokládají hodnoty maximálních změřených tlouštěk, které se pohybují v intervalu 55,6–100,4 cm. Hodnoty výčetní kruhové základny odpovídají rozdělení tloušťkových četností, minimální je tedy na ploše B1 (2,7 m^2), maximální (40,2 m^2) na ploše B5. Na plochách B3, B6 a B9 s vyšším zastoupením mladších jedinců se její hodnoty pohybují v rozmezí 13,7–14,9 m^2, na ostatních je to od necelých 22 do téměř 40 m^2.

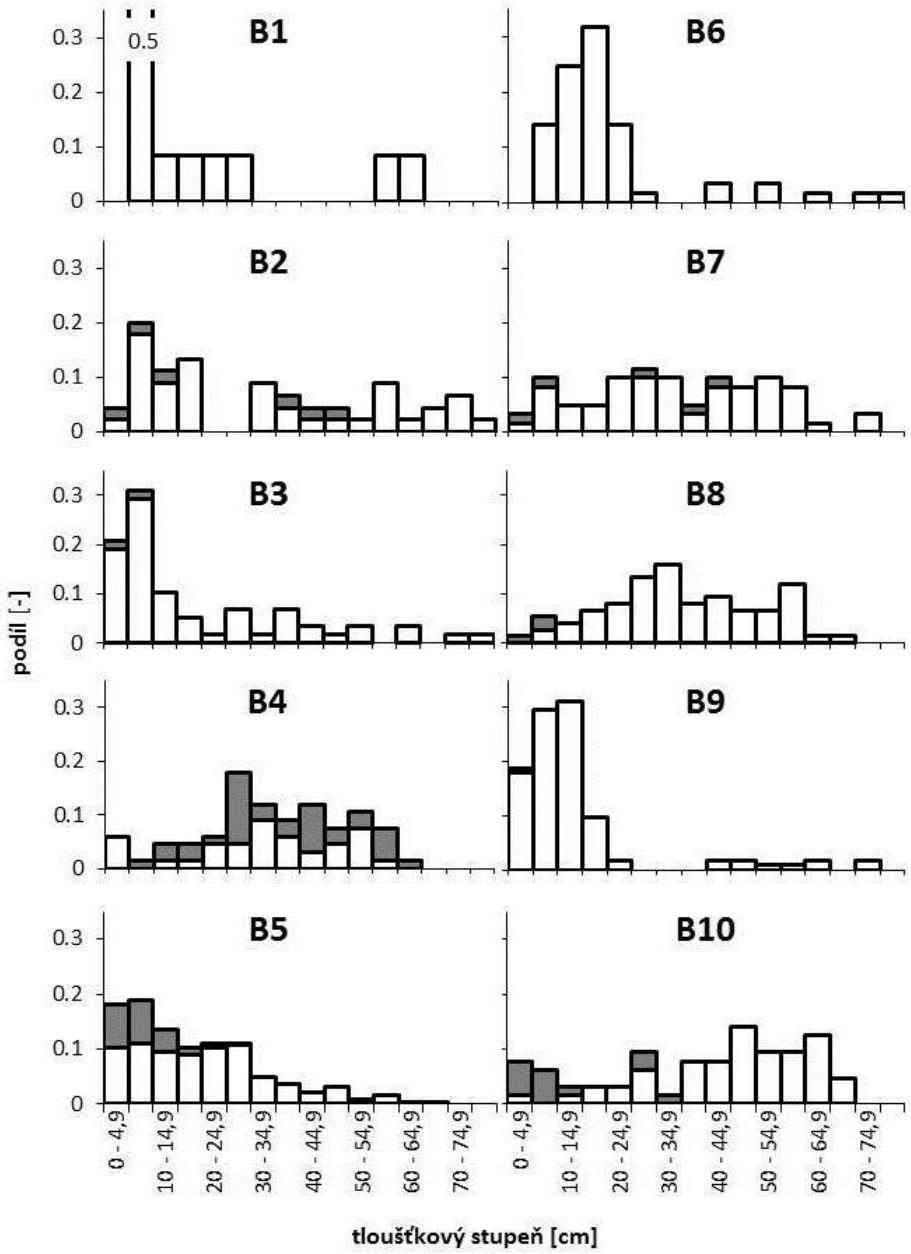
Výšková struktura

Rozdělení výšek do jednotlivých výškových stupňů je znázorněno na obr. 18. Na plochách B1, B3, B6 a B9 má tvar negativní exponenciální křivky (tvar obráceného J) kde jsou nejvíce zastoupeni jedinci s výškou do 10 m, na plochách B4, B7, B8 a B10 spíše připomíná jednovrcholovou křivku normálního rozdělení s výraznou pravostrannou asymetrií u hodnot od 18 do 25 m a dvouvrcholové rozdělení je na plochách B2 a B5. Značná výšková variabilita je patrná i z hodnot průměrných výšek, jejich směrodatných odchylek i mediánů uvedených v tabulce 5. Průměrné výšky, které se pohybují v rozpětí 6,6–19,7 m, jsou v mnohých případech i o více než 10 m nižší než maximální výšky měřené na jednotlivých plochách. Nejvyšší strom rostoucí na ploše B4 měl výšku 28,3 m, na ostatních plochách se maxima pohybovala v intervalu 19,5–24,7 m.

Zásoba a další porostní charakteristiky

Na všech studovaných plochách se na celkovém podílu porostní zásoby nejvíce podílejí živé stromy, objem souší kromě plochy B4, kde dosahuje 93 m^3, nepřevyšuje 8 m^3. Maximální zásoba živých stromů 321 m^3 se nachází na ploše B10, o několik desítek m^3 méně se nalézá na plochách B5 a B8. Podobně jako jiné taxační veličiny je i objem nejnižší na ploše B1 (17,1 m^3) a hodnotu 100 m^3 nepřekračuje ani na plochách B3, B6 a B9.

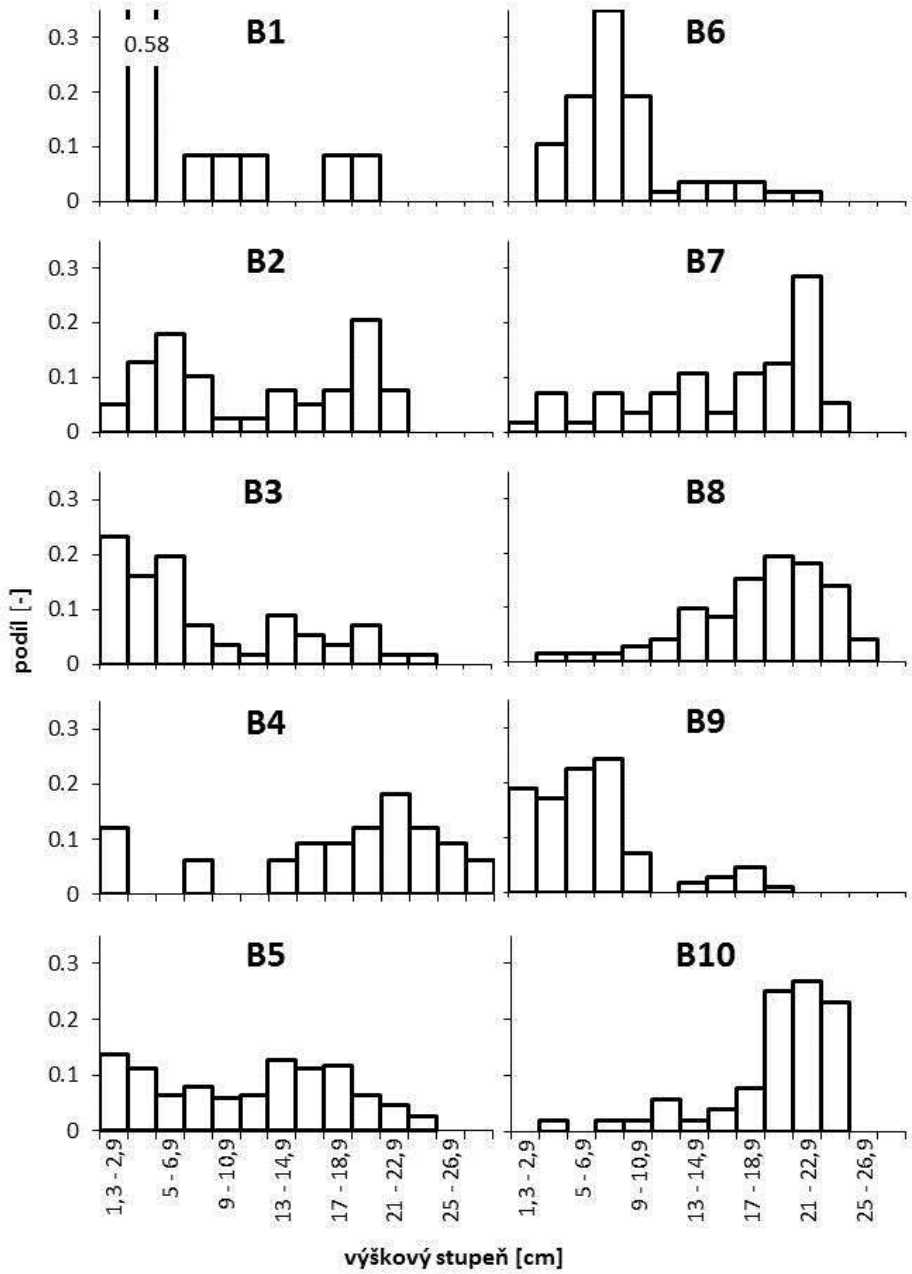
Značné rozdíly v desítkách m^2 jsou také mezi hodnotami průměrných a maximálních korunových projekcí. Průměrné hodnoty se na většině ploch pohybují mezi 10 až 25 m^2, koruny nejmohutnějších solitér zaujímají rozlohu od 40,7 m^2 v porostech s vyšší denzitou po 87,7 m^2 v nejřidších partiích v okolí vrcholu Medvědí hory. Střední poloměr koruny se nachází v intervalu od 1,5 m v porostech s vyšším zastoupením jedinců menších dimenzí (plochy B5 a B9) do 3,2 m na ploše B10, kde je nejvyšší zastoupení mohutných stromů.



Obr. 17. Rozdělení četností tloušťkových stupňů na výzkumných plochách v roce 2009. Bílá barva označuje živé stromy, šedá barva znázorňuje souše.

Průměrné hodnoty štíhlostního koeficientu jsou poměrně nízké a na jednotlivých plochách se pohybují v intervalu od 46,2 do 76,2 %. Zde je patrný opačný trend než v případě korunových projekcí, nejnižších hodnot tedy dosahuje v porostech v okolí vrcholu a vyšších na plochách s charakterem zapojeného lesa.

Střední hodnoty výšky nasazení živé koruny jsou relativně nízké, na polovině ploch nedosahují ani 1 m. Na všech plochách přesahuje průměrná délka koruny osm desetin průměrné výšky stromu a kromě ploch B4, B5 a B7 převyšuje dokonce hodnotu 90 %.



Obr. 18. Rozdělení četností výškových stupňů živých stromů na výzkumných plochách v roce 2009.

Tabulka 5. Porostní charakteristiky na jednotlivých výzkumných plochách. V závorkách jsou uvedeny hodnoty směrodatné odchylky.

	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**	**B6**	**B7**	**B8**	**B9**	**B10**
					živé stromy					
N [ha^{-1}]	48	156	232	268	760	228	224	288	444	208
G [$m^2.ha^{-1}$]	2,7	20,2	13,7	13,3	38,5	14,9	27,3	34,6	13,5	38,3
V [$m^3.ha^{-1}$]	17,1	142,1	91,4	122,4	288,9	84,8	219,1	295,1	76,3	321,2
d [cm]	19,8	32,6	19,9	32,3	20,9	22,0	35,1	36,3	13,6	46,0
	(18,9)	(24,5)	(19,8)	(15,9)	(14,4)	(18,8)	(18,1)	(14,7)	(14,3)	(15,3)
d_{med} [cm]	10,1	30,2	9,9	32,5	19,8	16,6	33,2	33,5	10,3	49,1
d_{max} [cm]	60,2	75,0	77,5	55,6	68,0	100,4	74,6	69,9	70,3	68,6
h [m]	7,9	12,0	8,2	17,9	11,6	8,8	16,2	18,7	6,6	19,7
	(5,6)	(7,0)	(6,4)	(7,7)	(6,6)	(3,9)	(6,3)	(4,7)	(4,2)	(4,5)
h_{med} [m]	4,5	12,1	5,6	19,8	12,2	8,2	18,4	19,5	6,0	21,1
h_{max} [m]	19,6	21,4	23,7	28,3	24,0	21,2	23,7	25,8	19,5	24,7
h:d [%]	46,5	48,0	54,1	62,3	62,3	48,1	50,8	55,9	76,2	46,2
kp [m^2]	13,7	26,0	14,2	13,9	8,7	15,9	23,4	21,2	10,1	33,8
	(13,7)	(23,2)	(19,8)	(10,3)	(7,3)	(15,4)	(17,7)	(13,8)	(14,6)	(16,7)
kp_{max} [m^2]	40,7	79,2	77,7	45,2	40,9	69,9	67,8	60,5	87,7	71,8
kr [m]	1,9	2,3	1,7	2,0	1,5	2,1	2,5	2,4	1,5	3,2
	(0,9)	(1,5)	(1,3)	(0,8)	(0,7)	(0,9)	(1,1)	(0,9)	(0,9)	(0,9)
nžk [m]	0,2	0,8	0,5	3,8	2,3	0,3	1,8	2,8	0,6	2,2
	(0,1)	(0,9)	(0,4)	(3,3)	(2,3)	(0,1)	(1,3)	(2,9)	(0,3)	(1,8)
zápoj [%]	4	30	25	15	54	20	28	43	34	56
					souše					
N [ha^{-1}]	-	24	8	136	212	-	20	12	4	48
G [$m^2.ha^{-1}$]	-	1,8	0,0	15,8	1,7	-	1,2	0,0	0,0	1,0
V [$m^3.ha^{-1}$]	-	7,7	0,0	93,2	5,5	-	6,3	0,1	0,0	3,8
d [cm]	-	24,6	3,2	35,6	8,1	-	23,0	6,3	1,0	12,0
	-	(18,1)	(3,5)	(14,8)	(6,0)	-	(17,5)	(2,7)	(0,0)	(11,2)
d_{med} [cm]	-	23,4	3,2	34,2	6,3	-	25,9	6,6	1,0	8,9
d_{max} [cm]	-	45,7	5,6	61,2	29,2	-	41,7	8,9	1,0	34,3
h_{max} [m]	-	15,0	1,4	25,1	14,9	-	14,3	5,6	1,5	14,3
					živé stromy + souše					
N [ha^{-1}]	48	180	240	404	972	228	244	300	448	256
G [$m^2.ha^{-1}$]	2,7	21,9	13,7	29,2	40,2	14,9	28,5	34,7	13,5	39,3
V [$m^3.ha^{-1}$]	17,1	149,8	91,4	215,5	294,4	84,8	225,4	295,2	76,3	325,0
d [cm]	19,8	31,5	19,3	34,0	18,0	22,0	34,1	35,1	13,5	39,6
	(18,9)	(23,6)	(19,6)	(15,3)	(14,1)	(18,8)	(18,2)	(15,6)	(14,3)	(19,7)
d_{med} [cm]	10,1	30,2	8,8	32,5	14,3	16,6	33,0	33,2	10,3	45,1
N_{chk} [ha^{-1}]	8	12	44	96	44	0	20	12	8	44

N – počet kmenů (může být vyšší než počet stromů); N_{chk} – počet stromů s chůdovými kořeny; G - výčetní kruhová základna; V – zásoba; d, d_{med}, d_{max} – střední hodnota, medián a maximum výčetní tloušťky; h, h_{med}, h_{max} – střední hodnota, medián a maximum výšky stromů; h:d – průměrný štíhlostní koeficient; kp, kp_{max} – střední a maximální plocha korunové projekce; kr – střední poloměr koruny; nžk – střední výška nasazení živé koruny

Relativně nízkých hodnot nabývá také zápoj. Z výsledků je patrné jeho postupné zvyšování s rostoucí vzdáleností od vrcholu Medvědí hory. Minimální hodnoty tedy dosahuje na ploše B1 (4 %), maximální na plochách B10 a B5, kde mírně překračuje hranici 50 %.

Na všech monitorovaných plochách kromě plochy B6 se nacházejí jedinci s chůdovými kořeny. Nejvíce se jich vyskytuje na ploše B4 (96 ha^{-1}), na plochách B3, B5 a B10 je to pak shodně 44 jedinců na hektar. Na zbylých plochách již jejich množství nepřesahuje 20 ks na hektar.

Na všech plochách byla zjištěna statisticky signifikantní pozitivní korelace mezi logaritmy výčetní tloušťky a výšky, plochy korunové projekce a délky koruny. Výška byla pozitivně korelována

také s velikostí korunové projekce a délkou koruny. Na plochách s vyšším zastoupením jedinců ve stádiu tyčkoviny a tyčoviny byl tento vztah tak těsný, že po zaokrouhlení dosáhl 1, jak zobrazuje tabulka 6. Zejména ve vztahu mezi plochou korunové projekce a výškou i tloušťkou se projevují rozdíly mezi řídkými porosty v oblasti vrcholu Medvědí hory a více zapojenými porosty na jejích svazích, s postupným houstnutím porostu slabě klesá závislost plochy korunové projekce na tloušťce a výšce.

Tabulka 6. Hodnoty Pearsonova korelačního koeficientu mezi dekadickými logaritmy vybraných dendrometrických charakteristik. Všechny hodnoty jsou signifikantní na hladině $\alpha = 0{,}05$.

