

MNOŽSTVÍ A VÝŠKOVÁ STRUKTURA ODROSTLÉHO ZMLAZENÍ V HORSKÉM SMRKOVÉM LESE HRUBÉHO JESENÍKU

DENSITY AND HEIGHT STRUCTURE OF THE ADVANCED REGENERATION IN MOUNTAIN SPRUCE FOREST IN THE HRUBÝ JESENÍK MTS., CZECH REPUBLIC

MIROSLAV HAVIRA ✉ - RADEK BAČE - VOJTĚCH ČADA - MIROSLAV SVOBODA

Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Kamýcká 1176, 165 21 Praha 6 - Suchbátka, Czech Republic

✉ e-mail: miroslav.havira@gmail.com

ABSTRACT

Large-scale disturbances such as windthrows and bark beetle outbreaks influenced recently extensive areas of the mountain spruce forests in Central Europe. Currently, there are concerns about the forest management in relation to the ability of their recovery and resilience, in the conservation areas especially. The purpose of this study was to quantify the amount and height structure of the advanced regeneration (>0.5 m in height and <10 cm in diameter) potentially surviving the severe wind or bark-beetle disturbance in the natural mountain spruce forest in the Hrubý Jeseník Mts. (Czech Republic). We also tested the relationship of spruce regeneration with stand structure and physiographic factors. We collected data at 27 circular 1000 m² plots. The trees were divided into three height categories. On 93% (25) of plots we found a sufficient number (i.e. more than 250 individuals per ha) of advanced regeneration needed for maintaining the continuity of the forest (excluding seedlings below 0.5 m height). We recorded more than 1000 individuals of advanced regeneration per ha on 44% of plots, and less than 250 individuals per ha were recorded only on 7% (2) of plots. The abundance of the advanced regeneration shows a high spatial variability, thus indicating a wide future variability of stand structural forms after potential disturbance. Abundance of the Norway spruce regeneration significantly increased with increasing basal area of snags and diameter of dead trees. Spruce trees higher than 2.5 m were more abundant at lower elevations and on steeper slopes. We confirmed that the dying trees are forming microhabitats important for tree regeneration and forest resilience generally. Even after severe disturbance, the continuity of mountain spruce forest is secure in the study area. The heterogeneous height structure of advanced regeneration also ensures the continuity of heterogeneous stand structures including the presence of relatively larger vigorous trees (10–25 cm in diameter) that can partly survive the potential disturbance and quickly recover the presence of mature trees in the forest.

Klíčová slova: disturbance, management lesa, přežívání, struktura lesa, obnova, resilience, *Picea abies*, Hrubý Jeseník

Key words: disturbance, forest management, survival, forest structure, regeneration, resilience, *Picea abies*, Czech Republic

ÚVOD

Velká narušení v podobě vichřic a gradací lýkožrouta smrkového v posledních desetiletích pozměnily horské lesy ve střední Evropě zásadním způsobem (SCHELHAAS et al. 2003; RAFFA et al. 2008). Hlavním důvodem je přirozená fluktuace výskytu narušení. Pokud v minulosti došlo k silné disturbanci, zpravidla následuje časová perioda bez silnějších narušení (ČADA et al. 2016). To poukazuje na skutečnost, že jedním z důvodů rozsáhlých disturbancí v posledních letech je nedostatek silnějších disturbancí v nedávné minulosti (LAUSCH et al. 2013). Současná situace je umocněna probíhajícími klimatickými změnami, které mají za následek lepší kondici podkorního hmyzu a naopak oslabení smrkových porostů (MARINI et al. 2012). Dalším potenciálním faktorem je management lesů v minulosti, prostřednictvím kterého docházelo k potlačování menších disturbancí, zvýšení podílu dospělých porostů v krajinném měřítku, a tím k vyšší predis-

pozici na narušení na rozsáhlých plochách (RAFFA et al. 2008; SEIDL et al. 2011). Častější výskyt poměrně rozsáhlých disturbancí (RAFFA et al. 2008) nutí k zamyšlení nad jejich dalším managementem. Proto se současný výzkum soustředí na to, zda se narušené ekosystémy obnoví (SCHÖNENBERGER 2002), či dojde ke ztrátám starých pralesovitých porostů a s nimi souvisejícímu poklesu druhové rozmanitosti (SWANSON et al. 2011). Bývá také diskutována otázka narušení některých ekosystémových služeb a funkcí lesů, např. funkce protierozní nebo vázání uhlíku v ekosystému (RAFFA et al. 2008; SCHUCK, SCHELHAAS 2013) a v neposlední řadě možné ekonomické dopady (LINDENMAYER et al. 2008).

Na druhé straně zjištění, že přirozená narušení jsou důležitým nástrojem obnovy a ochrany biodiverzity přirozených ekosystémů, znamenalo důležitý posun mezi ekology v průběhu 20. století (BENGTSSON et al. 2000). Přirozené disturbance představují klíčový faktor

určující dynamiku lesních ekosystémů (FRELICH 2002), generují nové prostředí ve formě tzv. biologického dědictví (FRANKLIN et al. 2007) mající nezastupitelnou roli jednak ve formování prostorové struktury lesa (WILD et al. 2014; BAČE et al. 2015) a jednak při zachování biologické rozmanitosti lesů (MÜLLER et al. 2010; LEHNERT et al. 2013; WINTER et al. 2015a).

Přirozené horské smrkové lesy Hrubého Jeseníku reprezentují jedny z nejzachovalejších ekosystémů tohoto typu v rámci ČR i střední Evropy. Způsob vzniku, převažující přirozená obnova a následný poměrně dlouhodobý nerušený vývoj umožnily vzniknout řadě pralesovitých charakteristik (ČADA, SVOBODA 2012). V důsledku značného plošného podílu starých porostů a zvyšující se frekvence přirozených narušení v posledních desetiletích nelze vyloučit rozsáhlou disturbanční ani v nejvyšších partiích Hrubého Jeseníku. Není až tak podstatné, který faktor bude primárně zodpovědný za iniciaci rozpadu horního stromového patra, protože s ohledem na jejich současný stav lze v každém případě předpokládat gradaci lýkožrouta smrkového (ČADA, SVOBODA 2012). Jedním z iniciátorů rozpadu porostů může být vichřice, jež způsobí nahromadění dostatečného množství materiálu pro reprodukci podkorního hmyzu (CHRISTIANSEN, BAKKE 1988). Další příčinou gradace může být zvýšená frekvence suchých period (MARINI et al. 2012) a následné oslabení porostů, které bude umocněno jejich poměrně vysokým stářím (SEIDL et al. 2011).