	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**	**B6**	**B7**	**B8**	**B9**	**B10**	**Všechny plochy**
tloušťka × výška	0,98	0,94	0,97	0,98	0,96	0,94	0,96	0,83	0,84	0,91	0,94
tloušťka × pl. kor. proj.	0,96	0,88	0,94	0,89	0,91	0,87	0,91	0,82	0,86	0,84	0,89
tloušťka × délka koruny	0,97	0,95	0,96	0,96	0,94	0,94	0,95	0,80	0,82	0,90	0,93
výška× plocha kor. proj	0,98	0,89	0,92	0,87	0,87	0,90	0,85	0,57	0,82	0,75	0,83
výška × délka koruny	1,00	1,00	0,98	0,97	0,96	1,00	0,98	0,84	0,99	0,96	0,97

Rozdíly navzájem si odpovídajících korelačních koeficientů na dvou srovnávaných plochách byly testovány pomocí proměnné U. Tak byl zjištěn rozdíl ve struktuře porostů (respektive v charakteru růstu stromů) mezi plochami. Jak ukazuje tabulka 7, mezi nejvíce rozdílné plochy z hlediska habitu stromů patřily plochy B8 a B4, B8 a B5, B8 a B6, mezi nejméně rozdílné dvojice ploch B1 a B6, B4 a B5, B5 a B7, B7 a B3, B7 a B10.

Obecně jsou si tedy mezi sebou podobné plochy na podmáčených stanovištích (B4 a B5), plochy v okolí vrcholu a na západních svazích (B1–B3,B6 a B9) a plochy od vrcholu více vzdálené na severních a západních svazích (B7, B8 a B9).

Tabulka 7. Signifikantně odlišné korelační koeficienty ($\alpha = 0{,}05$) mezi plochami popisujícími velikost stromů vypočtené pomocí proměnné U. Pokud se při výpočtu mezi dvěma plochami neobjevil žádný odlišný signifikantně odlišný korelační koeficient, je v tabulce uvedena pomlčka.

	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**	**B6**	**B7**	**B8**	**B9**
B2	j								
B3	j	j							
B4	j,i	e,f,i,j,k	f,i,k						
B5	b,j	i,f,j	f,i,j,k	-					
B6	-	j	f,j	e,c,i,j,k	c,f,i,j,k				
B7	b,d,j	j	-	f	-	f,i,j,k			
B8	b,d,e,g,j	b,e,d,g,j	a,b,e,d,g,j	b,e,c,f,i,d,g,j,k	a,b,e,c,f,i,d,g,j,k	b,e,f,i,d,g,j	b,e,g,j,k		
B9	b,d,e,g,j	e,g,j	a,b,e,d,g	e,f,i,g,k	e,c,f,i,g,j,k	e,f,i,d,j,k	f,g	b,c,j	
B10	b,d,j	j	a,b,e,d,g	e,c,f,i,d,g,k	b,e,c,f,i,d,k	b,d,j	-	j	j

Označení korelačních koeficientů uvedených v předchozí tabulce.

	log plochy korunové projekce	**log tloušťky**	**log výšky**	**log výšky nasazení živé koruny**
log tloušťky	a	-		
log výšky	b	e	-	
log výšky nasazení živé koruny	c	f	i	-
log délky koruny	d	g	j	k

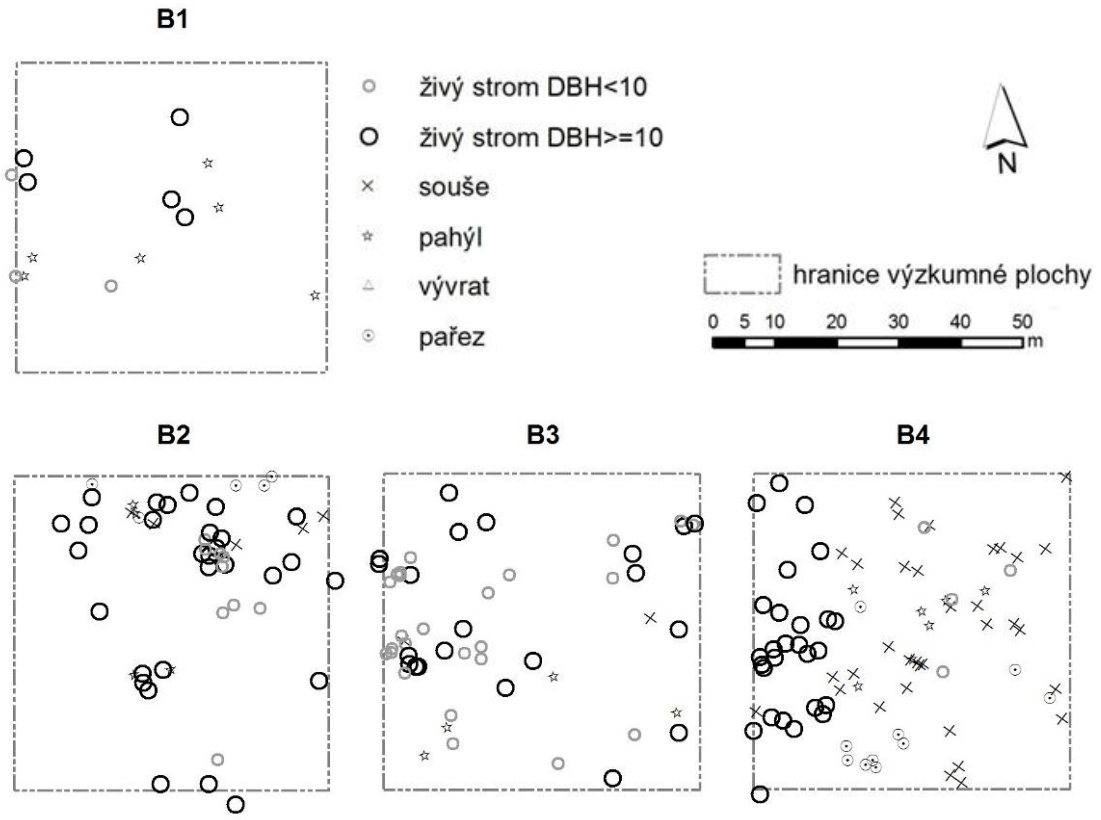
Výsledky testování závislosti věku a tloušťky, výšky, výšky nasazení živé koruny a délky koruny (resp. jejich logaritmů) zobrazuje tabulka 8. Pokud byli do testování zahrnuti všichni jedinci bez rozlišení podle lokality, byla nalezena slabá signifikantní korelace mezi věkem a tloušťkou a o něco silnější mezi věkem a výškou, v případě věku a plochy korunové projekce se ji však podařilo prokázat pouze na některých plochách. Těsněji se závislost na věku projevovala především na plochách s nižší denzitou starších jedinců. Na plochách, kde se objevila první populační vlna, se korelace neprojevila vůbec nebo slabě a to jen ve vztahu k tloušťce a výšce.

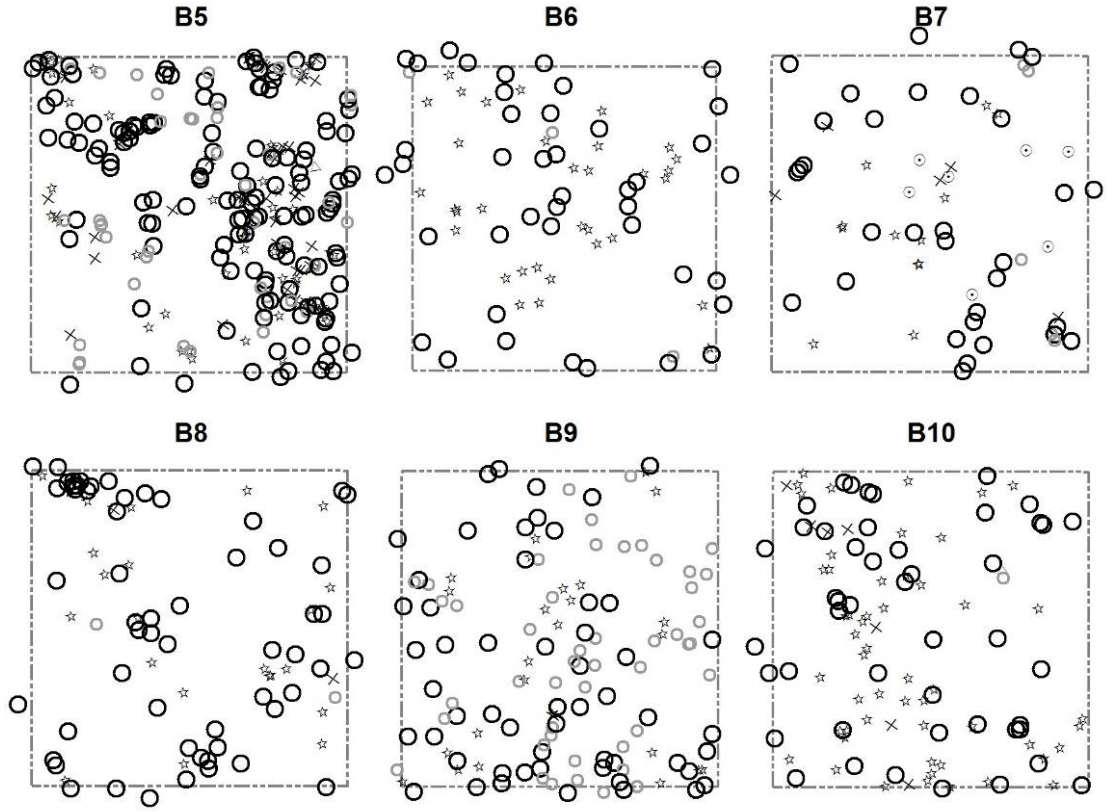
Tabulka 8. Hodnoty Pearsonova korelačního koeficientu mezi věkem a dekadickým logaritmem: tloušťky, výšky a plochy korunové projekce. Signifikantní hodnoty (α = 0,05) jsou zvýrazněny tučným písmem.

	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**	**B6**	**B7**	**B8**	**B9**	**B10**	**všechny plochy**
tloušťka × věk	0.96	0.84	0.91	0.01	0.29	0.90	0.75	0.25	0.94	0.73	0.34
výška ×věk	0.90	0.84	0.90	0.06	0.28	0.66	0.66	0.30	0.87	0.77	0.45
plocha kor. proj. × věk	0.95	0.71	0.90	-0.20	0.05	0.75	0.48	-0.18	0.92	0.42	0.05

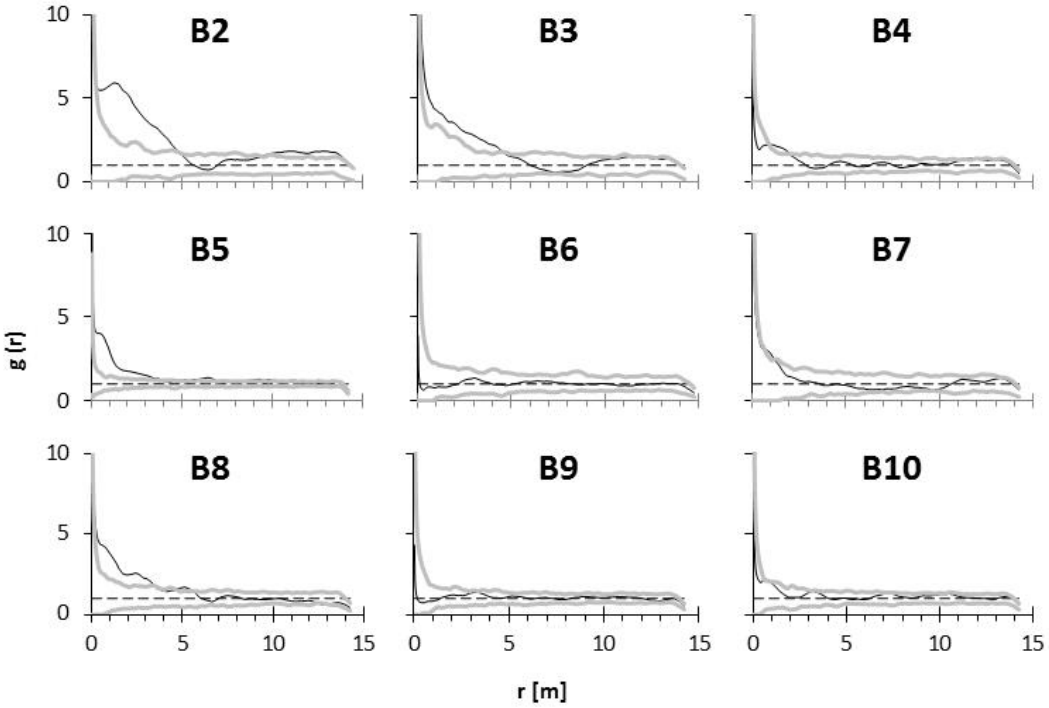
Prostorová struktura

Horizontální prostorová struktura je znázorněna na obr. 19. Pomocí párové korelační funkce je možné prostorové rozmístění všech mapovaných prvků (živé stromy, souše, pahýly, pařezy, vývraty) na každé ploše hodnotit jako náhodné ve vzdálenostech větších než 5 m, na plochách B6, B7, B9 a B10 i do 5 m (viz obr. 20). Na zbývajících plochách se ve vzdálenosti do 5 m objevuje shlukovité uspořádání. Podobně i prostorové rozmístění jedinců s tloušťkou ≥ 10 cm (kromě pahýlů) znázorněné na obr. 21 bylo na všech lokalitách ve vzdálenostech větších než 5 m náhodné. Ve vzdálenostech do 5m měly stromy na každé ploše (kromě plochy B6 a B9, kde prostorové rozmístění vykazovalo spíše tendenci k inhibici) shlukovité rozmístění, které však nebylo tak patrné a signifikantní bylo jen na plochách B2, B4, B5 a B8.

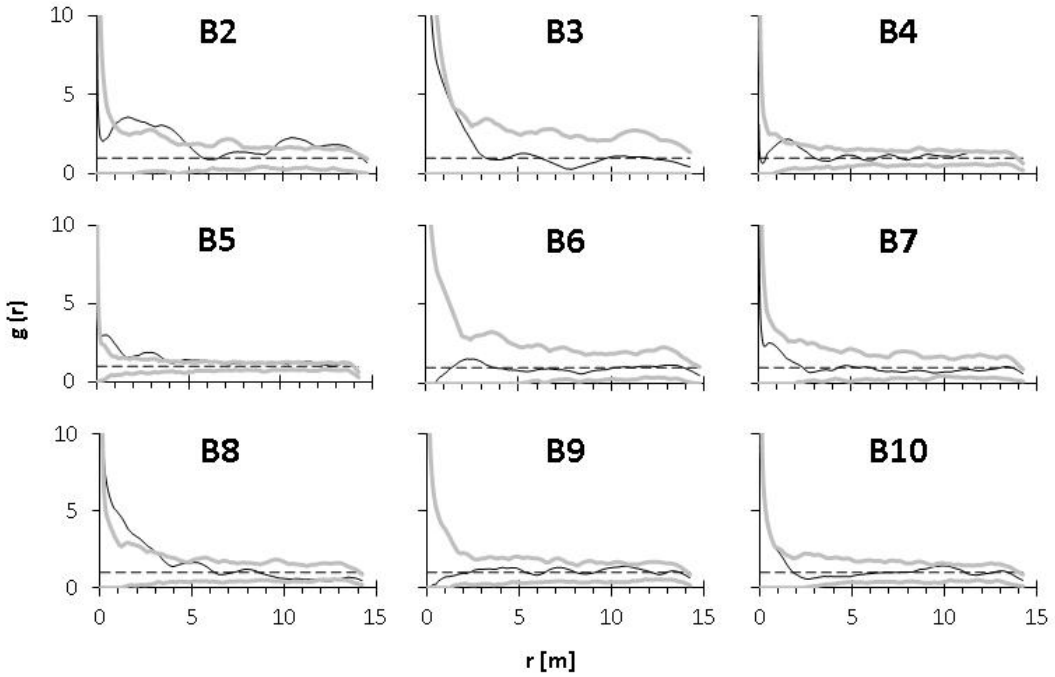




Obr. 19. Horizontální struktura porostů na výzkumných plochách v roce 2009.



Obr. 20. Horizontální struktura porostů (zahrnuty živé stromy, souše, pařezy a pahýly s výškou ≥ 1,3 m) vyjádřená pomocí párové korelační funkce. Hodnoceni byli pouze jedinci, jejichž střed se nacházel uvnitř výzkumné plochy. Černá linie znázorňuje pozorované hodnoty, šedé čáry představují horní a dolní mez odhadu simulačního intervalu kompletního prostorového znáhodnění. Pokud pozorované hodnoty přesáhnou horní (resp. dolní) mez simulačního intervalu, dochází k signifikantní agregaci (resp. inhibici).



Obr. 21. Horizontální struktura porostů (zahrnuty živé stromy, souše a pařezy s tloušťkou ≥ 10 cm) vyjádřená pomocí párové korelační funkce. Bližší popis viz obr. 20.

Poškození stromů

Počet živých jedinců poškozených zlomy je uveden v tabulce. 9. Z celkového množství všech živých smrků bylo zlomy poškozeno 10 % jedinců, nacházejí se na všech plochách kromě plochy B10. Nejvíce poškozených smrků se nachází na ploše B9, kde nejčastěji trpěli mladí jedinci kmenovými zlomy a na ploše B5, kde se vyskytovalo nejvíce vrškových zlomů. Jednotlivé kategorie zlomů jsou zastoupeny rovnoměrně, každá se podílí zhruba jednou čtvrtinou.