Pokud ke gradaci lýkožrouta smrkového reálně dojde, vývoj lesního ekosystému po disturbanční bude primárně předurčen veškerými přeživšími stromy a částečně obnovou vzniklou po narušení, nicméně zásadní je obnova vzniklá před disturbanční (RAMMIG et al. 2006; ŻYWIEC, LEDWOŃ 2008; JONÁŠOVÁ et al. 2010; BAČE et al. 2015). Obecně, každý průběh gradace je ovlivňován kombinací biotických, abiotických a topografických faktorů (WERMELINGER 2004), přičemž se jejich význam v jednotlivých fázích gradace mění (LAUSCH et al. 2011; MEZEI et al. 2014; SPROULL et al. 2015). Spodní hranice mortality smrku v případě gradace lýkožrouta smrkového bude záviset od průběhu gradace, zejména v její poslední fázi. V této fázi začíná lýkožrout atakovat v důsledku snížení potravních zdrojů a současně při vysoké populační hustotě pro něj méně atraktivní stromy. Tento stav do značné míry určuje, které stromy mají šanci gradaci přežít (MEZEI et al. 2014; NIKOLOV et al. 2014; SPROULL et al. 2015). V souvislosti se změnami v lesních ekosystémech je také diskutována jejich resilience (WINTER et al. 2015b). Koncept resilience je definován schopností ekosystému vyrovnat se se změnami v důsledku přírodních (vichřice, klimatické změny) nebo antropogenních (exploatační těžby, kyselá depozice) faktorů. Nejvýznamnějším činitelem jsou antropogenní faktory, které mohou schopnost resilience lesního ekosystému značně ovlivnit. Lidskými aktivitami – umělými disturbancemi – může být resilience snížena, nebo zcela ztracena (MORI 2011). Pokud by byla resilience snižována postupně (kumulativně) nebo silným vlivem najednou, již slabší disturbance, jakou by za jiných okolností byl ekosystém schopen tolerovat a vyrovnat se s ní, povede k neočekávané náhlé změně (MORI 2011). Jedním z klíčových prvků schopnosti resilience lesního ekosystému je právě obnova vzniklá před disturbanční (WINTER et al. 2015b).

BAČE et al. (2015) ve své studii z lokality Trojmezna na Šumavě uvádí hranici přežití gradace lýkožrouta smrkového ve výškovém rozpětí 2–8 m, přičemž výčetní tloušťka nepřesahovala 10 cm. V průběhu gradace v Tatrách byla detekována spodní hranice – minimální poškození smrků se střední výškou do 10 m a výčetní tloušťkou do 25 cm (NIKOLOV et al. 2011; SPROULL et al. 2015). Naše studie počítá s hranicí přežití potenciální disturbance s obnovou vyšší než 2,5 m, přičemž výčetní tloušťka nepřesahuje 10 cm. Na toto odrostlé zmlazení se můžeme dívat jako na překlenovací dřevinnou složku mezi dvěma generacemi lesa, která zmírňuje efekt náhlé změny podmínek (vytváří zastíněná mikrostanoviště), protože náhlým otevřením zápoje zpravidla dochází k rozvoji přízemní vegetace a omezování nově vznikající přirozené obnovy (SWANSON et al. 2011). Odrostlé zmlazení má oproti

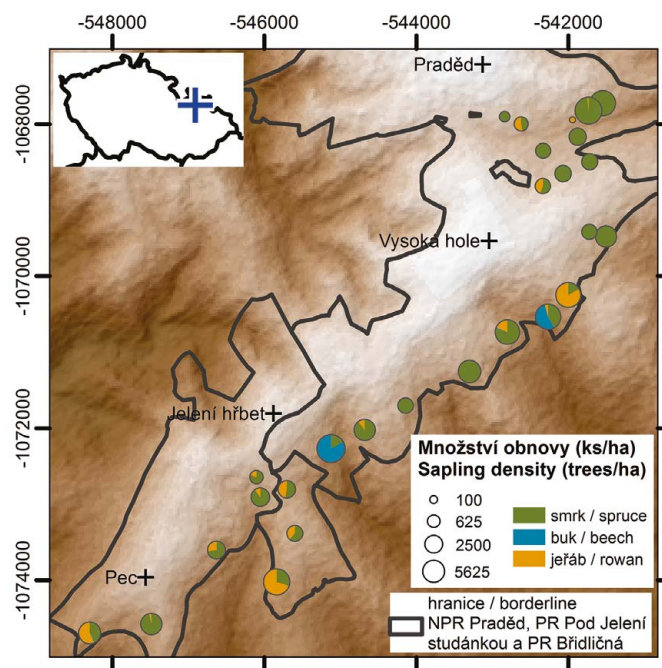
zmlazení nižších výškových tříd výrazně menší mortalitu (HANSSEN 2003). Proto v porostech, kde se odrostlé zmlazení vyskytuje, tvoří později dominantní složku obnovujících se porostů. Diverzifikované prostorové rozmístění odrostlé obnovy je základním iniciačním faktorem diverzifikované struktury budoucího porostu (TURNER et al. 1999; BAČE et al. 2015).

Za současných klimatických a porostních podmínek nelze v horských smrčinách Hrubého Jeseníku (v oblasti rezervací primárně zaměřených na ochranu přírody) vyloučit výskyt intenzivní větrné nebo hmyzí disturbance. Je tedy legitimní ptát se, jaký je potenciál obnovy a resilience lesního ekosystému po narušení. Cílem této práce je proto (i) kvantifikovat množství potenciálně přeživších stromů v případě odumření horního stromového patra, (ii) popsat jejich výškovou strukturu a (iii) objasnit závislost množství obnovy smrku na struktuře porostu a fyziografických faktorech.

MATERIÁL A METODIKA

Studované území

Studijní lokalita, tj. maloplošná zvláště chráněná území NPR Praděd, PR Pod Jelení studánkou a PR Břidličná (obr. 1), se nachází v centrální části Hrubého Jeseníku v chráněné krajinné oblasti Jeseníky. Území spadá do Jesenické geomorfologické oblasti, jejímž nejvyšším vrcholem je Praděd (1491 m n. m.) (DEMEK, MACKOVČIN 2006). Průměrný roční úhrn srážek je přibližně 1400 mm (BEDNÁŘ 1973), průměrná



Obr. 1.

Mapka zobrazující studijní oblast v CHKO Jeseníky, pozice jednotlivých ploch, množství (proporčně velikosti kroužku s odmocninovou transformací) a druhové složení odrostlé obnovy vyšší než 0,5 m a menší než 10 cm DBH

Fig. 1.

Map of the study area in the Hrubý Jeseník Mts., positions of individual plots, density (proportional to the size of the circle with a square-root transformation) and species composition of advanced regeneration between 0.5 m in height and 10 cm in diameter

roční teplota vzduchu dosahuje 3 °C (BANAŠ et al. 2001). Převládající větry přicházejí především ze západu, dále jihozápadu a severovýchodu (BEDNÁŘ 1973). Celé území spadá do přírodní lesní oblasti (PLO) 27 – Hrubý Jeseník.

Současná vegetace lokality v podstatě odpovídá potenciální přirozené vegetaci, plošně největší zastoupení mají horské třtinové smrčiny as. *Calamagrostio villosae-Piceetum abietis* Schlüter 1966, které tvoří pás lesa od cca 1000 do 1350 m n. m. Na vlhčích místech na svazích s déle ležící sněhovou pokrývkou, zejména na konkávních tvarech reliéfu v závěrech údolí a v okolí prameništ se vyskytují horské papratkové smrčiny as. *Athyrio distentifolii-Piceetum abietis* Hartmann, in: Hartmann et Jahn 1967, na trvale zamokřených místech maloplošně vlhké rohové smrčiny as. *Soldanello montanae-Piceetum abietis* Volk in Br.–Bl. et al. 1939, v okrajových částech vrchovišť rašelinné smrčiny as. *Vaccinio uliginosi-Piceetum abietis* Schubert 1972 (NEUHÄUSLOVÁ et al. 2001). Z hlediska lesnické typologie se jedná o soubory lesních typů 8Z, 8S, 8K, 8N, 8V, 9Z. Ve stromovém patře dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*), vtroušeně se vyskytuje javor klen (*Acer pseudoplatanus*), jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) a na jižních svazích lokálně buk lesní (*Fagus sylvatica*).

Lesní porosty jsou zařazené převážně do stupně přirozenosti kategorie C „příroda blízké“ (VRŠKA, HORT 2003). Ve studované oblasti se díky poměrně dlouhodobému nerušenému vývoji vyvinula řada unikátních pralesovitých charakteristik a struktur typická pro pralesy s celou řadou vzácných druhů. Věk přesahující 200–250 let (několik stromů starších 350 let, nejstarší dokonce více než 400 let) zajišťuje kontinuitu původních populací smrku. I přes tyto atributy se nejedná o nedotčené pralesy, protože území bylo v minulosti ovlivněno antropogenními faktory různé intenzity. S intenzivnějším hospodářským využíváním lesů v širším okolí se započalo pravděpodobně na počátku 17. století při rozvoji místních železáren. V některých porostech byla prováděna toulavá těžba nebo hospodaření „sečí průběrnou“ s ponecháním části starých porostů nebo výstavků (HOŠEK 1970). Intenzivnější těžební aktivity dospěly do zájmového území zřejmě až ve druhé polovině 18. století (ČADA, SVOBODA 2012). Dendrochronologické analýzy potvrdily, že ne všechny porosty vznikaly na plochách bez starších stromů, jejich vznik lze datovat zhruba do období kolem roku 1770–1880 (ČADA, SVOBODA 2012). Nicméně vzhledem ke způsobu vzniku, převažující přirozené obnově, stáří některých stromů, heterogenitě a množství přirozeně tlejícího dřeva se zde vyvinul ochranný komplex cenný a jedinečný komplex horských smrčín ve střední Evropě (ČADA, SVOBODA 2012).

Sběr dat

Data byla sbírána na 27 výzkumných plochách (obr. 1). Zájmové území jsme nejdříve rozčlenili na přibližně stejně velké segmenty, které byly voleny tak, aby došlo k vyloučení okrajového efektu (okraje porostů, okolí cest, rokle atd.) a zároveň tak, aby bylo území reprezentativně pokryto z hlediska jeho stanovištních podmínek a prostorové struktury porostů. Do každého segmentu byl náhodně umístěn bod, tj. náhodným vygenerováním souřadnic. Každý bod následně představoval střed kruhové plochy, jejíž velikost byla 1000 m². Na každé ploše bylo spočítáno množství zmlazení s výškou >0,5 m, přičemž výčetní tloušťka (dále jen DBH) nepřesahovala 10 cm. Na všech plochách byly technologií FieldMap[®] (Monitoring and Mapping Solutions, Ltd.; www.fieldmap.cz) geodeticky zaměřeny všechny živé a odumřelé stromy s DBH nad 10 cm a všechny ležící kmeny s průměrem nad 10 cm na tlustším konci a délkou nad 1,5 m, u nichž byla měřena tloušťka na obou koncích. Objem ležících kmenů byl automaticky vypočten v programu FieldMap[®] jako objem komolého kužele. Odumřelé stojící kmeny byly rozlišovány na odumřelé stromy prakticky s plnou výškou a zlomy (kmenový zlom a zlom v patě). Na každé ploše byla odhadnuta zásoba živých a odumřelých stromů podle vztahu publikovaného v práci KORSUNĚ (1961).

Skutečný objem stojících částí zlomů byl poté redukován o chybějící část kmene podle Šmelka (ŠMELKO 2010). Nadmořská výška, sklon, expozice svahu a potenciální solární radiace každé plochy byly odečteny z digitálního modelu terénu na základě GPS souřadnic plochy (ASTER V002, METI/NASA, Japan/USA, <http://reverb.echo.nasa.gov>).

Vyhodnocení dat

Pro stanovení horní hranice potenciálně přeživších stromů jsme použili výškovou kategorii >2,5 m, přičemž DBH nepřesahovala 10 cm. Výšková struktura potenciálně přeživších stromů byla rozdělena do 3 kategorií: (I) 0,5–1,3 m výšky; (II) 1,3–2,5 m výšky; (III) >2,5 m výšky (<10 cm DBH). Tyto kategorie byly použity pro účely vyhodnocení území z hlediska množství potenciálně přeživších stromů a variability výškové struktury.