Tabulka 9. Počet živých stromů [ha^{-1}] poškozených zlomy na jednotlivých plochách. Hodnoty v závorkách představují podíl [%] poškozených z celkového počtu živých stromů.

	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**	**B6**	**B7**	**B8**	**B9**	**∑**
vrškový zlom	0	0	4	8	32	0	4	8	4	60 (2.6)
korunový zlom	0	0	4	8	16	0	0	4	16	48 (2.0)
kmenový zlom	0	4	0	0	0	8	0	0	52	64 (2.7)
náhradní vrchol	4	12	16	4	24	0	0	0	4	64 (2.7)
∑	4	16	24	20	72	8	4	12	76	236
	(0,2)	(0,7)	(1,0)	(0,8)	(3,1)	(0,3)	(0,2)	(0,5)	(3,2)	(10,0)

Dynamika růstu smrku ztepilého na výzkumných plochách

Kromě ploch v podmáčeném území (B4 a B5) byla dynamika růstu smrku v závislosti na věku na zbylých zkoumaných lokalitách podobná (příloha 2). Prvních 10 let (analyzováno ve výčetní výši) se rychlost radiálního růstu zvyšovala až na hodnoty pohybující se v rozmezí 3,5–5 mm za rok a kulminovala mezi 10–25 rokem. K pozdější kulminaci průměrného radiálního přírůstu na plochách B6 a B9 přispěl zejména prudký pokles počtu započtených vzorků starších než dvacet let. Po kulminaci se tempo růstu postupně snižovalo až do dosažení 50 až 60 let věku, kdy se jeho hodnoty pohybovaly okolo 2 mm za rok. Později se rychlost radiálního růstu na většině ploch ještě slabě zvýšila. Na plochách B4 a B5 měl radiální přírůst s rostoucím věkem klesající tendenci na celé časové ose, pouze v případě plochy B4, kde dosahoval celkově vyšších hodnot, došlo k jeho zvýšení mezi 65–90 rokem.

Odumřelé dřevo

Na čtyřech plochách se odumřelé dřevo nenachází vůbec, na dalších třech jeho objem nepřekračuje 11 m^3 na hektar (tabulka 10). Pouze na ploše B4 se nachází výrazné množství ležícího odumřelého dřeva o celkovém objemu necelých 136 m^3. Zhruba polovina objemu z celkového množství odumřelého dřeva zaznamenaného na výzkumných plochách leží ve formě odkorněných klád, vzniklých při asanaci stromů napadených kůrovcem během druhé poloviny 90. let 20. století. Vývraty se podílí necelými 27 %, téměř čtvrtina objemu pochází z rozpadajících se souší. Původ odumřelého dřeva není možné určit u 0,8 % objemu a 0,2 % připadá na zlomy ze živých stromů.

Objem ležících klád podle původu jejich vzniku prezentuje tabulka 11. Zhruba polovinu zásoby představují odkorněné klády, vzniklé při asanaci stromů napadených kůrovcem během druhé poloviny 90. let 20. století. Vývraty se podílejí necelými 27 %, téměř čtvrtina objemu pocházela z rozpadajících se souší. Původ odumřelého dřeva není možné určit u 0,8 % objemu a 0,2 % připadá na zlomy ze živých stromů.

Tabulka 10. Základní charakteristiky odumřelého dřeva na jednotlivých výzkumných plochách.

	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**	**B6**	**B7**	**B8**	**B9**	**B10**
N_{log} [ha^{-1}]	0	60	0	312	108	0	84	4	0	20
V_{log} [$m^3.ha^{-1}$]	0.0	11.0	0.0	135.6	7.1	0.0	39.3	0.9	0.0	17.2
A_{log} [$m^2.ha^{-1}$]	0.0	55.5	0.0	519.4	43.9	0.0	140.9	4.7	0.0	46.8
A_{stump} [$m^2.ha^{-1}$]	2.4	3.4	1.7	10.0	7.4	4.5	11.4	6.9	2.4	12.7
$A_{log+stump}$ [$m^2.ha^{-1}$]	2.4	58.9	1.7	529.3	51.2	4.5	152.3	11.6	2.4	59.5

N_{log} – počet ležících klád; V_{log} – objem ležících klád; A_{log} – plocha povrchu půdy pokrytého kládami; A_{stump} – plocha povrchu půdy pokrytá pahýly a pařezy; $A_{log+stump}$ – plocha povrchu půdy pokrytého odumřelým dřevem

Tabulka 11. Objem ležících klád [$m^3.ha^{-1}$] podle původu vzniku na výzkumných plochách. Hodnoty v závorkách představují procentní podíl na celkovém objemu.

	B2	**B4**	**B5**	**B7**	**B8**	**B10**	**∑**
neznámý původ	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	1.5	1.6 (0.8)
vývrat	0.0	38.3	0.2	9.3	0.9	7.4	56.1 (26.5)
zlom souše	1.7	33.7	6.9	4.9	0.0	0.0	47.2 (22.4)
kůrovcová těžba	9.1	63.6	0.0	24.8	0.0	8.4	105.9 (50.1)
zlom živý strom	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.4 (0.2)
∑	11.0 (5.2)	135.6 (64.2)	7.1 (3.4)	39.3 (18.6)	0.9 (0.4)	17.2 (8.2)	211.2 (100)

Přirozená obnova

Druhová skladba, hustota a výšková struktura

Druhovou skladbu přirozené obnovy tvoří pouze dva druhy, dominantní smrk ztepilý a jeřáb ptačí. Z tabulky 12 je patrné, že oproti stromovému patru je zastoupení jeřábu vyšší, na celkovém počtu zaměřených jedinců se podílí 4,1 %. Zcela chybí na plochách B1 a B5, naopak nejvíce jedinců (48 ha^{-1}) bylo nalezeno na ploše B2. Celkově je jeho množství relativně nízké a kromě výše zmíněných ploch se pohybuje v intervalu 4-28 ha^{-1}. S výjimkou plochy B9 není na žádném stanovišti zastoupen ve všech výškových stupních. Nejčetnější kategorii tvoří nálet do 10 cm včetně, přičemž výskyt nárostů vyšších než 50 cm je zanedbatelný. Zastoupení smrku je velmi variabilní, nejméně zmlazení (pouhé 4 ks na ha) odrůstá na ploše B1, naproti tomu maximální množství 1592 ha^{-1} se nachází na ploše B4, více než 1000 jedinců na hektar bylo ještě nalezeno na ploše B5, na ostatních však jeho hustota nepřekračuje 272 ha^{-1}. Kromě ploch B1, B3 a B7 je zastoupen ve všech výškových třídách. Na všech plochách, kde hustota smrku převyšuje 100 ha^{-1}, je nejvíce zastoupen nálet do 20 cm včetně, který se na celkovém množství obnovy podílí více než 40 %.

Téměř 70 % celkové obnovy připadá na smrkový nálet do 50 cm výšky, smrkové nárosty nad touto hranicí pak představují více než její čtvrtinu.

Tabulka 12. Hustota přirozené obnovy [ha^{-1}] *Picea abies* (SM) a *Sorbus aucuparia* (JR) na jednotlivých výzkumných plochách podle výškových tříd. Hodnoty v závorkách představují procentní podíl z celkového množství.

Plocha	Druh	Výškový stupeň [cm]				∑	∑ SM+JR
		0-10	10,1-20	20,1-50	50,1-130		
B1	SM	0	0	0	4	4	4
B2	SM	44	44	8	20	116	164
	JR	28	8	12	0	48	
B3	SM	0	0	4	36	40	44
	JR	0	0	0	4	4	
B4	SM	212	420	640	320	1592	1596
	JR	0	0	4	0	4	
B5	SM	260	208	200	404	1072	1072
B6	SM	4	12	60	24	100	112
	JR	0	0	8	4	12	
B7	SM	0	0	4	8	12	20
	JR	8	0	0	0	8	
B8	SM	20	32	4	48	104	136
	JR	12	8	12	0	32	
B9	SM	4	16	16	44	80	108
	JR	4	8	8	8	28	
B10	SM	184	36	20	32	272	280
	JR	4	0	0	4	8	
∑	SM	728 (20,6)	768 (21,7)	956 (27,0)	940 (26,6)	3392 (95,9)	
	JR	56 (1,6)	24 (0,7)	44 (1,2)	20 (0,6)	144 (4,1)	
∑	SM+JR	784 (22,2)	792 (22,4)	1000 (28,3)	960 (27,1)	3536 (100)	

Obr. 22. Přirozená obnova. V Židovském lese se zmlazení smrku objevuje v blízkosti pahýlů z předcházející generace lesa, které semenáčkům poskytují konkurenční výhodu oproti travinné vegetaci.

Obr. 23. Přirozená obnova v blízkosti souší na ploše B4.

Preference mikrostanovišť

Výskyt smrkového zmlazení podle typů mikrostanovišť jednotlivých plochách je uveden v tabulce 13. Obnova se minimálně nacházela na vývratech a pahýlech (shodně 0,6 % z celkového množství), téměř stejně zastoupené zhruba jednou desetinou všech jedinců byly kategorie hrabanka a pata stromu. Polovina náletů a nárostů smrku odrůstala na ležících rozkládajících se kmenech, zbývajících přibližně 30 % reprezentovali jedinci zařazení do souborné kategorie „vegetace“. Ta se dále členila na porost *Vaccinium myrtillus*, mechorosty a traviny. V těchto podkategoriích bylo zastoupení přirozené obnovy na jednotlivých plochách relativně vyrovnané kromě plochy B5, kde dominovala obnova odrůstající v porostu *V. myrtillus* a v mechorostech (tabulka 14).

Podíl poškozených jedinců přirozené obnovy na všech výzkumných plochách byl relativně nízký, činil zhruba 3 % z celkového počtu (tabulka 15). Jeřáb ptačí byl poškozován častěji a zaznamenány byly pouze škody zvěří a to u necelých 17 % populace. V případě smrku ztepilého bylo poškození zvěří zhruba na úrovni jednoho procenta a dosahovalo stejné úrovně, jako poškození ohnutím.

Tabulka 13. Četnost výskytu přirozené obnovy *Picea abies* [ha^{-1}] na výzkumných plochách na jednotlivých mikrostanovištích.

	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**	**B6**	**B7**	**B8**	**B9**	**B10**	**∑**
hrabanka	0	4	0	40	132	32	4	0	0	120	332
ležící kmen	0	44	0	1256	276	4	8	56	0	48	1692
pahýl	0	4	4	8	0	0	0	4	0	0	20
pata stromu	0	12	0	248	48	4	0	0	0	60	372
vývrat	0	0	0	12	8	0	0	0	0	0	20
vegetace	4	52	36	28	608	60	0	44	80	44	956
∑	4	116	40	1592	1072	100	12	104	80	272	3392

Prostorová struktura přirozené obnovy smrku ztepilého je znázorněna na obrázku 24. Na většině ploch je patrné agregované uspořádání, což potvrzují i výsledky párové korelační funkce (obr. 25). Do vzdálenosti 1-2 m docházelo ke shlukování na všech plochách, v porostech kde obnova odrůstala na

odumřelém dřevě pak do vzdálenosti 5 a více metrů, na ostatních plochách bylo prostorové rozmístění spíše náhodné.

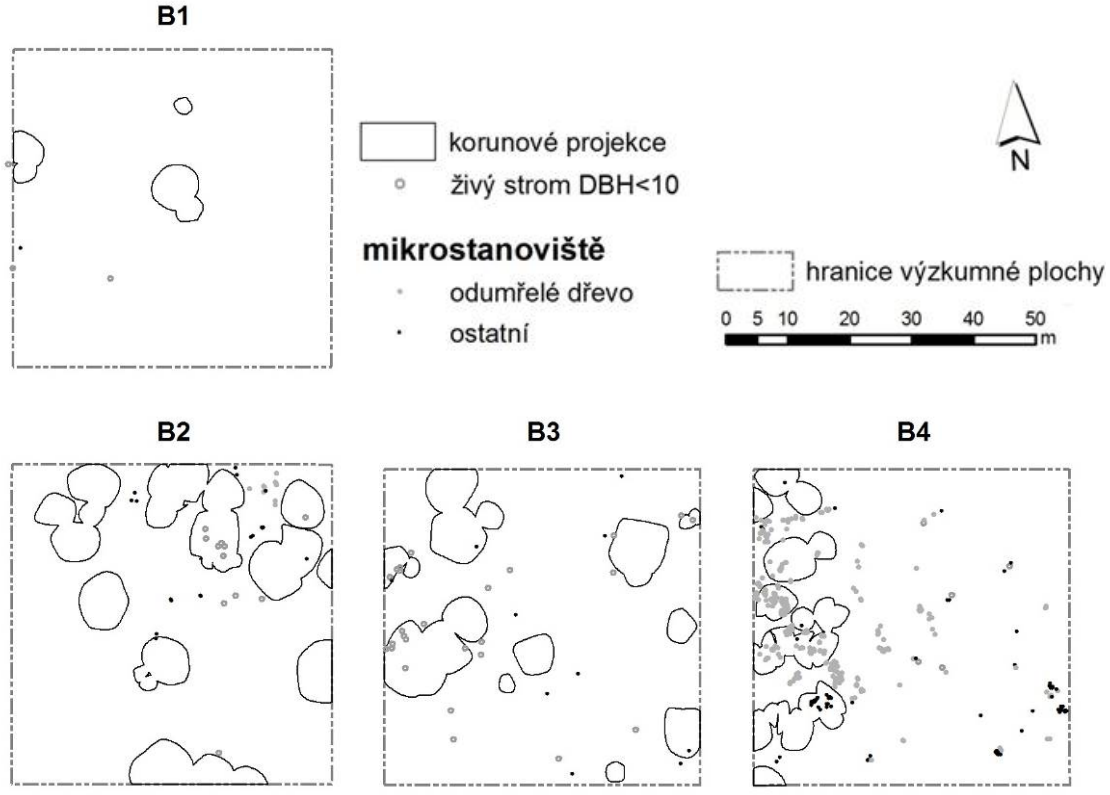
Pokud byli při hodnocení prostorové struktury ke zmlazení smrku do výšky 1,3 přiřazeni ještě jedinci s tloušťkou do 10 cm a vyloučena obnova rostoucí na mikrostanovišti odumřelé dřevo, nedocházelo k tak výraznému shlukování a zkrátila se také vzdálenost, na které bylo průkazné na většině zkoumaných lokalit od 0 do 2-5 m (obr. 26). Po jejím překročení bylo na většině ploch prostorové uspořádání náhodné (na plochách B8 a B9 na celé testované vzdálenosti).

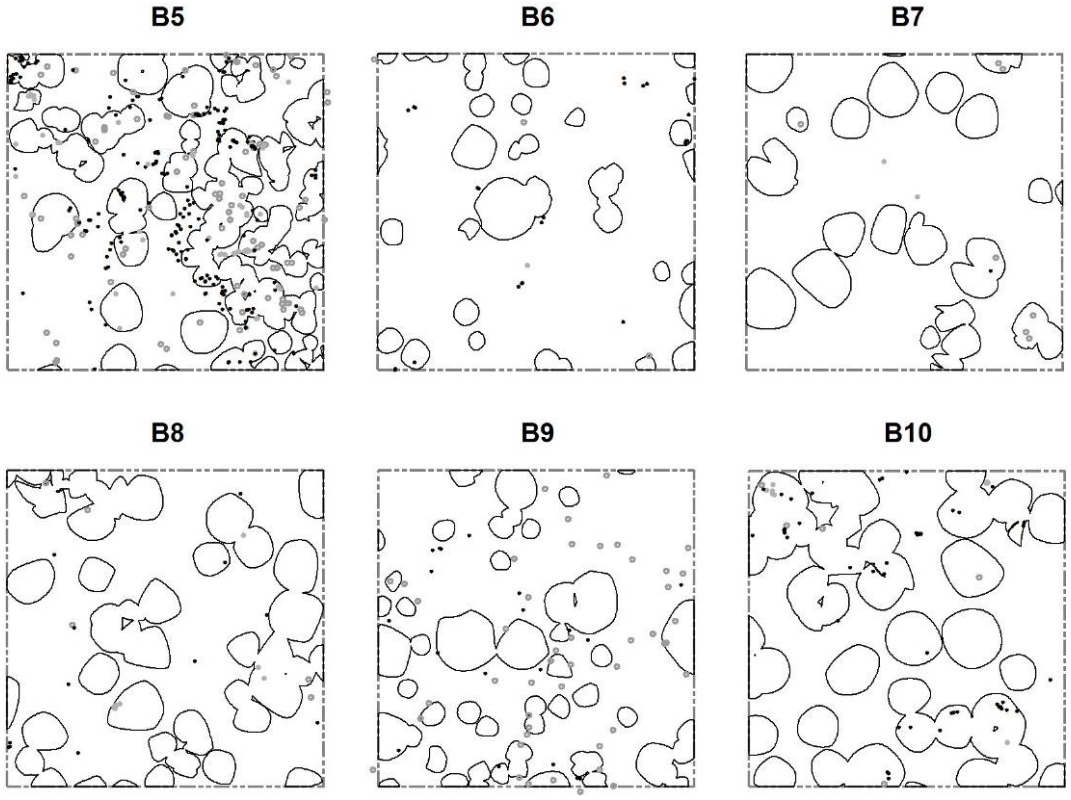
Tabulka 14. Četnost výskytu přirozené obnovy *Picea abies* [ha^{-1}] rostoucí na mikrostanovišti "vegetace".