Testovali jsme také vztah množství obnovy smrku (sumu jedinců výškové kategorie I a II) a kategorie III s porostními a fyziografickými charakteristikami. V tomto případě byl testován pouze smrk jako dřevina s dominantním zastoupením (73 %) a zároveň z důvodu vysokého zastoupení nulových hodnot u jeřábu a buku. Porostní charakteristiky byly reprezentovány zásobou, průměrnou DBH, kruhovou základnou živých a odumřelých stromů, zásobou a kruhovou základnou stojících částí zlomů a zásobou ležícího dřeva. Z fyziografických charakteristik jsme použili nadmořskou výšku, expozici a potenciální solární radiaci. Testování bylo provedeno pomocí zobecněných lineárních modelů s negativně binomickým rozdělením. Nejdříve byla ošetřena kolinearita jednotlivých potenciálních vysvětlujících proměnných pomocí variance inflačních faktorů (VIF). Hodnota VIF je pro každou vysvětlující proměnnou spočtena použitím hodnoty R² lineární regrese této proměnné (na levé straně) proti všem ostatním vysvětlujícím proměnným (na pravé straně):

$$VIF_j = \frac{1}{1 - R_j^2}$$

kde VIF pro proměnnou *j* je reciproční převrácená hodnota R² z regrese. VIF byla spočtena pro každou vysvětlující proměnnou a všechny proměnné s hodnotou VIF vyšší než 5 byly postupně odstraňovány (po odstranění jedné proměnné se znovu počítaly nové hodnoty VIF). Díky tomu byly vyřazeny vysvětlující proměnné, které byly významně korelované s ostatními vysvětlujícími proměnnými a pro následné testování pomocí negativně binomických modelů tak byly ponechány pouze nekolineární vysvětlující proměnné. Jednotlivé kandidátní negativně binomické modely byly porovnávány Chí testem při postupném (zpětném) odebrání vysvětlujících proměnných. Statistická významnost konečných modelů byla ověřena testem dobré shody na základě Chí testu residuální deviance a stupňů volnosti. Výpočty byly provedeny v programech MS Excel 2010 a R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2014).

VÝSLEDKY

Početnost obnovy

Na zkoumaných plochách rostly tři druhy dřevin: smrk ztepilý, jeřáb ptačí a buk lesní. V rámci všech potenciálně přeživších jedinců (do výšky >2,5 m, DBH <10 cm) byl smrk zastoupen ze 73 %, jeřáb 22 % a buk 5 % (obr. 1). Množství obnovy na jednotlivých plochách se pohybovalo od 10 do 5310 jedinců ha⁻¹ s průměrnou hodnotou 1578 jedinců ha⁻¹ (medián 810, dolní kvartil 445 a horní kvartil 2200 jedinců ha⁻¹; obr. 2). Na 93 % (25) ploch se vyskytovalo více než 250 a na 44 % (12) ploch více než 1000 potenciálně přeživších jedinců ha⁻¹. Pouze na 7 % (2) ploch bylo zaznamenáno méně než 200 jedinců ha⁻¹.

Výšková struktura

Výšková struktura potenciálně přeživších stromů (obr. 3) byla také značně variabilní. Celkově byla výšková kategorie I (0,5–1,3 m) zaznamenána na všech plochách, výšková kategorie II (1,3–2,5 m) na 81 % (22) ploch a kategorie III (>2,5 m) na 59 % (16) ploch.

Z pohledu jednotlivých dřevin byl smrk zaznamenán ve výškové kategorii I (0,5–1,3 m) na všech plochách, v případě kategorie II (1,3–2,5 m) na 78 % (21) ploch a výšková kategorie III (>2,5 m) na 63 % (17) ploch. Jeřáb rostl na 67 % (18) ploch v nejnižší výškové kategorii a pouze na 11 % (3) ploch ve výškové kategorii II (1,3–2,5 m). Jeřáby vyšší než 2,5 m se na žádné z ploch nevyskytovaly. Výškovou strukturou buku jsme se z důvodu nízkého zastoupení nezabývali.

Vliv porostních a fyziografických charakteristik na početnost obnovy smrku

Kruhová základna stojících částí zlomů měla nejsilnější vliv na početnost obnovy smrku sumy výškových kategorií I a II, tj. 0,5–2,5 m (tab. 1). S rostoucí kruhovou základnou zlomů rostla i početnost obnovy. Průkazně pozitivní vliv na množství obnovy smrku měla také průměrná DBH odumřelých stromů. Těmito dvěma proměnnými bylo vysvětleno zhruba 64 % variability početnosti.

Analýza početnosti smrku výškové kategorie III (>2,5 m, <10 cm DBH) ukázala, že množství odrostlých jedinců smrku se zvyšovalo se zvyšující se svazitostí terénu a snižovalo s rostoucí nadmořskou výškou. Průkazný vztah jsme zjistili také u průměrné DBH odumřelých stromů. Početnost odrostlých smrků (>2,5 m) byla vysvětlena z 55 %.

DISKUSE

Na významné většině zkoumaného území jsme zaznamenali dostatečné množství jedinců odrostlé obnovy pro zajištění kontinuity horské smrčiny Hrubého Jeseníku. Byla také zjištěna její značná heterogenita z hlediska početnosti a výškové struktury. Testování početnosti obnovy smrku s porostními a fyziografickými charakteristikami ukázalo, že nejvýznamnějšími faktory jsou kruhová základna stojících částí zlomů a průměrná DBH odumřelých stromů zajišťující pravděpodobně vhodná mikrostanoviště a příznivé světelné podmínky pro odrůstání obnovy smrku.

Početnost obnovy

Podle některých studií je pro zachování kontinuity lesa dostatečný počet jedinců v řádu několika stovek až tisíců ks ha⁻¹ (OTT et al. 1997). MAYER, OTT (1991) považují za takový počet pro smrkový les alespoň 200 stromů ha⁻¹. Naše výsledky ukázaly, že na 93 % (25) ploch se vyskytovalo více než 250 a na 44% (12) ploch rostlo více než 1000 potenciálně přeživších jedinců ha⁻¹. Pouze na 7 % ploch (2) bylo zaznamenáno méně než 200 jedinců ha⁻¹. Nutno zdůraznit, že se jedná o minimální množství obnovy, jelikož počítáme s odrostlým zmlazením od výšky 0,5 m. Konstatujeme, že v případě výskytu intenzivní disturbance ve studijní oblasti představuje toto minimum dostatečné množství jedinců pro obnovu a zajištění kontinuity lesního ekosystému. Studované území má už v tuto chvíli z hlediska obnovy zároveň značně vysokou míru resilience.

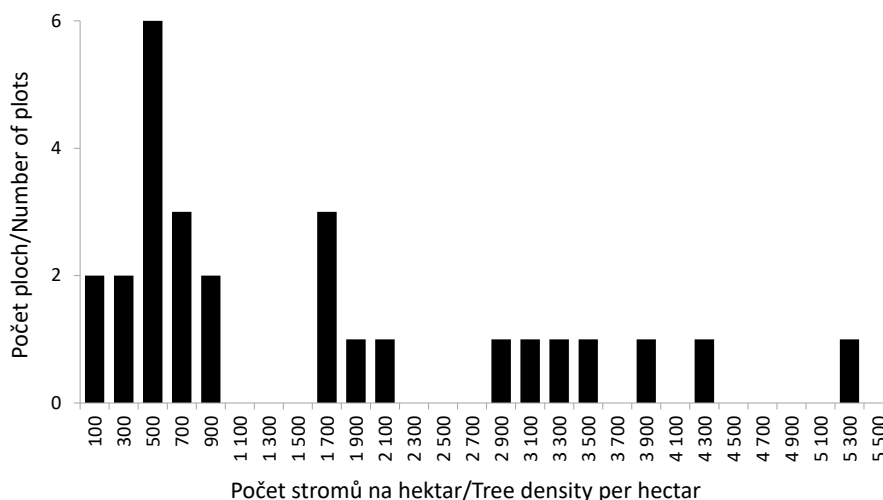
Při interpretaci početnosti obnovy je nutné zohlednit typ narušení, na kterém závisí následný vývoj horského smrkového lesa (JONÁŠOVÁ et al. 2010; WINTER et al. 2015a). Na plochách narušených vichřicí lze díky vzniku vhodných mikrostanovišť očekávat pravděpodobně větší množství snadno se šířících pionýrských dřevin jakými jsou břízy, vrby (FISCHER et al. 2002; WOHLGEMUTH et al. 2002). Výsledným efektem gradace lýkožrouta smrkového je zpravidla přítomnost stávající obnovy, tedy smrku a jeřábu, případně dalších vyskytujících se druhů dřevin (JONÁŠOVÁ, PRACH 2004; NOVÁKOVÁ, EDWARDS-JONÁŠOVÁ 2015).

Z hlediska početnosti obnovy na jednotlivých plochách jsme zjistili také poměrně velkou variabilitu, což indikuje už jenom rozsah pohybující se od 10 do 5310 jedinců ha⁻¹. Na základě této variability množství obnovy lze očekávat také vysokou prostorovou heterogenitu budoucích porostů po případné disturbance na větší prostorové úrovni.

Výšková struktura

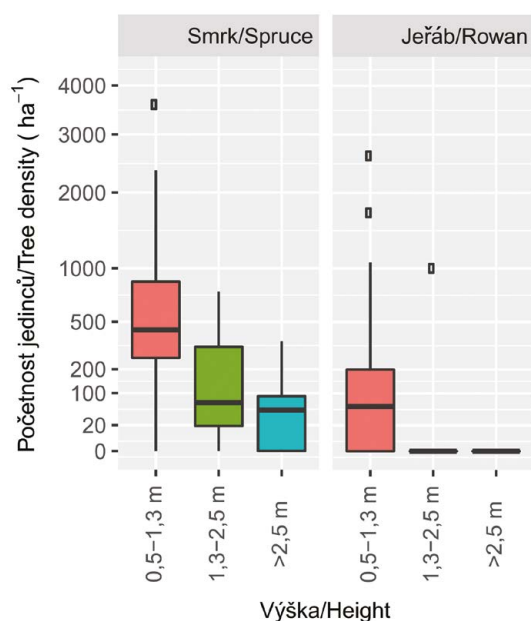
Výšková struktura všech jedinců potenciálně přeživších velkoplošnou disturbance se ukázala jako značně variabilní. Dokazuje nám to fakt, že na 63 % zkoumaného území byla zaznamenána obnova ve všech sledovaných výškových kategoriích, tj. od výšky 0,5 m po jedince přesahující výšku 2,5 m (<10 cm DBH).

Po rozpadu horního stromového patra lze předpokládat akceleraci výškového růstu stávající obnovy v důsledku zvýšeného světelné-



Obr. 2.
Histogram množství odrostlé obnovy na studijních plochách
Fig. 2.
Frequency of advanced regeneration densities at plot level

ho požítka (ULANOVA 2000; JONÁŠOVÁ, PRACH 2004; NOVÁKOVÁ, EDWARDS-JONÁŠOVÁ 2015). Množství a výšková struktura aktuální odrostlé obnovy ukazují, že kromě bezpečné regenerace lesních porostů bude zachována také poměrně vysoká strukturální heterogenita v nové generaci horské smrčiny, protože odrostlé stromy budou diverzifikovat budoucí porostní strukturu. Stromy přesahující výšku 2,5 m kupříkladu díky tomu, že si udržují či zvyšují svoji dominanci



Obr. 3

Výšková struktura stromů potenciálně přeživších intenzivní disturbance (<10 cm DBH) pro jednotlivé druhy stromů; osa y je v odmocninovém měřítku. Krabicové diagramy zobrazují medián, kvartily (25% a 75% kvantil), rozsah (minimum i maximum) a odlehlé hodnoty