	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**	**B6**	**B7**	**B8**	**B9**	**B10**	∑
Vaccinium myrtillus	0	8	16	0	356	16	0	28	24	28	476
mechorosty	0	16	0	8	252	4	0	16	0	4	300
traviny	4	28	20	20	0	40	0	0	56	12	180
∑	4	52	36	28	608	60	0	44	80	44	956

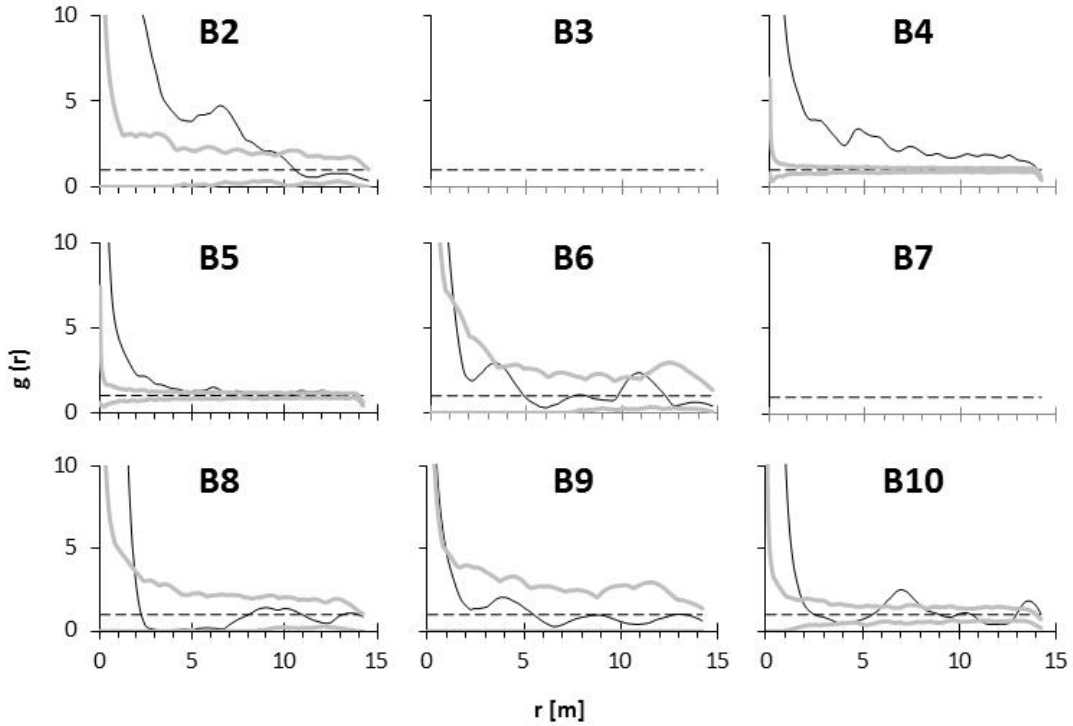
Tabulka 15. Procentní podíl zdravých a poškozených jedinců *Picea abies* (SM) a *Sorbus aucuparia* (JR).

	SM	**JR**	**celkem**
zdravý	97.5	83.3	96.9
poškození zvěří	1.1	16.7	1.7
zlomený terminál	0.4	0.0	0.3
ohnutý	1.1	0.0	1.0

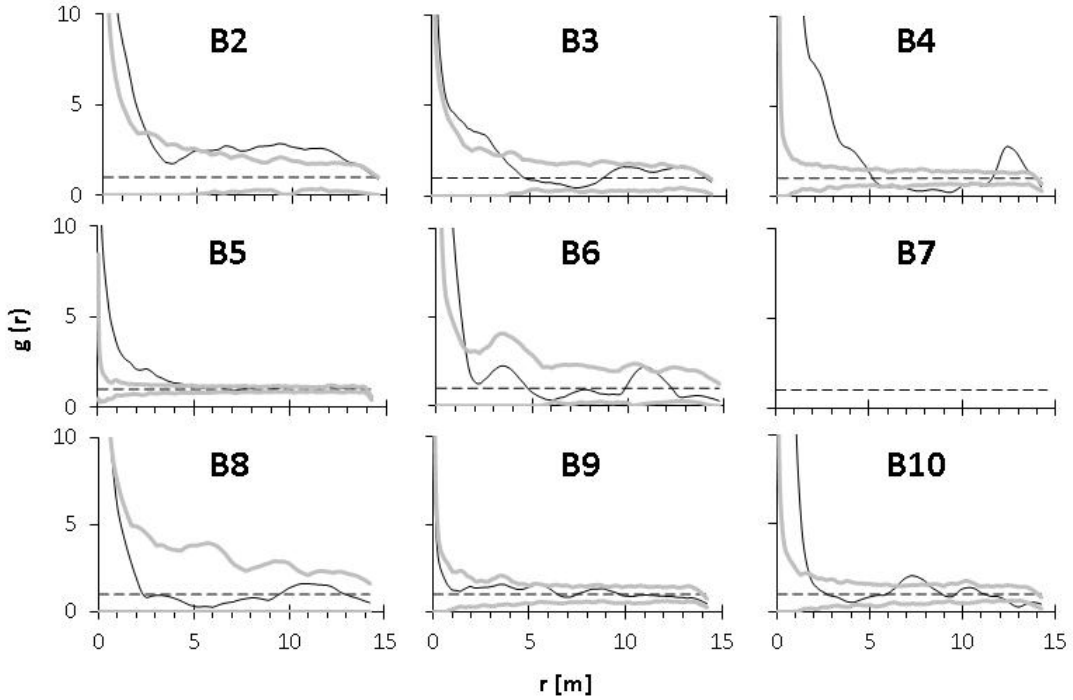




Obr. 24. Horizontální struktura přirozené obnovy na výzkumných plochách v roce 2009. Mikrostanoviště bylo zaznamenáváno u jedinců do výšky 1,3 m. Znázorněné korunové projekce náleží stromům s výčetní tloušťkou alespoň 10 cm.



Obr. 25. Horizontální struktura přirozené obnovy *Picea abies* (na všech mikrostanovištích) do výšky 1,3 m vyjádřená pomocí párové korelační funkce. Kromě plochy B1, která byla kvůli nízkému počtu jedinců vyřazena ze všech prostorových analýz, byly ze stejného důvodu vyřazeny také plochy B3 a B7. Bližší popis viz obrázek 20.



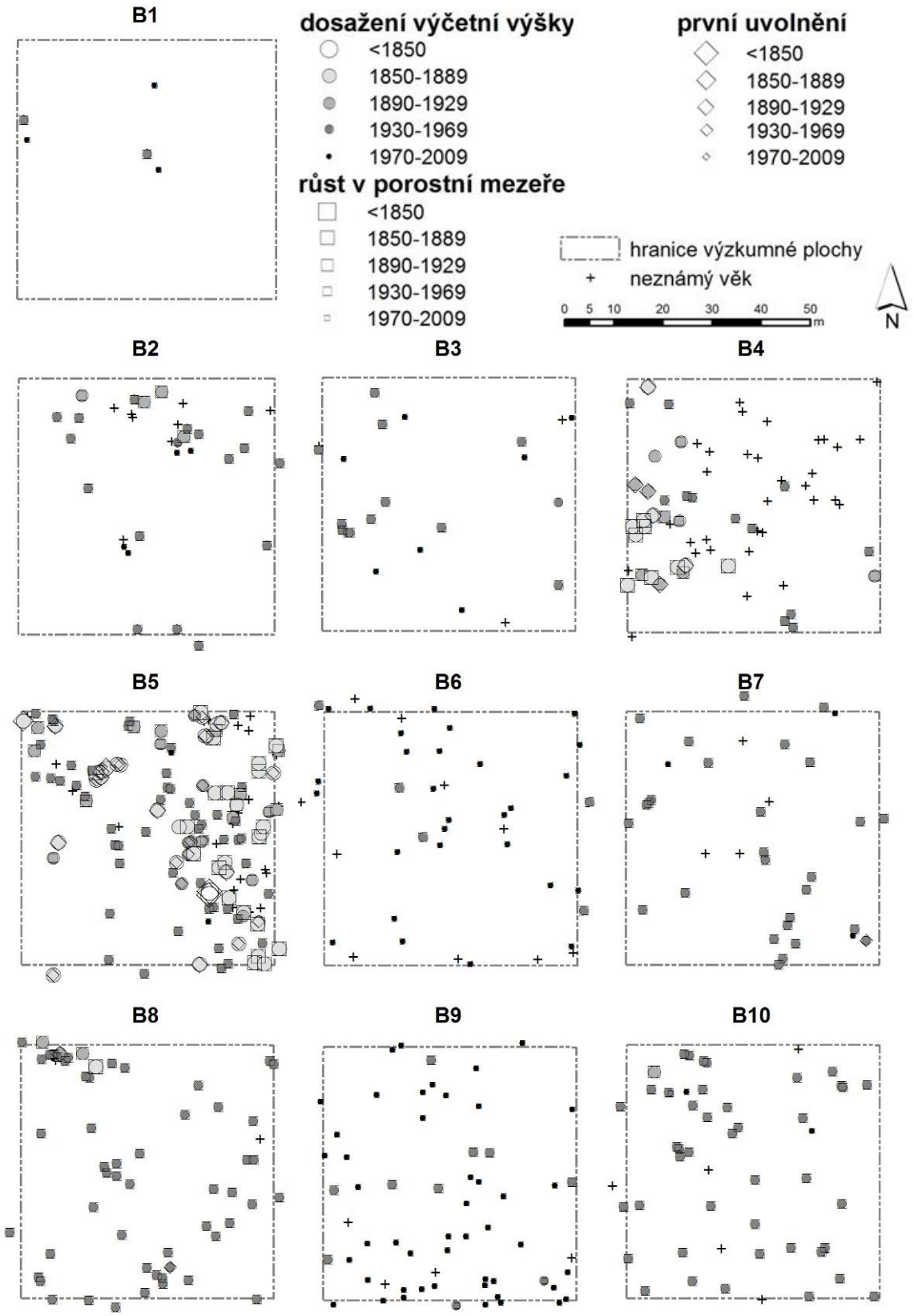
Obr. 26. Horizontální struktura přirozené obnovy *Picea abies* do výšky 1,3 m spolu s jedinci do tloušťky 10 cm vyjádřená pomocí párové korelační funkce. Bližší popis viz obrázek 20.

Průběh sukcese lesa

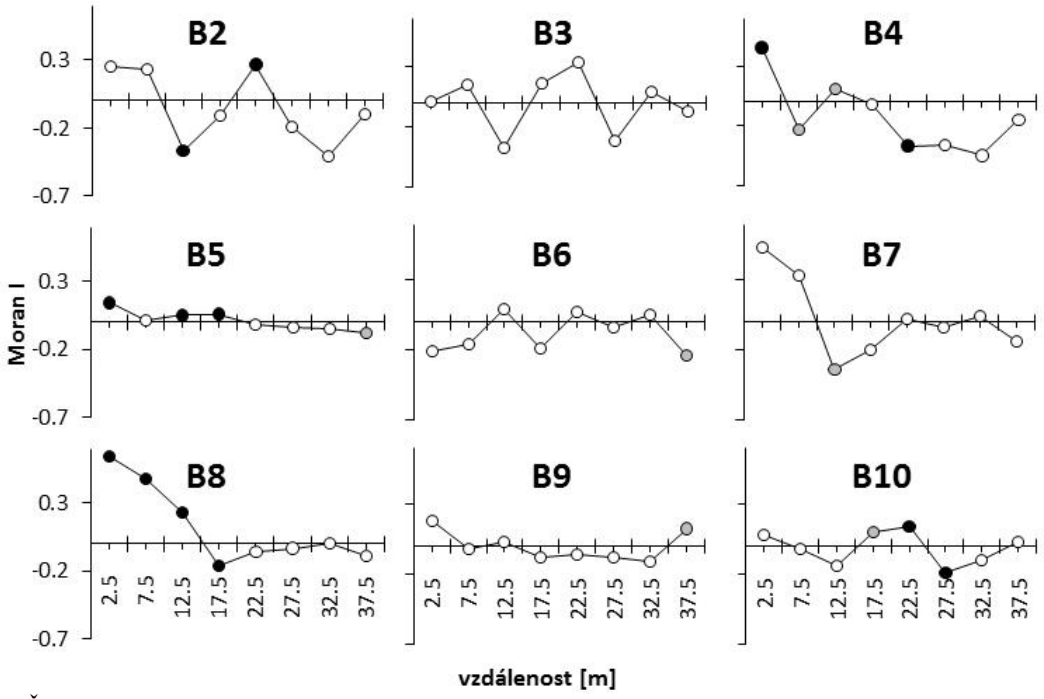
Popis dosavadního průběhu sukcese porostů v oblasti Medvědí hory vychází do značné míry z výše prezentovaných výsledků, které by bylo možné shrnout následovně. Během sukcese lesa se nezvýšilo zastoupení typicky pionýrských dřevin, jakým je v daných podmínkách jeřáb ptačí. K šíření smrku došlo v několika časově oddělených hlavních vlnách. Kromě ploch v podmáčeném území trvala sukcese současných porostů zhruba 80 let, které uběhly od poslední disturbance. Příznivé podmínky pro obnovu dřevin po ní trvaly zhruba dvě desetiletí, později se uchycování nových jedinců zpomalilo. K rychlejší tvorbě více zapojených porostů došlo na lokalitách více vzdálených od vrcholu Medvědí hory. Na většině ploch však nebyl patrný trend rostoucího věku s rostoucí vzdáleností od vrcholu.

Postup sukcese na výzkumných plochách znázorňuje obr. 27. Na lokalitách na západních svazích Medvědí hory je patrné střídání přibližně stejně starých stromů vyskytujících se jednotlivě nebo v malých hloučcích. Na plochách B6 a B9 jsou jednotlivé stromy starší kohorty vtroušeni mezi kohortu mladší, naproti tomu na plochách B7 a B10 je patrné, že se jedná o relativně stejnověké porosty. V severozápadním rohu plochy B8 se vyskytuje skupina starších jedinců, na kterou navazuje na zbytku plochy přibližně stejnověká populace. Tento gradient je patrný také na obr. 28, který znázorňuje korelogramy jednotlivých ploch, kde je oproti vzdálenosti vynesen rok, kdy stromy vstoupily do korunového zápoje. Signifikantních hodnot Moranova indexu I však bylo dosaženo pouze na některých plochách v určitých vzdálenostních třídách, přesto je zde na poměrně malých vzdálenostech do 15-20 m patrný trend střídání pozitivní a negativní autokorelace, značící jemnozrnnou strukturu porostů, případně přítomnost starších jedinců mezi mladšími. Především na podmáčených plochách a také v oblasti vrcholu Medvědí hory tedy docházelo během sukcese k postupnému vyplňování růstového prostoru.

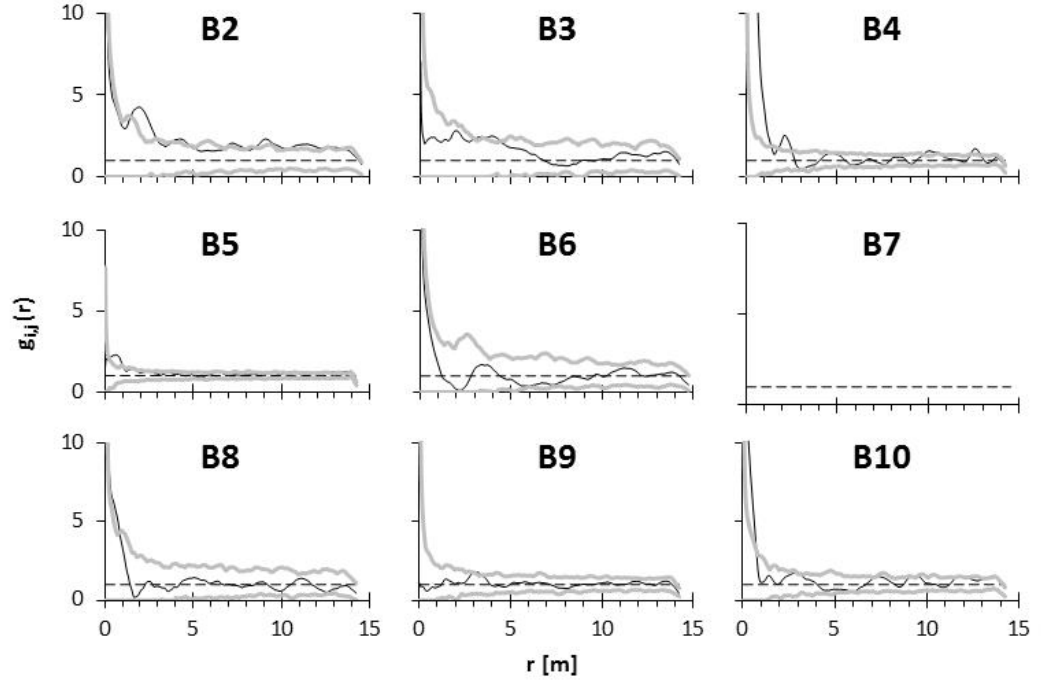
Vstup dřevin na lokality s výraznou konkurencí přízemní vegetace mohou usnadňovat dříve odrostlí jedinci, kteří svým působením na okolní prostředí zvyšují možnost uchycení nových semenáčků. Proto byl testován vzájemný vztah mezi stromy a obnovou. Ten se ukázal na všech lokalitách po překročení vzdálenosti 3 m indiferentní (obr. 29). Signifikantně kladný vztah byl prokázán na následujících plochách: B2 ve vzdálenosti 1-3m, B3 od 3do 4,5 m, B4 od 1,5 do 2,5 m, B5, B8 a B10 od 0 do 1 m.



Obr. 27. Časoprostorová struktura na výzkumných plochách v roce 2009.



Obr. 28. Časoprostorová autokorelace vstupu stromů do zápoje (tedy korelace roku, ve kterém strom začal růst v úrovni korunového zápoje a jeho pozice, počítaná pro všechny dvojice v 5 m vzdálenostní třídě - na obr. je znázorněn její střed) vyjádřená pomocí Moranova I korelogramu. Černé (resp. šedé) kruhy znázorňují signifikantní hodnoty na hladině významnosti $\alpha = 0{,}05$ (resp. 0,1).



Obr. 29. Vztah mezi horizontální strukturou stromů a obnovy vyjádřený pomocí křížového typu párové korelační funkce. Mezi stromy byli zahrnuti živý jedinci, souše a pařezy s tloušťkou ≥ 10 cm, do obnovy pak náleží zmlazení smrku do výšky 1,3 m rostoucí mimo mikrostanoviště odumřelé dřevo spolu s jedinci do tloušťky 10 cm. Díky nedostatku obnovy nebyl proveden výpočet pro plochu B7. Bližší popis viz obr. 20.

Diskuse

Přestože se všechny výzkumné plochy nacházejí na území, které bylo na porostní mapě LHP platného v letech 1959-1968 zobrazeno jako oblast určená k zalesnění (obr. 6), z výsledků vyplývá, že

z hlediska klasifikace vegetace, struktury a vývoje se určité části zájmového území odlišují a obecně by se daly výzkumné plochy rozdělit do třech základních skupin: a) různověké porosty na území bývalého kamerálního lesa Roklan rostoucí na podmáčených stanovištích reprezentované plochami B4 a B5 (dále podmáčené plochy), b) řídké různověké smrkové porosty v okolí vrcholu Medvědí hory svou strukturou typické pro Židovský les (plochy B1, B2, B3, B6 a B9; dále Židovský les), c) relativně stejnověké tloušťkově a výškově vyrovnané porosty na území bývalého panství Prášily-Dlouhá Ves (plochy B7, B8 a B10; dále prášilské panství).

Historie disturbancí a věková struktura

Na základě uvedených výsledků není zcela možné určit rozsah a intenzitu narušení způsobeného těžbou v polovině 19. století, neboť se na většině lokalit nenachází dostatečně staří jedinci, které by bylo možné využít k analýzám. Příčinou může být nedostatečná velikost výzkumných ploch, ale také severita pozdější disturbance, při které mohli být odstraněni všichni jedinci z tohoto období. Pouze na podmáčených plochách se nachází dostatek stromů vzešlých před rokem 1900, nelze je však považovat jako reprezentativní pro celou studovanou oblast. Rychlý růst v mládí, který je na podmáčených plochách patrný v období 1850-1879 u řady odebraných vzorků, pravděpodobně způsobila dokumentovaná těžba z let 1846 a 1847 (VICENA 2011). Nejednalo se však zřejmě o těžbu holosečnou, v porostech totiž zůstala dostatečně velká část populace, aby někteří jedinci zareagovali na odstranění sousedních stromů náhlým zvýšením radiálního přírůstu. Tato uvolnění se objevila v šedesátých a sedmdesátých letech 19. století. Zřejmě byla spojena s větrnými polomy a následným přemnožením lýkožrouta smrkového, které v tomto období zasáhlo lesy Šumavy (MINISTR 1963, BRÁZDIL et al. 2004) včetně kamerálního lesa Roklan (SKUHRAVÝ 2002) i sousedních lesů prášilského panství (JELÍNEK 2005; obr. 4) Ani tyto disturbance zřejmě neodstranily všechny dospělé jedince na podmáčených plochách a zápoj nebyl porušený na dlouhou dobu, neboť následná rychlost růstu analyzovaných jedinců byla poměrně nízká a u řady vzorků byla rekonstruována další uvolnění počátkem 20. století. Poměrně dlouhá doba, po kterou byla na nejstarších plochách detekována uvolnění by mohla být vysvětlena kromě přírodních disturbancí také těžebními zásahy. Další uvolnění ve dvacátých letech se kromě podmáčených ploch ovšem objevila i na ploše na prášilském panství. Ve dvacátých letech 20. století došlo na Šumavě k několika větrným disturbancím a to v letech 1921, 1922, 1926 a 1929, z nichž poslední dvě jmenované měly na lesní porosty v oblasti zřejmě největší dopad (MINISTR 1963, ACHS 1969, BRÁZDIL et al. 2004). Přírodní narušení, která se zde v tomto období vyskytla, neměla pouze lokální charakter, ale byla rekonstruována také v oblasti Trojmezné v jižní části Šumavy (JANDA 2012) i ve střední a severní části tohoto pohoří (ČADA et SVOBODA 2011, ČADA et al. 2013). Po těchto narušeních a asanačních těžbách, které pravděpodobně následovaly, patrně došlo k odstranění téměř veškerého stromového patra porostů na části území kamerálního lesa Roklan a k rozšíření zájmového území na prášilské panství. V souladu s tímto tvrzením je i KLEČKŮV (1930) popis kamerálního lesa jako: „mladé paseky rozsáhlého rozměru“ a dále jako:„dílo větrů, jimž člověk zúmyslným, neobezřetelným pokácením okrajových porostů, jež skýtaly ochranu ostatnímu lesu, otevřel cestu.“ (obr. 1-2). Toto tvrzení podporuje i fakt, že na většině ploch nebyli přítomni jedinci vzešlí před rokem 1900. Na všech plochách ale v období od dvacátých do padesátých let 20. století panovaly dobré světelné podmínky, neboť se zde vyskytovaly v mládí rychle rostoucí stromy, jejichž podíl na populaci dané dekády byl na většině ploch nadpoloviční a na některých plochách se dokonce rovnal jedné (obr. 13). Další variantou, vysvětlující absenci stromů vzešlých před začátkem 20. století mohla být pastva dobytka. Kamerální les Roklan byl k tomuto účelu využíván již před svým vytěžením, podobně jako oblast v okolí vrcholu Medvědí hory na prášilském panství (MINISTR 1963). K úplnému zákazu lesní pastvy zde došlo až v roce 1891, ale při nedostatku píce se občasná pastva nadále povolovala (MINISTR 1963). V kamerálním lese zaznamenal KLEČKA (1930) pastvu asi 140 ks dobytka ještě na konci dvacátých let 20. století (obr. 2). Z uvedených zdrojů však nevyplývá, zda pastva probíhala kontinuálně a v jakém územním rozsahu. Pravděpodobně alespoň na části území došlo k synergickému působení stresu způsobeného pastvou s přírodními a antropogenními narušeními. V pozdějším období již nebyly detekovány žádné události, které by signalizovaly další disturbanci. Výskyt v mládí rychle rostoucích jedinců na části ploch Židovského lesa byl patrně spojen s umělou výsadbou ze sedmdesátých let.

Věková struktura (kromě podmáčených ploch) se díky silnému narušení začátkem 20. století a poměrně krátké době, kdy docházelo k růstu populace, pochopitelně liší od většiny přírodních smrčin na Šumavě (SVOBODA et POUSTKA 2008, JANDA et al 2010, SVOBODA et al. 2012, ČADA et al. 2013). Podobný průběh sukcese lesa zaznamenal pouze SVOBODA et al (2010) po větrné a kůrovcové disturbanci v sedmdesátých a osmdesátých letech 19. století. Většina stromů se obnovila během 30 let po narušení a poté následovalo přerušení kontinuity obnovy. Nespojitost přirozené obnovy smrčin potvrdili i autoři dalších studií (VACEK 1990, HOLEKSA 2007, JANDA et al 2010), avšak v souvislosti se zaplněním růstového prostoru v určité fázi vývoje porostu, což ovšem není případ Židovského lesa.

Stav a struktura ekosystémů

Nejhustější porosty na území kamerálního lesa Roklan se vyskytují na podmáčených plochách B4 a B5. Svou strukturou jsou srovnatelné s jinými horskými smrčinami nejen na Šumavě (SVOBODA et POUSTKA 2008; VACEK et al. 2008; SVOBODA et al. 2010; ČADA et SVOBODA 2011), ale i v rámci střední Evropy (KORPEĽ 1989; VACEK 1990; HOLEKSA et al. 2007). Díky vyšší hustotě přesáhl zápoj na ploše B5 50 % a podobných hodnot dosahoval patrně i na ploše B4 před odumřením větší části porostu vlivem žíru lýkožrouta smrkového, jak je možno vidět na leteckých snímcích z roku 1998. Kromě počtu souší, který zde nyní převyšoval množství živých stromů a jejich tloušťkové struktury značící, že šlo o jedince hlavní porostní úrovně, tomu napovídá také množství ležícího odumřelého dřeva, které bylo ze všech ploch nejvyšší. Od zbylých ploch na území kamerálního lesa se odlišovaly i tloušťkovou strukturou díky vysokému podílu jedinců s výčetní tloušťkou mezi 15 a 45 cm a s tím související vyšší kruhovou výčetní základnou i zásobou. Řádově odlišné bylo i množství přirozené obnovy, která zde byla relativně hojně zastoupena ve všech výškových kategoriích a pohybovala se v rozsahu uváděném i dalšími autory pro přirozené smrčiny (ZATLOUKAL et al. 2001; ULBRICHOVÁ et al. 2006; HEURICH 2009; ČÍŽKOVÁ et al. 2011, ŠTÍCHA et al. 2013). Značný podíl obnovy byl vázán na odumřelé ležící dřevo, které na ploše B4 pokrývalo 5 % rozlohy výzkumné plochy a v případě plochy B5 pouze 0,5 %. K obdobným zjištěním došla celá řada dalších studií ve smrčinách (JONÁŠOVÁ ET PRACH 2004; VORČÁK et al. 2006; ZIELONKA 2006; SVOBODA et POUSTKA 2008; SVOBODA et al. 2010; ČÍŽKOVÁ et al. 2011). Preference odumřelého dřeva vedla k výrazné shlukovitosti zmlazení, což je pro přirozenou obnovu typické (MOTTA et al. 2002, SVOBODA et al. 2010).

Plochy v oblasti Židovského lesa mají rozdílný charakter. Jedná se o území s odlišnými ekologickými podmínkami ve vrcholové části Medvědí hory. Můžeme zde počítat nejen s nízkými teplotami vzduchu, odpovídajícími nadmořské výšce, ale též s přítomností takzvaného vrcholového fenoménu, který zvyšuje extremitu stanoviště. Rovněž půdy jsou zde ve srovnání s okolními lokalitami mělké a vysýchavé. Pro uvedené plochy je charakteristická nízká úroveň korunového zápoje, vyšší zastoupení jedinců menších dimenzí a s tím související nízké hodnoty taxačních ukazatelů, jako je výčetní kruhová základna nebo zásoba. Díky dostatku růstového prostoru zde však jednotlivé solitéry dosahovaly maximálních velikostí korunových projekcí, výčetních tlouštěk a délky korun, průměrná výška nasazení živé koruny se pohybovala do 0,8 m. Souše se vyskytovaly pouze na plochách B2 a B9. Obecně mají porosty na uvedených plochách otevřený charakter s vícevrstevnou strukturou, tvořenou v horní etáži mohutnými solitérami s hustotou pohybující se v desítkách kusů na hektar a řádově četnější dolní vrstvou. Podobnou strukturu popsali v oblasti Alp na lokalitách dříve užívaných k pastvě dobytka např. MOTTA et al. (1999) nebo BEBI et al. (2001). Vzhledem k údajům získaným z lesní hospodářské evidence (Archiv NP Šumava Kašperské Hory, LHP Srní 1969-1978, polesí Javoří Pila), je však pravděpodobné, že určitá část jedinců dolní etáže na ploše B9 a pravděpodobně i na části plochy B6 pochází z umělé obnovy, což je patrné z náhlého zvýšení korunového zápoje v těchto místech při porovnání leteckých snímků z let 1998 a 2011, ale i z výsledků analýzy horizontální struktury, kde byla zjištěna na vzdálenosti do 2 m tendence k inhibici (obr. 21). Prostorové rozmístění je pravděpodobně důsledkem výsadby v pravidelném sponu v sedmdesátých letech 20. století. Doplnění porostů na plochách B6 a B9 výsadbou se dále projevuje nenormalitou až bimodálním rozdělením stromů ve výškových a tloušťkových stupních. Na ostatních plochách k výsadbě buď nedošlo, nebo se pravděpodobně nedochovala. Stav přirozené obnovy ve vrcholové části lokality je relativně nízký, pravděpodobnou příčinou by mohla být kombinace několika faktorů. Jednak je to absence odumřelého dřeva (kromě plochy B2), menší počet plodících

stromů, dále nepříznivé klimatické podmínky (působení vrcholového fenoménu) a také silná konkurence přízemní vegetace, tvořené *Vaccinium myrtillus* a travinami.

Pro plochy na prášilském panství je, na rozdíl od předešlých, charakteristické vysoké zastoupení jedinců velkých dimenzí, které je dobře patrné z tloušťkového a především výškového polygonu četností s výraznou pravostrannou asymetrií. Živé stromy zde dosahují největších průměrných tlouštěk i výšek a tomu odpovídajících hodnot výčetní kruhové základny a zásoby, které převyšují hodnoty v porostech na ostatních plochách (kromě podmáčených ploch). Vyšší je také průměrná výška nasazení živé koruny a plocha cloněná korunovými projekcemi (s výjimkou plochy B7, kde proběhla těžba stromů napadených lýkožroutem smrkovým). Souše jsou zastoupeny relativně málo a v nižších tloušťkových stupních, což by mohlo indikovat autoredukci porostu (HOLEKSA et al. 2007; ČADA et SVOBODA 2011). Ta by mohla být také příčinou náhodného prostorového uspořádání stromů (LAMEDICA et al. 2011, ZAHRADNÍK et al. 2010, JANDA 2012). Množství ležícího odumřelého dřeva bylo na ploše B8 zanedbatelné, na plochách B7 a B10 bylo již řádově vyšší. Většina z jeho objemu byla ve formě odkorněných klád, které ovšem nejsou pro přirozenou obnovu tak vhodné, jako klády ponechané v kůře (ČÍŽKOVÁ et al. 2011). Nedostatek odumřelého dřeva se patrně odrazil i v množství přirozené obnovy, které je řádově menší než na podmáčených plochách, přestože bylinné patro je zde tvořeno především *Vaccinium myrtillus*, druhem, který není pro zmlazení tak nepříznivý jako traviny.

Celkově lze shrnout, že rozdíly mezi plochami ve struktuře stromového patra odpovídají rozdílům ve struktuře bylinné vegetace, která je vyjádřena klasifikací příslušných rostlinných společenstev. Zvláště struktura stromového patra i vegetace na plochách ve vrcholové části kolem kóty Medvědí hory se výrazně odlišují od struktury jiných smrkových společenstev Šumavy, a to včetně ploch po rozpadu stromového patra (KINDLMANN et al. 2012).

Průběh sukcese lesa

Přestože na území Medvědí hory došlo k velkoplošnému rozpadu porostů, nenastala během následné sukcese změna druhové skladby a dominantní dřevinou zůstal smrk ztepilý, díky své schopnosti chovat se jako dřevina závěrečných i iniciálních sukcesních stadií (HEURICH 2009, FISCHER 2002). Nově vzniklé porosty na většině ploch od mládí dosahovaly poměrně rychlého radiálního růstu, který poměrně časně kulminoval, což jsou charakteristické vlastnosti lesů po velkoplošných disturbancích (MÍCHAL et PETŘÍČEK 1999). V rámci studovaných ploch však sukcese probíhala po několika rozdílných drahách.

Podmáčené porosty

Na podmáčených plochách došlo v průběhu sukcese lesa k přímé obnově dřevin původní druhové skladby. Zřejmě díky vysoké hladině podzemní vody a méně únosnému terénu nebyly porosty v těchto oblastech ovlivněny pastvou dobytka, která v kamerálním lese Roklan probíhala již před jeho exploatací (MINISTR 1963). Přirozená obnova byla pravděpodobně přítomna v podrostu ještě před jeho narušením (SVOBODA et al. 2010, ČÍŽKOVÁ et al. 2011) a na zvýšení přísun světla reagovala rychlým růstem v mládí. Druhá populační vlna navazovala na narušení indikovaná uvolněními z počátku 20. století. Z analýzy časoprostorové struktury vyplývá, že disturbance nebyla celoplošného rozsahu a druhá kohorta osídlila uvolněný prostor mezi populací první kohorty. Současná přirozená obnova je svým výskytem především vázána na tlející dřevo a dále se vyskytuje v blízkosti starších jedinců. Silněji se tento pozitivní vztah projevil na ploše B4, kde je vyšší pokryvnost bylinné vegetace, nálety a nárosty zde vykazují signifikantní vazbu na starší jedince do vzdálenosti 2,5 m, což zhruba odpovídá průměrnému poloměru korun na této ploše (obr. 24, tabulka 5). Často se obnova vyskytovala do této vzdálenosti u souší odumřelých v druhé polovině devadesátých let. Semenáčky se zde patrně uchytily ještě na hrabance pod korunou, kde jim nekonkurovala přízemní vegetace. Po odumření stromu využily zvýšený přísun světla a živin z mineralizace opadu a odrostly konkurenci travin dříve, než se k nim z okolí rozšířily.

Většina podmáčených porostů na území kamerálního lesa Roklan patně nikdy neztratila charakter lesního ekosystému a po těžbě v polovině 19. století a dalších disturbancích přirozeně regenerovala. Plošný rozsah podmáčených porostů, které mají charakter více méně zapojeného lesa, není v rámci Medvědí hory zanedbatelný (obr. 12).