Fig. 3

Height structure of advanced regeneration (<10 cm DBH) for Norway spruce and rowan; y-axis is square-root transformed. Box plots show the median, quartiles (25% and 75% quantile), range (minimum and maximum) and outliers

vůči stromům nižších výškových kategorií, se stanou určitou kostrou budoucího porostu a do jisté míry umožní přetrvání struktur „zeleného“ lesa (WILD et al. 2014; BAČE et al. 2015). Z hlediska jejich zastoupení (63 % ploch) konstatujeme, že na převážné většině území patrně dojde také ke kontinuitě vysoké heterogenity budoucích porostů. Krátce po uvolnění by mohly pravděpodobně začít plodit a stát se tak zdrojem semenného materiálu pro své okolí. Ve studovaných porostech jsou navíc zastoupeny i větší stromy do 25 cm DBH, které mohou hmyzí disturbance také přežít (např. v Tatrách přeživaly některé stromy až do 25 cm DBH; NIKOLOV et al. 2011; SPROULL et al. 2015). Zdrojem pro dotování přirozené obnovy se můžou stát některé dospělé přeživší smrky se specifickými znaky – horský ekotyp s deskovitým větvením a hluboce zavětvenou korunou. 1–5 % takových stromů zpravidla gradací lýkožrouta smrkového přežívá (KUPFERSCHMID, BUGMANN 2005; JAKUŠ et al. 2011) a svou přítomností přispívá k diverzifikaci struktur nové generace lesa. Strukturální variabilitu budoucího porostu určuje intenzita disturbance a stejně tak míra strukturální variability porostu před disturbance (BAČE et al. 2015; SPROULL et al. 2015). S klesající početností odrostlé obnovy stoupá naopak význam zmlazení nižších výškových kategorií (tj. pod 0,5 m). Také v případě malého množství obnovy s výškou pod 0,5 m často dojde k úspěšné obnově porostu, protože nový porost mnohdy vzniká z menších jedinců vzniklých až v letech těsně před disturbance. Jak je z jiných analogických oblastí známo, množství obnovy se zvyšující se výškou stromků exponenciálně klesá. HEURICH (2009) doložil, že v Národním parku Bavorský les byla průměrná početnost zmlazení pouze v rozmezí výšek 10–20 cm v počtu 5240 jedinců ha⁻¹. Není důvod se domnívat, že v případě nižších výškových kategorií zmlazení je v naší studijní oblasti tomu jinak.

Z hlediska jednotlivých druhů dřevin byla obnova smrku výškově heterogenní a vyskytovala se v různých výškových kategoriích (na 63 % ploch ve všech). Naopak, obnova jeřábu ve většině případů nepřesahovala výšku 1,3 m. Zjištěný stav může být dán růstovou strategií jeřábu – vyššími světelnými nároky ve srovnání se smrkem (MOTTA 2003). Zásadním faktorem determinujícím jeho růst v Hrubém Jeseníku je však poškozování zvěří. Jeřáb vlivem silného okusu neodrůstá ani na plochách s dostatečnými světelnými podmínkami. Výskyt jeřábu ve výškové kategorii II (1,3–2,5 m) pouze na 11 % (3) ploch je pravděpodobně kombinací lokalit v blízkosti poměrně frekventovaných turistických tras a blízkosti plodících stromů. Pro určení jednoznačné příčiny však nejsou k dispozici dostatečná data. Konstatujeme, že výšková struktura jeřábu byla oproti smrku výrazně homogennější.

Tab. 1.

Výsledky zobecněných lineárních modelů

The results of generalized linear models

Vysvětlovaná proměnná/Response variable	Vysvětlující proměnná/Explanatory variable	Regresní koeficient/Estimate parametr	Střední chyba průměru/Std. Error	z-value	p-value	% vysvětlené variability/% explained variance	Koeficient disperze/Coefficient of dispersion
Množství smrku/Spruce density 0,5–2,5 m výšky/height	Kruhovná základna zlomů/Basal area of stumps (m ²)	0,100	0,017	6,032	<0,0001	63,6	3,39
	Průměrná DBH odumřelých stromů/Average DBH of dead trees (cm)	0,006	0,002	3,974	0,0001		
Množství smrku/Spruce density > 2,5 m výšky/height (< 10 cm DBH)	Sklon/Slope	0,097	0,029	3,353	0,0008	55,4	0,79
	Průměrná DBH odumřelých stromů/Average DBH of dead trees (cm)	0,022	0,005	4,822	<0,0001		
	Nadmořská výška/Altitude (m)	-0,019	0,006	-3,419	0,0006		

Vliv porostních a fyziografických charakteristik na početnost smrku

Naše studie prokázala významný vliv některých porostních charakteristik na množství obnovy smrku v rozmezí výšek 0,5–2,5 m a >2,5 m (<10 cm DBH).

Množství zmlazení smrku výškového rozpětí 0,5–2,5 m se zvyšovalo s velikostí a množstvím odumřelých stromů, což poukazuje na mechanismus obnovy přirozených smrkových lesů, tj. na zmlazování smrku při bázi dospělých stromů (WILD et al. 2014). Vyšší akumulace tepla odumřelými jedinci dochází v bezprostřední blízkosti báze kmenů k rychlejšímu tání sněhu, kdy se do těchto prohlubní převážně v zimních měsících zachytávají semena smrku. To má za následek také prodloužení vegetační doby pro jejich růst (POMEROY et al. 2009). Výsledky do jisté míry poukazují na význam stojících částí zlomů jako vhodného mikrostanoviště pro přirozenou obnovu smrku (VORČÁK et al. 2006; TJOELKER et al. 2007; WILD et al. 2014). Vzniklé prohlubně po zlomení stromu umožňují snadnější následné zachycování semen (TJOELKER et al. 2007) a dosažení půdního substrátu (NARUKAWA, YAMAMOTO 2002). Vzhledem k dostatečně rozloženému povrchu zlomů v důsledku zakořenění a kontaktu s půdou poskytují vhodný substrát pro klíčení semenáčků (ZIMMERMAN et al. 1995; TJOELKER et al. 2007). Zmlazování při bázi kmenů i na povrchu zlomů zvyšuje konkurenceschopnost smrku vůči ostatní přízemní vegetaci a poskytuje větší množství živin (PONGE et al. 1998; KOVÁŘOVÁ, VACEK 2003). Zároveň je nutné podotknout, že kruhová základna stojících částí zlomů a zásoba ležícího dřeva (preferovaný substrát obnovy; HOLEKSA et al. 2006) měly pozitivní vztah.

Vztah smrkového zmlazení s velikostí odumřelých stromů poukazuje kromě toho na zvýšený význam změny světelných podmínek. Mortalita stromů horního stromového patra mění světelné podmínky a akceleruje výškový růst stromů nad evidenční hranici 0,5 metru (NOVÁKOVÁ, EDWARDS-JONÁŠOVÁ 2015). Množství obnovy smrku zároveň překvapivě nemělo vztah se stupněm zápoje, a proto lze vyvodit, že se smrk obnovil zejména na místech, kde v nedávné době došlo k odumření stromů a kde snížená konkurence s přízemní vegetací umožnila uchycení a odrůstání smrku a v menší míře na trvale rozvolněných plochách, kde je stabilně vysoká míra konkurence s přízemní vegetací.