Židovský les

Sukcese v oblasti Židovského lesa byla patrně nejvíce ovlivněna antropogenními ale i přírodními disturbancemi. Důležitou roli zde zřejmě sehrála pastva dobytka. Právě její přerušení se mohlo stát spouštěcím mechanismem sukcese lesa (FRELÉCHOUX et al. 2007, JANIŠOVÁ et al. 2007, TASSER et al. 2007, LINGUA et al. 2008). Otázkou ale zůstává, jak dlouhou dobu zde probíhala. MOTTA et al.(2002) analyzovali věkovou strukturu porostů vzniklých na bývalých pastvinách v Alpách. Podobně jako v případě Židovského lesa zaznamenali jednu masivní populační vlnu, která nastala po ukončení pastvy a trvala cca tři desetiletí. V porostech se však nacházelo malé množství jedinců více než o sto let straších, které zde pastevci ponechali ke stínění pro dobytek. Takové stromy však v Židovském lese nebyly nalezeny. Důvodem mohla být malá velikost ploch, nebo kompletní odstranění stromového patra, které zde, soudě podle zbytků pahýlů, mohlo existovat ve formě řídkých smrkových porostů podobných dnešním. Právě nedostatečný přísun semen v kombinaci s postupným zarůstáním ploch, dříve cloněných korunami stromů, travinnou vegetací, které většinou následuje po odstranění stromového patra (KLEČKA 1930, VACEK et al. 1999, FISCHERA et al. 2002, JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, 2008, JONÁŠOVÁ et MATĚJKOVÁ 2007), případně poškození přirozené obnovy během přibližování dřeva (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, JONÁŠOVÁ et MATĚJKOVÁ 2007) spolu s drsnými klimatickými podmínkami mohlo mít za následek současnou nízkou hustotu porostů a zpomalení růstu populace. Přestože v současné době jsou již porosty v této oblasti plodné, chybí vhodná mikrostanoviště pro další šíření smrku. Nynější skladbě bylinné vegetace dominují druhy *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*, *Nardus stricta* a *Vaccinium myrtillus*. Podobný stav popsal v zájmové oblasti už KLEČKA (1930) před více než 80 lety. Řada studií uvádí porost výše zmíněných travin jako nevhodné mikrostanoviště pro přirozenou obnovu smrku (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004; KUPFERSCHMIDT et BUGMANN 2005; HOLEKSA et al. 2007; ZENÁHLÍKOVÁ et al. 2011). Odumřelé, rozkládající se dřevo, které je známo jako preferovaný substrát pro přirozenou obnovu smrku (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, KUPFERSCHMIDT et BUGMANN 2005, ULBRICHOVÁ et al. 2006, ZIELONKA 2006, BAČE et al. 2009, JONÁŠOVÁ et al. 2010, SVOBODA et al. 2010, ČÍŽKOVÁ et al. 2011) se v oblasti téměř nenachází. V současné době se přirozená obnova často nachází jen v místech pokrytých smrkovým opadem nebo mechorosty, jenž představují další z preferovaných mikrostanovišť (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004, KUPFERSCHMIDT et BUGMANN 2005, HOLEKSA et al. 2007, SVOBODA et ZENÁHLÍKOVÁ 2009, JONÁŠOVÁ et al. 2010). Většinou se nachází pod rozlehlými korunami smrkových solitér, kde především díky chemickému a fyzikálnímu působení smrkového opadu a nedostatku světla nedochází k rozvoji travinné vegetace (JANIŠOVÁ et al. 2007). Tímto způsobem dochází ke shlukování na krátkých vzdálenostech a vytváří se tak pozitivní vztah mezi obnovou a odrostlými jedinci (obr.24 a 29). Podobný průběh facilitace byl popsán i v dalších studiích (MILLER et HALPERN 1998, GÖMÖRY et al. 2006, LINGUA et al. 2008, HALPERN et al. 2010). Tímto způsobem vytvářejí stromy hloučky, které se běžně nacházejí na bývalých pastvinách (LINGUA et al. 2008, HALPERN et al. 2010, LAMEDICA et al. 2011).

V oblasti Židovského lesa se tempo kolonizace, kterou pravděpodobně spustila souhra disturbancí a omezení pastvy dobytka, po třech desetiletích výrazně zpomalilo. Důvodem byl pravděpodobně nedostatek příhodného substrátu pro klíčení a odrůstání semenáčků, jako je tlející dřevo, a intenzivní konkurence především travinné vegetace, která brání obnově dřevin (MORAVEC 1994, THOMASIUS 1995, FANTA 2013). Proto byly v určitých partiích provedeny umělé výsadby. Masivnější nárůst přirozené obnovy by mohly spustit vhodné klimatické podmínky, které změní podmínky v kompetici semenáčků a bylinné vegetace (DOVČIAK et al. 2005, HALPERN et al. 2010).

Prášilské panství

Po disturbanci probíhala sukcese relativně rychle ve srovnání s regenerací přirozených lesů po přírodních disturbancích (MOTTA et al. 2002, SVOBODA et al. 2012, ČADA et al. 2013). Zpoždění 1-3 desetiletí mohlo být způsobeno časem nutným pro dosažení výčetní výšky (NIKLASSON 2002). Obnova mohla podobně jako v případě podmáčených porostů pocházet z náletů ještě před rozpadem stromového patra. Po této periodě se ujímání nových jedinců značně zpomalilo, přičemž díky nízké hustotě porostů nebylo světlo tím hlavním limitujícím faktorem. Vzhledem ke složení bylinného patra pastva průběh sukcese v těchto porostech neovlivnila vůbec, nebo jen velmi okrajově. Podobně jako v Židovském lese zde chybělo a chybí tlející dřevo, jehož zbytky by byly pravděpodobně patrné ještě

v dnešní době, neboť délka rozkladu kmenů se v závislosti na jejich tloušťce a stanovištních podmínkách pohybuje od 50 do 200 let (VACEK 1990, HOFGAARD 1993b, MÍCHAL et PETŘÍČEK 1999, ZIELONKA 2006). Současný stav přirozené obnovy je tedy poměrně nízký a při nepřítomnosti odumřelého dřeva se váže na hrabanku pod korunami stromů (obr. 24).

Vzhledem k bývalému lesnickému hospodaření (JELÍNEK 2005; obr. 4), současnému druhovému složení bylinného patra a struktuře porostů je pravděpodobné, že ani porosty na bývalém prášilském panství zcela neztratily charakter lesního prostředí a po disturbanci se zde obnovila nová generace lesa.

Závěr

Historie disturbancí a věková struktura

Na základě výsledků této práce není možné určit rozsah a intenzitu narušení způsobeného těžbou v polovině 19. století, neboť se na většině lokalit nenachází dostatečně staří jedinci, které by bylo možné využít k analýzám. Z výsledků nejstarších ploch se dá pouze soudit, že toto narušení nevedlo ke kompletnímu odstranění stromového patra v celé oblasti kamerálního lesa Roklan. K dalšímu významnému narušení, došlo v období 1900-1940. Kromě kamerálního lesa zasáhlo i porosty na území panství Prášily-Dlouhá Ves a na značné části území vedlo k odstranění většiny stromového patra. Současná populace smrku ztepilého na výzkumných plochách dosáhla výčetní výšky ve třech hlavních vlnách, 6 % populace v letech 1860-1889, 54 % v období 1920-1959 a 27 % po roce 1980. Na žádné ze studovaných lokalit se nevyskytlo významné zastoupení všech tří kohort najednou a jednotlivé populační vlny tedy byly od sebe zřetelně odděleny jak časově, tak prostorově.

Stav a struktura ekosystémů

Na základě struktury a způsobu minulého managementu je možné porosty rozdělit do tří základních skupin:

- Různověké jedno až dvou etážové porosty s mezernatým až otevřeným zápojem na území bývalého kamerálního lesa Roklan rostoucí na podmáčených stanovištích, charakterizované relativně vysokou denzitou živých stromů (124–700 ha^{-1}) a souší (136–212 ha^{-1}) i výčetní kruhovou základnou (29–40 $m^2.ha^{-1}$), s dostatečným množstvím přirozené obnovy (1072–1596 ha^{-1}), která je svým výskytem vázána především na tlející dřevo a určitou zásobou odumřelého ležícího dřeva (7–136 $m^3.ha^{-1}$). Tyto porosty pravděpodobně nebyly ovlivněny pastvou dobytka.
- Řídké různověké smrkové porosty v okolí vrcholu Medvědí hory svou strukturou typické pro Židovský les, s vysokou pokryvností především travinné vegetace, nízkou hustotou živých stromů (32–184 ha^{-1}), souší (0–24 ha^{-1}) i výčetní kruhovou základnou (3–22 $m^2.ha^{-1}$), nízkým stavem přirozené obnovy (4–164 ha^{-1}) a absencí odumřelého ležícího dřeva. Tato oblast byla v minulosti ovlivněna pastvou dobytka a částečně také umělou výsadbou.
- Relativně stejnověké tloušťkově a výškově vyrovnané porosty s mezernatým až otevřeným zápojem na území bývalého panství Prášily-Dlouhá Ves s vysokou pokryvností *Vaccinium myrtillus*. Porosty tvoří tloušťkově poměrně vyspělí jedinci, jejich hustota je poměrně nízká jak v případě živých stromů (148–236 ha^{-1}) tak souší (12–28 ha^{-1}), výčetní kruhová základna je však vzhledem k hustotě relativně vysoká (29–39 $m^2.ha^{-1}$). Stav přirozené obnovy je zde nízký (20–280 ha^{-1}), podobně jako množství odumřelého ležícího dřeva (1–39 $m^3.ha^{-1}$). V těchto porostech se od 19. století lesnicky hospodařilo, vliv pastvy se zde zřejmě neprojevil.

Průběh sukcese lesa

Přestože na území Medvědí hory došlo k velkoplošnému narušení porostů, nenastala během následné sukcese změna druhové dřevinné skladby a dominantní dřevinou zůstal smrk ztepilý. Nově vzniklé porosty na většině ploch od mládí dosahovaly poměrně rychlého radiálního růstu, který poměrně časně kulminoval. Většina podmáčených porostů na území kamerálního lesa Roklan patně nikdy neztratila charakter lesního ekosystému a po těžbě v polovině 19. století a dalších disturbancích a během 30 až 40 let přirozeně regenerovala z banky zmlazení, která byla zčásti přítomna ještě před narušením. Podobně se i obnovily porosty na území panství Prášily-Dlouhá Ves po narušení ze

začátku 20. století. Pro sukcesi lesa na tomto území byl však charakteristický strmý nárůst populace během dvou desetiletí, který se posléze prudce zpomalil, až zastavil. V oblasti Židovského lesa se tempo kolonizace, kterou pravděpodobně spustila souhra disturbancí a omezení pastvy dobytka, po třech desetiletích výrazně zpomalilo. Proto byly v určitých partiích provedeny umělé výsadby, které se do značné míry podílí na nárůstu populace od osmdesátých let 20. století. V místech s nedostatkem příhodného substrátu pro klíčení a odrůstání semenáčků usnadňují vstup semenáčků dříve vzešlý jedinci, kteří zmírňují dopad vrcholového fenoménu a svým stíněním a opadem potlačují travinnou vegetaci.

Z výsledků této studie vyplývá, že zájmová oblast představuje různorodé smrkové porosty, jejichž vývoj odpovídá různým environmentálním podmínkám a rozdílnému způsobu managementu. Přestože jsou některé prvky struktury porostů srovnatelné s jinými porosty v bezzásahových územích, celkově se spíše odlišují a to zejména nízkou hustotou, absencí nebo nedostatkem odumřelého tlejícího dřeva a s tím souvisejícím nízkým stavem přirozené obnovy. Typická struktura porostů Židovského lesa pravděpodobně vznikla synergickým působením drsných přírodních podmínek, těžby, pastvy dobytka, nedostatkem tlejícího dřeva způsobeným jeho vyklizením a na části plochy v pozdější době také umělou výsadbou i asanací kůrovcem napadených stromů. Současné porosty spíše odpovídají porostům vzniklým sukcesí na bývalých loukách a pastvinách, nežli porostům vznikajícím spontánně po rozpadu stromového patra vlivem lýkožrouta, které jsou v bezzásahových oblastech NP Šumava.

Literatura

ACHS K. (1969): Roklanský les. - Zpravodaj CHKO Šumava, 10: 32-36.

ANDĚL J. (1985): Matematická statistika. - SNTL/Alfa, Praha.

BABŮREK J., PERTOLDOVÁ J., VERNER K., JIŘIČKA J. (2006): Průvodce geologií Šumavy. - Správa NP a CHKO Šumava a ČGS, Vimperk.

BAČE R., JANDA P., SVOBODA M. (2009): Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezné. - Silva Gabreta, 15: 67-84.

BADDELEY A., TURNER R. (2005): Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. - Journal of Statatistical Software, 12: 1-42.

BAUMEISTER D., CALLAWAY R.M. (2006): Facilitation by *Pinus flexilis* during succession: a hierarchy of mechanisms benefits other plant species. - Ecology, 87: 1816-1830.

BARNES B.V., ZAK D.R., DENTON S.R., SPURR S.H. (1998): Forest ecology. 4th edition. - John Wiley & Sons.

BEBI P., KIENAST F., SCHÖNENBERGER W. (2001): Assessing structures in mountain forest as a basis for investigating the forests' dynamics and protective function. - Forest Ecology and Management, 145: 3-14.

BEDNAŘÍK J., ČADA V., MATĚJKA K. (2014): Forest succession after a major anthropogenic disturbance: a case study of the Jewish Forest in the Bohemian Forest, Czech Republic. - Journal of Forest Science, 60: 336-348.

BEDNAŘÍK J., MATĚJKA K. (2011): Ekosystémy vzniklé sekundární sukcesí *Picea abies* v oblasti Medvědí hory (Šumava). - URL: http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/RoklLes2009.pdf

BERGQUIST J., ÖRLANDER G., NILSSON U. (1999) : Deer browsing and slash removal affect field vegetation on south Swedish clearcuts. - Forest Ecology and Management, 115: 171-182.

BERGSTEDT J., MILBERG P. (2001): The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests. - Forest Ecology and Management, 154: 105-115.

BJØRNSTAD O.N. (2013): Package 'ncf ': Spatial nonparametric covariance functions. R package version 1.1-5. - URL: http://onb.ent.psu.edu/onb1/R

BRÁZDIL R., DOBROVOLNÝ P., ŠTEKL J., KOTYZA O., VALÁŠEK H., JEŽ J. (2004): History of weather and climate in the Czech Lands VI: strong winds. - Masaryk University, Brno.

CASTRO J., ZAMORA R., HÓDAR J.A. (2002): Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonization of Mediterranean mountain meadows. - Journal of Vegetation Science, 13: 725-731.

CONNELL J.H., SLATYER R.O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. - American Naturalist, 111: 1119-1144.

CLEMENTS F.E. (1916): Plant succession. An analysis of the development of vegetation. - Carnegie Inst. Washington. Publ. 242.

ČADA V., SVOBODA M. (2011): Structure and origin of mountain Norway spruce in the Bohemian Forest. - Journal of Forest Science, 57: 523-535.

ČADA V., SVOBODA M., JANDA P. (2013): Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. - Forest Ecology and Management, 295: 59-68.

ČERNÝ D. (2010): Historie kamerálního lesa Roklan. - Lesnická práce, 89: 20-21.

ČERNÝ D., KUBÍKOVÁ A., PALECZEK R., FENCL P. (2010): Historie lesů z okolí Srní a Prášil. - Sborníky z výzkumu na Šumavě, sešit 3. Vimperk, Správa NP a CHKO Šumava.

ČÍŽKOVÁ P., SVOBODA M., KŘENOVÁ Z. (2011): Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava National Park - the first results of the Biomonitoring project. - Silva Gabreta, 17: 19-35.

DOSTÁLOVÁ A. (2009): Tree seedlings: how they establish in spontaneously developed forests? A study from mountainous area in the Czech Republic. - Biodiversity and Conservation, 18: 1671-1684.

DOUBKOVÁ P. (2008): Uchycování smrku v opuštěných travních porostech ve východních Krkonoších. - Opera Corcontica, 45: 69-79.

DOVČIAK M., FRELICH L. E., REICH P.B. (2005): Pathways in old-field succession to white pine: seed rain, shade, and climate effects. - Ecological Monographs, 75: 363-378.

DOVČIAK M., HRIVNÁK R., UJHÁZY K., GÖMÖRY D. (2008): Seed rain and environmental controls on invasion of *Picea abies* into grassland. - Plant Ecology, 194: 135-148.

DUNWIDDIE P. (1977): Recent tree invasion of subalpine meadows in the Wind River Mountains, Wyoming. - Arctic and Alpine Research, 9: 393-399.

FANTA J. (2013): Forests in the Krkonoše/Karkonosze National Parks: their restoration, protection and management in the context of changes ongoing in the Central-European forestry. - Opera Corcontica, 50/S: 23-38.

FINEGAN B. (1984): Forest succession. - Nature, 312: 109-114.

FIRM D., NAGEL T.A., DIACI J. (2009): Disturbance history and dynamics of an oldgrowth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. - Forest Ecology and Management, 257: 1893-1901.

FISCHER A., LINDNER M., CLEMENTS A., LASCH P. (2002): Vegetation dynamics in Central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. - Folia Geobotanica, 37: 17-32.

FRANKLIN J.F., SPIES T.A., VAN PELT R., CAREY A.B., THORHBURGH D.A., RAEBERG D., LINDENMAYER D.B., HARMON M.E., KEETON W.S., SHAW D.C., BIBLE K., CHEN J. (2002): Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultur alimplications, using Douglas-firforest as an example. - Forest Ecology and Management, 155: 399-423.