Preference specifických mikrostanovišť při obnově smrku způsobuje kopírování prostorové struktury mateřského porostu strukturou obnovy po narušení (WILD et al. 2014; BAČE et al. 2015). Tento strukturální prvek představuje důležité biologické dědictví přirozené disturbance a důležitý mechanismus strukturální kontinuity přirozeného lesa, které se v případě těžebního zásahu vytrácí (WILD et al. 2014; BAČE et al. 2015).

U odrostlejších smrků (>2,5 m výšky a <10 cm DBH) jsme zjistili, že s rostoucí nadmořskou výškou dochází ke snižování jejich početnosti a se zvyšující se svažitostí se zvyšuje početnost. Lze to vysvětlit tím, že se stoupající nadmořskou výškou rostou nároky smrkové obnovy na světlo a snižuje se výškový přírůst (HOLEKSA et al. 2006; VORČÁK et al. 2006). Vliv svažitosti by mohl poukazovat na větší prostorovou heterogenitu svažitějších ploch, a tím vyšší dostupnost světla do porostu (WINTER et al. 2015b). Na svažitějších plochách dále od hřebene by také mohly být lepší stanovištní podmínky. Případně by zde mohly hrát roli odlišnosti v historickém vývoji porostu a výskyt maloplošných disturbancí během 20. století, které vytvořily prostor pro odrůstání obnovy.

ZÁVĚR

V přirozených horských smrčinách centrální části Hrubého Jeseníku se nachází dostatečné množství odrostlého zmlazení pro obnovu a kontinuitu lesního prostředí. Na 93 % území byla zaznamenána početnost obnovy (v rozmezí 0,5 m výšky do 10 cm DBH) větší než 250 jedinců ha⁻¹ (medián 810 jedinců ha⁻¹). Pouze na 7 % ploch bylo zjištěno méně než 200 stromů ha⁻¹.

Zjistili jsme značnou prostorovou a strukturální heterogenitu v množství a výškové struktuře stromů potenciálně přeživších intenzivní narušení. Variabilita početnosti mezi jednotlivými plochami se pohybovala mezi 10 až 5310 jedinci ha⁻¹. Na 63 % ploch se vyskytovaly stromy ve všech výškových kategoriích.

Více odrostlé obnovy se nachází ve starších porostech (větší průměrná DBH) s výskytem silných souší a pahýlů (světlo a vhodné mikrostanoviště). Se stoupající nadmořskou výškou a klesající svažitostí se snižovalo množství obnovy smrku >2,5 m výšky.

Na základě našich výsledků konstatujeme, že v případě disturbance horního stromového patra je v zájmovém území dostatečné množství odrostlé obnovy pro zajištění kontinuity přirozené horské smrkiny Hrubého Jeseníku zajišťující její resilienci i v případě velkoplošného narušení. Odrostlé zmlazení (>2,5 m výšky), které se vyskytovalo na většině ploch, vytvoří kostru budoucího porostu a do jisté míry umožní kontinuitu struktur „zeleného“ lesa. Otevření porostního zápoje akceleruje růst všech přeživších jedinců a v místech s výskytem dalších druhů dřevin a semenných stromů (buk, jeřáb) je předpoklad zvýšení jejich podílu. Rozpad stromového patra zvýší množství tlejícího dřeva, přirozeně odumírajících stromů a umožní vznik nových struktur přirozeně se vyskytujících v původních smrkových lesích.

Doporučení pro management

Z hlediska dalšího managementu nemůže bezzásahový režim zkoumané lesní porosty nijak ohrozit. Prostorově a výškově poměrně heterogenní obnova zajistí strukturální variabilitu nového porostu na převážně části zkoumaného území. Naopak, prováděním asanačních těžeb dojde k ovlivňování přirozených struktur spojených s odumřelými stromy a tlejícím dřevem a dalšími důsledky pro obnovu. Asanační zásahy mají zároveň za následek zjednodušování struktury již existující přirozené obnovy. Kromě toho aktivní intervence do přirozených procesů a vývoje lesního ekosystému má negativní dopad na vývoj porostu v budoucnu a jeho směřování k přirozenému stavu. I když se jednotlivé asanační zásahy zdají zanedbatelné, v důsledku kumulativního účinku to může mít s dlouhodobého hlediska dopad na intenzitu disturbancí a následně míru resilience zájmového území. Z těchto důvodů by ve studovaném území měla být minimalizována umělá intervence do průběhu přirozených procesů snad s výjimkou ochrany přirozené obnovy jeřábu.

Poděkování:

Příspěvek vznikl díky finanční podpoře České zemědělské univerzity v Praze (grantu CIGA č. 20164310). Autoři děkují všem, kteří pomáhali při sběru a zpracování dat.