FRAVER S., WHITE A.S. (2005): Identifying growth releases in dendrochronological studies of forest disturbance. - Canadian Journal of Forest Research, 35: 1648-1656.

FRAVER S., JONSSON B.G., JÖNSSON M., ESSEEN P.-A. (2008): Demographics and disturbance history of a boreal old-growth Picea abies forest. - Journal of Vegetation Science, 19: 789-798.

FRELICH L.E. (2002): Forest dynamics and disturbance regimes. - Cambridge University Press, Cambridge.

FRELÉCHOUX F., MEISSER M., GILLET F. (2007): Secondary succession and loss in plant diversity following a grazing decrease in a wooded pasture of the central Swiss Alps. - Botanica Helvetica, 117: 37-56.

GÖMÖRY D., DOVČIAK M., GÖMÖRYOVÁ E., HRIVNÁK R., JANIŠOVÁ M., UJHÁZY K. (2006): Demekologické, synekologické a genetické aspekty kolonizácie nelesných plôch lesnými drevinami. - Vedecké štúdie 155/2006, Technická univerzita vo Zvolene, Zvolen.

HALPERN C.B., ANTOS J.A., RICE J.M., HAUGO R.D., LANG N.L. (2010): Tree invasion of a montane meadow complex: temporal trends, spatial patterns, and biotic interactions. - Journal of Vegetation Science, 21: 717-732.

HANNERZ M., HÅNELL B. (1997): Effects on the flora in Norway spruce forest following clearcutting and shelterwood cutting. - Forest Ecology and Management, 90: 29-49.

HAUGO R.D., HALPERN C. (2010): Tree age and tree species shape positive and negative interactions in a montane meadow. - Botany, 88: 488-499.

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: 49-66.

HLADÍK M. (1993): Hospodárenie v lesoch horských oblastí. - VŠZ, Praha.

HOFGAARD A. (1993a): Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. - Journal of Vegetation Science, 4: 601-608.

HOFGAARD A. (1993b): 50 years of change in a Swedish old-growth *Picea abies* forest. - Journal of Vegetation Science, 4: 773-782.

HOLEKSA J. (2003): Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. - Plant Ecology, 168: 57-67.

HOLEKSA J., ŻYWIEC M. (2005): Spatial pattern of a pioneer tree seedling bank in old-growt European subalpine spruce forest. - Ekológia (Bratislava), 24: 263-276.

HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S., WODKA M. (2007): Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. - European Journal of Forest Research, 126: 303-313.

HRIVŇÁK R., UJHÁZY K. (2005): Changes of the mountain grassland vegetation after abandonment and colonization by Norway spruce. - Ekológia (Bratislava), 24: 231-253.

HUGHES J.W., BECHTEL D.A. (1997): Effect of distance from forest edge on regeneration of red spruce and balsam fir in clearcuts. - Canadian Journal of Forest Resarch, 27: 2088-2096.

HUSOVÁ M., JIRÁSEK J., MORAVEC J. (2002): Přehled vegetace České republiky [Vegetation Survey of the Czech Republic] Svazek 3. Jehličnaté lesy. - Academia, Praha.

CHAPIN F.S., LAWRENCE L.W., FASTIE C.L., SHARMAN L.C. (1994): Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. - Ecological Monographs, 64: 149-175.

CHYTRÝ M. [Ed.] (2007): Vegetace České republiky. 1. Travinná a keříčková vegetace. Vegetation of the Czech Republic. 1. Grassland and heathland vegetation. - Academia, Praha

JAKUBOS B., ROMME W.H. (1993): Invasion of subalpine meadows by lodgepole pine in Yellowstone National Park, Wyoming, U.S.A. - Arctic and Alpine Research, 25: 382-390.

JANDA P., BAČE R., SVOBODA M., STARÝ M. (2010): Věková a prostorová struktura horského smrkového lesa v I. zóně „Trojmezná“ v NP Šumava. - Silva Gabreta, 16: 43-59.

JANDA P. (2012): Historie narušení, věková a prostorová struktura horských smrkových lesů. - ČZU, Praha [Ph.D. Thesis]

JANIŠOVÁ M., HRIVNÁK R., GÖMÖRY D., UJHÁZY K., VALACHOVIČ M., GÖMÖRYOVÁ E., HEGEDÜŠOVÁ K., ŠKODOVÁ I. (2007): Changes in understorey vegetation after Norway spruce colonization of an abandoned grassland. - Annales Botanici Fennici, 44: 256-266.

JELÍNEK J. (2005): Od jihočeských pralesů k hospodářským lesům Šumavy. - Ministerstvo zemědělství ČR, Úsek lesního hospodářství & Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, Brandýs nad Labem.

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.

JONÁŠOVÁ M., MATĚJKOVÁ I. (2007): Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. - Canadian Journal of Forest Research, 37: 1907-1914.

JONÁŠOVÁ M., PRACH K. (2008): The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. - Biological Conservation, 141: 1525-1535.

JONÁŠOVÁ M., VÁVROVÁ E., CUDLÍN P. (2010): Western Carpathian mountain spruce forest after a windthrow: Natural regeneration in cleared and uncleared areas. - Forest Ecology and Management, 259: 1127-1134.

JÖNSSON M.T., FRAVER S., JONSSON B.G. (2009): Forest history and the development of old-growth characteristics in fragmented boreal forests. - Journal of Vegetation Science, 20: 91-106.

KINDLMANN P., MATĚJKA K., DOLEŽAL P. (2012): Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody. - Karolinum, Praha.

KLEČKA A. (1930): Studie o smilkových porostech na pastvinách šumavských. - Sborník Československé akademie zemědělské, 5: 101-138.

KNIBBE B. (2007): PAST4: personal analysis system for treering research, Version 4.2. - SCIEM, Vienna.

KORPEĽ Š. (1989): Pralesy Slovenska. - Veda, Bratislava.

KORPEĽ Š. et al. (1991): Pestovanie lesa. - Príroda, Bratislava.

KOZAK J., NEMECEK J. et al. (2009) : Atlas půd České republiky. - MZe ČR & ČZU, Praha.

KUCBEL S., VENCURIK J., JALOVIAR P., KURIS P. (2008): Analýza štruktúry vo vysokohorskom ochrannom lese nízkých Tatier. - Acta Facultatis Forestalis Zvolen – Slovakia, 2: 57-65.

KULAKOWSKI D., BEBI P. (2004): Range of variability of unmanaged subalpine forests. - Forum für Wissen 2004, pp. 47-54.

KUPFERSCHMID A.D., BUGMANN H. (2005): Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. - Forest Ecology and Management, 205: 251-265.

KUULUVAINEN T., KIMMO S., RISTO K. (1998): Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeaster Europe. - Journal of Vegetation Science, 9: 563-574.

KUULUVAINEN T. (2002): Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. - Silva Fennica, 36: 97-125.

KUULUVAINEN T., KALMARI R. (2003): Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growt forest in southern Finland. - Annales Botanici Fennici, 40: 401-413.

LAMEDICA S., LINGUA E., POPA I., MOTTA R., CARRER M. (2011): Spatial structure in four Norway spruce stands with different management history in the Alps and Carpathians. - Silva Fennica, 45: 865-873.

LEEMANS R. (1991): Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. - Vegetatio, 93: 157-165.

LIU Q., HYTTEBORN H. (1991): Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. - Journal of Vegetation Science, 2: 391-402.

LINDER P., ELFVING B., ZACKRISSON O. (1997): Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. - Forest Ecology and Management, 98: 17-33.

LINGUA E., CHERUBINI P., MOTTA R., NOLA P. (2008): Spatial structure along an altitudinal gradient in the Italian central Alps suggests competition and facilitation among coniferous species. - Journal of Vegetation Science, 19: 425-436.

LORIMER C.G., FRELICH L.E. (1989): A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. - Canadian Journal of Forest Research, 19: 651-663.

MAGEE T.K., ANTOS J.A. (1992): Tree invasion into a mountain-top meadow in the Oregon Coast Range, USA. - Journal of Vegetation Science, 3: 485-494.

MARTAN P. (2009): Šumava – krajina živitelka: lesy Šumavy: krutá daň demokracie 1989–2009. - Fortuna, Praha.

MATĚJKA K. (2009): Nápověda k programu DBreleve / DBreleve program help. - URL: http://www.infodatasys.cz/software/hlp_dbreleve/dbreleve.htm

MATĚJKA K. (2011): Bezzásahový les na Šumavě aneb jak lze též pracovat s informacemi. - URL: http://www.infodatasys.cz/sumava/recenze_Vicena2011.pdf

MAYER A.C., STÖCKLI V., KONOLD W., KREUZER M. (2006): Influence of cattle stocking rate on browsing of Norway spruce in subalpine wood pastures. - Agroforesry Systems, 66: 143-149.

MCCARTHY J. (2001): Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. - Environmental Reviews, 9: 1-59.

MILLER E.A., HALPERN C.B. (1998): Effects of environment and grazing disturbance on tree establishment in meadows of the central Cascade Range, Oregon, USA. - Journal of Vegetation Science, 9: 265-282.

MINISTR J. (1963): Historický průzkum lesů jednotného hospodářského celku Kašperské hory I. a II (část). - ÚHÚL Zvolen, pobočka Plzeň.

MÍCHAL I. (1983): Dynamika přírodního lesa I-VI. - Živa, XXXI: 8-13, 48-53, 85-88, 128-133, 163-168, 233-238.

MÍCHAL I., PETŘÍČEK V. (1999): Péče o chráněná území. 2, Lesní společenstva. - AOPK ČR, Praha.

NIKLASSON M. (2002): A comparison of three age determination methods for suppressed Norway spruce. Implications for age structure analysis. - Forest Ecology and Management, 161: 279-288.

MODRZYŃSKI J. (2007): Outline of Ecology. In: Tjoelker M. G., Boratyński A., Bugała W. (Eds), Biology and Ecology of Norway spruce. - Springer, pp. 195-253

MORAN P.A.P. (1950): Notes on continuous stochastic phenomena. - Biometrika, 37: 17-23.

MORAVEC J. et al. (1994): Fytocenologie. - Academia, Praha.

MOTTA R., NOLA P., PIUSSI P. (1999): Structure and stand development in three subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Panaveggio (Trento, Italy). - Global Ecology and Biogeography, 8: 455-471.

MOTTA R., NOLA P., PIUSSI P. (2002): Long-term investigations in a strict forest reserve in the eastern Italian Alps: spatio-temporal origin and development in two multi-layered subalpine stands. - Journal of Ecology, 90: 495-507.

MOTTA R. (2003): Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. - Forest Ecology and Management, 181: 139-150.

MUSIL I., HAMERNÍK J. (2007): Jehličnaté dřeviny. - Academia, Praha.

NEUHÄUSLOVÁ Z., MORAVEC J. (1998): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky [Map of potential natural vegetation of the Czech Republic]. - Academia, Praha.

ODUM E.P. (1977): Základy ekologie [Fundaments of Ecology]. - Academia, Praha.

OLIVER C.D. (1981): Forest development in North America following major disturbances. - Forest Ecology and Management, 3: 153-168.

PALVIAINEN M., FINÉR L., MANNERKOSKI H., PIIRAINEN S., STARR M. (2005) : Responses of ground vegetation species to clear-cutting in a boreal forest: aboveground biomass and nutrient contents during the first 7 years. - Ecological Research, 20: 652-660.

PANAYOTOV M., KULAKOWSKI D., LARANJEIRO DOS SANTOS L., BEBI P. (2011): Wind disturbances shape old Norway spruce-dominated forest in Bulgaria. - Forest Ecology and Management, 262: 470-481.

PEET K.R., CHRISTENSEN N.L. (1987): Competition and tree death. - BioScience, 37: 586-595.

PETRÁŠ R., PAJTÍK J. (1991): Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. - Lesnícky časopis, 37(1): 49-56.

PICKETT S.T.A., CADENASSO M.L. (2005): Vegetation dynamics, in: Van der Maarel E. (Eds.), Vegetation Ecology. - Blackwell Publishing, Malden, pp. 172-198.

PLÍVA K., ŽLÁBEK I. (1986): Přírodní lesní oblasti ČSR. - SZN, Praha.

POLENO Z., VACEK S. et al. (2007): Pěstování lesů I. Ekologické základy pěstování lesů. - Lesnická práce, Kostelec n. Č. l.

PRACH K. (1994): Succession of woody species in derelict sites in Central Europe. - Ecological Engineering, 3: 49-56.

PRACH K., LEPŠ J., MICHÁLEK J. (1996): Establishment of *Picea abies* seedlings in a central European mountain grassland: an experimental study. - Journal of Vegetation Science, 7: 681-684.

PRACH K., JONÁŠOVÁ M. (2005): Jak by měl vypadat přirozený smrkový les a jeho dynamika. - Šumava, 2005/3: 6-8.

PRACH K., BASTL M., KONVALINKOVÁ P., KOVÁŘ P., NOVÁK J., PYŠEK P., ŘEHOUNKOVÁ K., SÁDLO J. (2008): Sukcese vegetace na antropogenních stanovištích v České republice – přehled dominantních druhů. - Příroda, 26: 5-26.

PRŮŠA E. (1976): Prales Bílá Opava [Virgin forest Bílá Opava]. - Lesnictví, 22: 37-55.

PRETZSCH H. (2009): Forest Dynamics, Growth and Yield. - Springer, Berlin, Heidelberg.

R CORE TEAM (2013): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. - URL: http://www.R-project.org

RIPLEY B.D. (1977): Modelling spatial patterns (with discussion). - Journal of the Royal Statistical Society, Series B, 39: 172-212.

SANIGA M. (2007): Pestovanie lesa. - Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícká fakulta, Zvolen.

SHOROHOVA E., FEDORCHUK V., KUZNETSOVA M., SHVEDOVA O. (2008): Wind-induced successional changes in pristine boreal *Picea abies* forests stands: evidence from long-term permanent plot records. - Forestry, 81: 335-359.

SHOROHOVA E., KUULUVAINEN T., KANGUR A., JÕGISTE K. (2009): Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forest: a review with special reference to Russian studies. - Annals of Forest Science, 66: 201-220.

SCHMIDT-VOGT H. (1991): Die Fichte. Band 2/3, Waldbau – Ökosysteme – Urwald – Wirtschaftswald – Ernährung – Düngung – Ausblick. - Paul Parey, Hamburg.

SITKO I., TROLL M. (2008): Timberline changes in relation to summer farming in the Western Chornohora (Ukrainian Carpathians). - Mountain Research and Development, 28: 263-271.

SKUHRAVÝ V. (2002): Lýkožrout smrkový *Ips typographus* (L.) a jeho kalamity. - Agrospoj, Praha.

SMIT C., BÉGUIN D., BUTTLER A., MÜLLER-SCHÄRER H. (2005): Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistence? - Jornal of Vegetation Science, 16: 209-214.

SPLECHTNA B.E., GRATZER G., BLACK B.A. (2005): Disturbance history of a European oldgrowth mixed-species forest – a spatial dendro-ecological analysis. - Journal of Vegetation Science, 16: 511-522.

STOYAN D., STOYAN H. (1994): Fractals, random shapes and point fields: methods of geometrical statistics. - John Wiley and Sons.

SVENSSON J.S., JEGLUM J.K. (2001): Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline. - Forest Ecology and Management, 151: 67-79.

SVOBODA P. (1952): Život lesa. - Brázda, Praha.

SVOBODA M. (2005): Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezné ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. - Silva Gabreta, 11: 43-62.

SVOBODA M. (2008): Efekt disturbancí na dynamiku horského lesa s převahou smrku ve střední Evropě: jakou roli hraje vítr a kůrovec? - Ochrana přírody, 1: 31-33.

SVOBODA M., POUSTKA 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., ZENÁHLÍKOVÁ J. (2009): Historický vývoj a současný stav lesa v NP Šumava kolem „Kalamitní svážnice“ v oblasti Trojmezné. - Příroda, Praha, 28: 71-122.

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., JANDA P., NAGEL T.A., FRAVER S., REJZEK J., BAČE R. (2012): Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. - Journal of Vegetation Science, 23: 86-97.

ŠTÍCHA V., MATĚJKA K., BÍLEK L., MALÍK K., VACEK S. (2013): Obnova smrkového lesa po gradaci lýkožrouta v Národním parku Šumava. - Zprávy lesnického výzkumu, 58: 131-137.

TANSLEY A.G. (1935): The use and abuse of vegetational concepts and terms. - Ecology, 16: 284-307

TASSER E., WALDE J., TAPPEINER U., TEUTSCH A., NOGGLER W. (2007): Land-use changes and natural reforestation in the Eastern Central Alps. - Agriculture, Ecosystems and Environment, 118: 115-129.

THOMAS P.A., PACKHAM J.R. (2007): Ecology of woodlands and forests. Description, dynamics and diversity. - Cambridge University Press, Cambridge etc.

THOMASIUS H. (1995): Geschichte, Anliegen und Wege des Waldumbaus in Sachsen: erweiterte Fassung eines Vortrages anläßlich der von der Sächsischen Landesanstalt für Forsten Graupa am 16.11.1995 in Dresden-Pillnitz veranstalteten Tagung über "Waldbau in Sachsen". Freistaat Sachsen. - Staatsministerium für Landwirtschaft, Ernährung und Forsten, Dresden

TOLASZ R. et al. (2007): Atlas podnebí Česka [Climate atlas of Czechia]. - ČHMÚ Praha & UPOL, Olomouc.

UJHÁZY K. (2003): Sekundárna sukcesia na opustených lúkách a pasienkov Poľany. - Vedecké štúdie 7/2003/A, Technická univerzita vo Zvolene, Zvolen.

ULBRICHOVÁ I., REMEŠ J., ZAHRADNÍK D. (2006): Development of the spruce natural regeneration on mountain sites in the Šumava Mts. - Journal of Forest Science, 52: 446-456.

UOTILA A., KOUKI J. (2005): Understorey vegetation in spruce-dominated forests in eastern Finland and Russian Karelia: Successional patterns after anthropogenic and natural disturbances. - Forest Ecology and Management, 215: 113-137.

VACEK S. (1981): Věková struktura autochtonní smrčiny v Krkonoších. - Lesnictví, 27: 213-225.

VACEK S. (1990): Analýza autochtonních smrkových populací na Strmé stráni v Krkonoších. - Opera Corcontica, 27: 59-103.

VACEK S., BASTL M., LEPŠ J. (1999): Vegetation changes in forests of the Krkonoše Mts. over a period of air pollution stress (1980-1995). - Plant Ecology, 143: 1-11.

VACEK S., KREJČÍ F., MATĚJKA K., PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., ULBRICHOVÁ I., ZATLOUKAL V., SIMON J., MINX T., JANKOVSKÝ L., TURČÁNI M., LEPŠOVÁ A., STARÝ J., VIEWEGH J., BEDNAŘÍK J., MALÍK K., BÍLEK L., ŠTÍCHA V., SEMELOVÁ V., VOKOUN J., MIKESKA M., PRAUSOVÁ R., EŠNEROVÁ J., MÁNEK J., KUČERA A., VOJTĚCH O., JAKUŠ R., KOZEL J., MALÍK V., VOJTÍŠEK R., BALÁŠ M. (2009): Lesní ekosystémy v Národním parku Šumava [Forest ecosystems in the National park of the Šumava Mts.]. - Lesnická práce, Kostelec n. Č. l.

VACEK S., VACEK Z., BÍLEK L., NOSKOVÁ I., SCHWARZ O. (2010): Structure and development of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. - Journal of Forest Science, 56: 518-530.

VANDENBERGHE C., FRELÉCHOUX F., GADALLAH F., BUTTLER A. (2006): Competitive effect of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? - Journal of Vegetation Science, 17: 481-488.

VICENA I. (2011): Bezzásadový les na Šumavě na příkladu Židovského lesa. Vznik, historie, budoucnost a poučení. - Fortuna, Praha.

VICENA I. (2013): Úvahy o bezzásahovém lese na Šumavě. - Lesnická práce, 8: 527-529.

VORČÁK J., MERGANIČ J., SANIGA M. (2006): Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. - Journal of Forest Science, 52: 399-409.

VRŠKA T., HORT L. (2003): Terminologie pro lesy v chráněných územích. - Lesnická práce, 11: 585-587.

WARD J.H. (1963): Hierarchical grouping to optimize an objective function. - Journal of the American Statistical Association, 58(301): 236-244.

WALLENIUS T. (2002): Forest age distribution and traces of past fires in a natural boreal landscape dominated by Picea abies. - Silva Fennica, 36: 201-211.

WHITTAKER R.H. (1953): A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. - Ecological Monographs, 23: 41-78.

YAMAGUCHI D.K. (1991): A simple method for cross-dating increment cores from living trees. - Canadian Journal of Forest Research, 21: 414-416.

YAMAMOTO S.-I. (2000): Forest gap dynamics and tree regeneration. - Journal of Forest. Research, 5: 223-229.

ZAHRADNÍK D., VACEK S., BÍLEK L., NOSKOVÁ I., VACEK Z. (2010): Horizontal structure of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. and its development. - Journal of Forest Science, 56: 531-540.

ZATLOUKAL V., KADERA J., ČERNÁ J., PŘÍLEPKOVÁ S. (2001): Předběžné vyhodnocení stavu a vývoje přirozené obnovy v NP Šumava v prostoru Mokrůvka – Špičník – Březnická hájenka. In: Mánek J. (Ed.), Aktuality šumavského výzkumu. Sborník z konference. Srní, 2.–4. dubna 2001. - Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk, pp. 95-99.

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 Trojmezné v Národním parku Šumava. - Silva Gabreta, 17: 37-54.

ZIELONKA T. (2006): When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? - Journal of Vegetation Science, 17: 739-746.

ZIELONKA T., MALCHER P. (2009): The dynamics of a mountain mixed forest under wind disturbances in the Tatra Mountains, central Europe – a dendroecological reconstruction. - Canadian Journal of Forest Research, 39: 2215-2223.

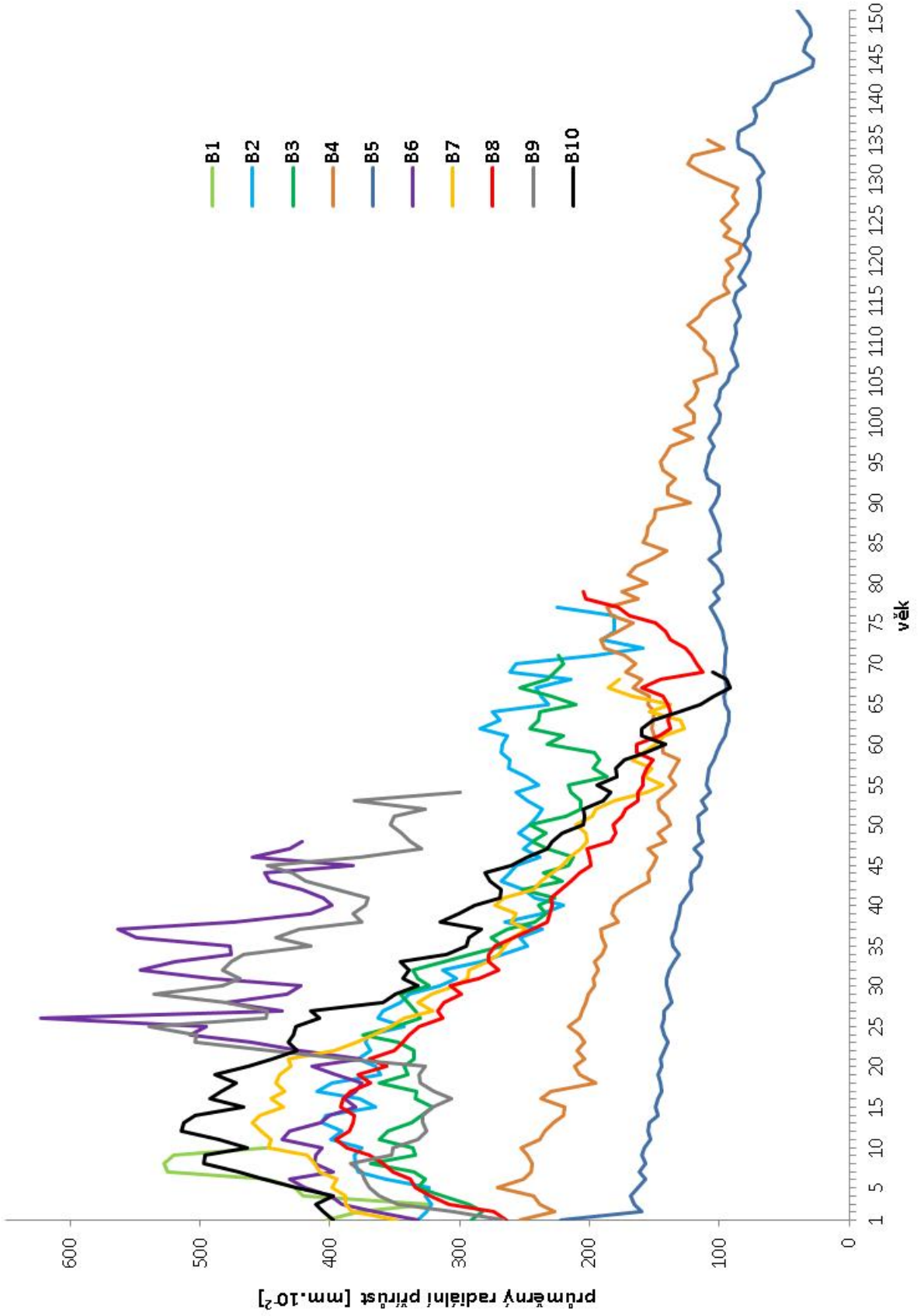
ZIELONKA T., HOLEKSA J., FLEISCHER P., KAPUSTKA P. (2010): A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. - Journal of Vegetation Science, 21: 31-42.

Příloha 1. Přepis popisu porostů v zájmovém území z LHP platného od roku 1959.

označení	plocha [ha]	věk	zakmenění	zásoba [m^3/ha]	popis porostu	plán hospodářských opatření
1aI	1.1	145	5	125	Jednotlivě a v malých skupinkách přestárlá kmenovina horší jakosti, špatně vyvětvená	
1aII	0.27	30	5		Podrost z přirozeného zmlazení.	
1b	9.3	89-109	6	143	Nepravidelná, nevyčištěná nastávající kmenovina, vlivem silně zamokřelého stanoviště spatného charakteru. V SV části při okraji poněkud starší skupina.	
1c	2.15	-	-	-	Klečový porost na slati, s jednotlivě vtroušeným smrkem	
1d	26.8	-	-	-	Silně zatravnatělá plocha, porostlá jednotlivě a ve skupinkách hluboko zavětveným smrkem z nárostu.	Koncem decenia provést přípravu půdy a v příštím deceniu zalesnit.
1e	16.67	-	-	-	Silně zatravnatělá plocha s jednotlivým a skupinkovitým smrkem různého stáří, ojedinělé zbytky starých jedinců.	Koncem decenia provést přípravu půdy a v příštím deceniu zalesnit.
1f	1.57	79	7	144	Nepravidelná, tloušťkově rozdílná tyčovina, pěstebně zanedbaná na zamokřelém stanovišti. Dosti uhynulého a netvárného materiálu.	
1g	38.27	59	6	67	Špatná tyčkovina na velmi zamokřelém stanovišti, místy značně prořídlá, nepravidelná ve vzrůstu a zakmenění.	
1h	0.6	-	-	-	Slať porostlá klečí a netvárným smrkem.	
1i	14.96	30-40	5	-	Velmi nepravidelná, značně prořídlá mlazina až tyčkovina z náletu, hluboko zavětvená na značně zamokřelém stanovišti.	Sušší místa doplnit silnými sazenicemi smrku.
1j	6.23	44	6	21	Nepravidelná tyčkovina z náletu, místy značně prosvětlená, vlivem stanoviště špatná.	
1k	0.56	109	7	174	Nastávající kmenovina na zamokřelém stanovišti špatného charakteru, nepravidelná ve vzrůstu, místy prořídlá.	
1l	4.52	74	8	150	Nepravidelná tyčovina až jednotlivě nastávající kmenovina, u potoka poněkud lepší. Silně zamokřelá	
1m	3.62	25-35	5		Nepravidelná mlazina jednotlivě a ve skupinách, pomístně značně prořídlá, místy na zamokřelém stanovišti.	Doplnit silnými sazenicemi smrku.
1n	1.61	44	5	18	Řídká, slabá tyčkovina na zamokřelém stanovišti, špatného vzrůstu, nepěstěná.	
1o	0.99	129	6	150	Nepravidelná, tloušťkově i výškově značně rozdílná mýtná kmenovina, místy prořídlá, špatně vyčištěná.	
1p	1.12	20-30	5		Výškově rozdílná, hluboko zavětvená mlazina s jednotlivými předrostky, řídká, mezery zabuřenělé.	Doplnit silnými sazenicemi smrku.
2a	4.93	74	6	112	Velmi nepravidelná, pěstebně zanedbaná tyčovina na silně zamokřelém stanovišti, zejména v jižní části. Dosti uhynulého a netvárného materiálu.	
2b	1.69	-	-	-	Na silně zamokřelém a zatravnatělém stanovišti smrky různého stáří, hluboce zavětvené.	Zalesnit sadbou silných sazenic olše, smrku, chránit před buření.

označení	plocha [ha]	věk	zakmenění	zásoba [m^3/ha]	popis porostu	plán hospodářských opatření
2c	3.72	49	7	41	Slabá, nepěstěná, místy prolomená a krnící tyčovina na zamokřelém stanovišti, zejména v jižní části.	
2d	5.78	119	8	200	Nepravidelná, místy prolomená, místy přehoustlá kmenovina, vlivem zamokřelého stanoviště krnící.	
2e	3.24	69	5	82	Velmi nepravidelný, značně prořídlý porost na zamokřelém, zabuřenělém stanovišti. Místy starší, předrostlí jedinci. V jihovýchodní části skupina mýtné kmenoviny.	
2fI	1.6	99	10	300	Jednotlivě a ve skupinách mýtná kmenovina.	
2fII	1.07	15-30	6		Skupinovitý mladý podrost z přirozeného zmlazení.	
2g	10.84	39	5	-	Velmi nepravidelný, značně prořídlý porost z náletu jednotlivě a ve skupinách po ploše. Místy zamokřelé.	Větší mezery zalesnit silnými sazenicemi smrku. Důsledné ošetření.
2h	9.26	44	7	24	Hustší, nepravidelné skupiny slabé tyčkoviny z náletu, místy dosud nezapojené.	
2i	56.05	-	-	-	Silně zatravnatělá plocha, porostlá jednotlivě a v malých skupinkách smrkem z nárostu.	Zalesnit sadbou silnými sazenicemi smrku, do zástinu buk. Důsledně provádět ošetření.
2j	3.63	69	8	168	Nepravidelná, pěstebně zanedbaná tyčovina až jednotlivě nastávající kmenovina, částečně ze sadby, tloušťkově i výškově rozrůzněná. Dosti uhynulého materiálu.	
2kI	1.35	109	10	249	Mýtná kmenovina, horší jakosti hluboko zavětvená, jednotlivě a ve skupinkách po celé ploše.	
2kII	1.36	65-75	10	170	Tyčovina z nárostu, pěstebně silně zanedbaná, místy přehoustlá.	
2l	5.92	-	-	-	Téměř plně zapojená slať.	
2m	1.12	-	-	-	Mýtná kmenovina špatného výškového přírůstu, střední jakosti, spádná, hluboko zavětvená, místy prolomená. Ve větších mezerách a ojediněle v podrostu nárost mladého smrku.	
3a	1.98	109	7	174	Velmi nepravidelná, tloušťkově a výškově rozdílná nastávající kmenovina, pěstebně zanedbaná, místy hustá, místy prořídlá. Celkově špatný charakter.	
3c	79.77	30-40	-	-	Převážně silně zatravnatělá holina s jednotlivě nalétnutým smrkem. Pomístně po ploše poněkud hustší skupinky.	Určeno k zalesnění v dalších decéniích.
4a	1.9	109	8	249	Tloušťkově rozdílná, pěstebně zanedbaná, nastávající kmenovina, místy slabší, hustší. V západní části u průseku prolomený kotlík.	Kotlík vysázet silnými sazenicemi smrku.
4b	26.11	20-30	-	-	Silně zatravnatělá plocha s jednotlivým smrkovým nárostem, který je v jižní části hustší. Ojedinělé starší skupinky.	Zalesnit sadbou smrku, buku, jedle, chránit před buření.

označení	plocha [ha]	věk	zakmenění	zásoba [m^3/ha]	popis porostu	plán hospodářských opatření
5a	1.94	99	7	210	Nastávající kmenovina, tloušťkově rozdílná, při potoce poněkud lepší, místy prosvětlená.	Nahodilá těžba.
5b	2.14	104	9	384	Mýtná kmenovina, ve střední části poněkud slabší, při potoce jednotlivě starší jedinci dobré kvality.	Nahodilá těžba.
5c	1.81	84	6	191	Poměrně řídký porost na svahu k potoku. Při potoce poněkud lepší kvality.	
5d	6.34	89-99	8	272	Nastávající až jednotlivě mýtná kmenovina, místy slabě prolomená, zejména v západní části. Při potoce poněkud lepší. Místy souše.	Nahodilá těžba.
5e	1.23	5-15	-	-	Kultura ze sadby, částečně, zejména v Z části z náletu. Ve východní části místy ještě holina.	Doplnit silnými sazenicemi smrku.
5f	28.56	-	-	-	Silně zabuřenělá plocha, řídce ojediněle nalétnutá smrkem, V jihozápadní a západní části skupinky starších předrostů.	Zalesnit silnými sazenicemi smrku, do zástinu buk.
6a	1.8	89	7	232	Nastávající až mýtná kmenovina, pěstebně zanedbaná, horší jakosti, větevnatá, dosti souší. Ve východní části při potoce poněkud kvalitnější.	Nahodilá těžba, vybrat souše.
6b	3.86	15-25	-	-	Velmi řídce porostlé jednotlivě a v malých skupinkách výškově rozdílným smrkem.	Zalesnit silnými sazenicemi smrku, do zástinu buk.
7a	12.02	16-25	-	-	Velmi řídce porostlá plocha jednotlivě a v malých skupinkách výškově značně rozdílným smrkem.	Zalesnit v příštím deceniu.
8a	12.26	15-25	-	-	Silně zabuřenělá plocha, porostlá jednotlivě a ve skupinkách výškově rozdílným smrkem.	Zalesnit v příštím deceniu.
9a	13.72	20-30	-	-	Silně zatravnatělá plocha, porostlá jednotlivě a ve skupinách smrkem z náletu.	Koncem decenia příprava půdy, zalesnit v příštím deceniu.



Příloha 2. Průměrný radiální přírůst na výzkumných plochách v závislosti na věku. Křivka byla zprava zkrácena, pokud počet vzorků klesl pod 5.