LITERATURA

- BAČE R., SVOBODA M., JANDA P., MORRISSEY R.C., WILD J., CLEAR J.L., ČADA V., DONATO D.C. 2015. Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. *PLoS ONE*, 10 (9): e0139214. DOI: 10.1371/journal.pone.0139214
- BANAŠ M., TREML V., LEKEŠ V. 2001. Stanovení horní (alpínské) hranice lesa v Hrubém Jeseníku a Králickém Sněžníku. Msc., depon. In: Rezervační kniha NPR Praděd. Jeseník, Správa CHKO Jeseníky: 72 s.
- BEDNÁŘ Z. 1973. O horských lesích Jeseníků a Králického Sněžníku, in: Campanula. Sborník Chráněné krajinné oblasti Jeseníky. Ostrava, Krajské středisko státní památkové péče a ochrany přírody, 4: 51–68.
- BENGTSSON J., NILSSON S.G., FRANC A., MENOZZI P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 132: 39–50.
- ČADA V., SVOBODA M. 2012. Dendrochronologická analýza pralesovitých smrkových porostů v NPR Praděd, PR Pod Jelení studánkou a PR Břidličná. Studie v rámci PPK-11a/83/12, dotační titul: A4.1a, A4.1c. Depon. In: rezervační kniha NPR Praděd, Správa CHKO Jeseníky: 37 s.
- ČADA V., MORRISSEY R.C., MICHALOVÁ Z., BAČE R., JANDA P., SVOBODA M. 2016. Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 363: 169–178.
- DEMEK J., MACKOVČIN P. 2006. Zeměpisný lexikon ČR: Hory a nížiny. Brno, AOPK ČR: 582 s.
- FISCHER A., LINDNER M., ABS C., 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., MITCHELL R.J., PALIK B.J. 2007. Natural disturbance and development principles for ecological forestry. Gen. Tech. Rep. NRS-19 Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station: 44 s.
- FRELICH L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen–deciduous forests. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press: 266 s.
- JAKUŠ R., EDWARDS-JONÁŠOVÁ M., CUDLÍN P., BLAŽENEC M., JEŽÍK M., HAVLÍČEK F., MORAVEC I. 2011. Characteristics of Norway spruce trees (*Picea abies* (L.)) surviving a spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) outbreak. *Trees*, 25: 965–973.
- 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., 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.
- HANSEN K.H. 2003. Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180: 199–213.
- 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.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S., WODKA M. 2006. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126 (2): 303–313.
- HOŠEK E. 1970. K otázce vývoje škod abiotickými v lesích Hrubého Jeseníku. In: Campanula. Sborník Chráněné krajinné oblasti Jeseníky. Ostrava, Krajské středisko státní památkové péče a ochrany přírody, 1: 13–21.
- CHRISTIANSEN E., BAKKE A. 1988. The spruce bark beetle of Eurasia. In: Berryman A.A. (ed.): Dynamics of forest insect populations, patterns, causes, implications. New York, Plenum Press: 479–503.
- KORSUŇ F. 1961. Hmotové tabulky pro smrk. *Lesnictví*, 7: 275–304.
- KOVÁŘOVÁ M., VACEK S. 2003. Mountain Norway spruce forests: needle supply and its nutrient content. *Journal of Forest Science*, 49 (7): 327–332.
- 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.
- LAUSCH A., FAHSE L., HEURICH M. 2011. Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: A long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecology and Management*, 261: 233–245. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.10.012
- LAUSCH A., HEURICH M., FAHSE L. 2013. Spatio-temporal infestation patterns of *Ips typographus* (L.) in the Bavarian Forest National Park, Germany. *Ecological Indicators*, 31: 73–81.
- LEHNERT L.W., BÄSSLER C., BRANDL R., BURTON R. J., MÜLLER J. 2013. Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages. *Journal for Nature Conservation*, 21: 97–104.
- LINDENMAYER D.B., BURTON P.J., FRANKLIN J.F. 2008. Salvage logging and its ecological consequences. Washington, Island Press: 181 s.
- MARINI L., MATTHEW P.A., BATTISTI A., FACCOLI M. 2012. Climate affects severity and altitudinal distribution of outbreaks in an eruptive bark beetle. *Climatic Change*, 115: 327–341.
- MAYER H., OTT E. 1991. Gebirgswaldbau – Schutzwaldpflege. Ein waldbaulicher Beitrag zur Landschaftsökologie und zum Umweltschutz. Stuttgart, Fischer: 587 s.
- MEZEI P., GRODZKI W., BLAŽENEC M., ŠKVARENINA J., BRANDÝŠOVA V., JAKUŠ R. 2014. Host and site factors affecting tree mortality caused by the spruce bark beetle (*Ips typographus*) in mountainous conditions. *Forest Ecology and Management*, 331: 196–207.
- MORI A.S. 2011. Ecosystem management based on natural disturbances: hierarchical context and non-equilibrium paradigm. *Journal of Applied Ecology*, 48: 280–292.
- MOTTA R. 2003. Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 181: 139–150.
- MÜLLER J., NOSS R.F., BUSSLER H., BRANDL R. 2010. Learning from a “benign neglect strategy” in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biological Conservation*, 143: 2559–2569.
- NARUKAWA Y., YAMAMOTO S. 2002. Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. *Forest Ecology and Management*, 163: 61–70.
- NEUHÄUSLOVÁ Z. et al. 2001. Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Praha, Academia: 341 s.
- NIKOLOV CH., BOŠEĽA M., VAKULA J., FERENČÍK J., KUNCA A. 2011. Analýza kalamity lykožrúta smrekového vo Vysokých Tatrách za roky 2005–2009 vo vzťahu k porastovým charakteristikám. In: Kunca, A. (ed.): Aktuálne problémy v ochrane lesa 2011. Sborník referátů. Nový Smokovec, 28 a 29. dubna 2011. Zvolen, Národné lesnícké centrum vo Zvolene: 65–70.

- NIKOLOV CH., KONÔPKA B., KAJBA M., GALKO J., KUNCA A., JANSKÝ L. 2014. Post-disaster forest management and bark beetle outbreak in Tatra National Park, Slovakia. *Mountain Research and Development*, 34 (4): 326–335.
- NOVÁKOVÁ M., EDWARDS-JONÁŠOVÁ M. 2015. Restoration of Central-European mountain Norway spruce forest 15 years after natural and anthropogenic disturbance. *Forest Ecology and Management*, 344: 120–130.
- OTT E., FREHNER M., FREY H.U., LÜSCHER P. 1997. *Gebirgsnadelwälder. Ein praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung*. Bern, Paul Haupt: 287 s.
- POMEROY J.W., MARKS D., LINK T., ELLIS C., HARDY J., ROWLANDS A., GRANGER R. 2009. The impact of coniferous forest temperature on incoming longwave radiation to melting snow. *Hydrological Processes*, 23 (17): 2513–2525. DOI:10.1002/hyp.7325.
- PONGE J.F., ANDRÉ J., ZACKRISSON O., BERNIER N., NILSSON M.C., GALLET C. 1998. The forest regeneration puzzle. *BioScience*, 7: 523–530.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, R.C. 2014. R: A language and environment for statistical computing. Vienna. Dostupné na/ Available on: <https://www.r-project.org/>
- RAFFA K.F., AUKEMA B.H., BENTZ B.J., CARROLL A.L., HICKE J.A., TURNER M.G. 2008. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions. *BioScience*, 58: 501–517.
- RAMMIG A., FAHSE L., BUGMANN H., BEBI P. 2006. Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 222: 123–136. DOI: 10.1016/j.foreco.2005.10.042
- SEIDL R., FERNANDES P.M., FONSECA T.F., GILLET F., JÖHNSSON A.M., MERGANIČOVÁ K., NETHERER S., ARPACI A., BONTEMPS J.D., BUGMANN H., GONZÁLEZ-OLABARRIA J.R., LASCH P., MEREDIEU C., MOREIRA F., SCHELHAAS M., MOHREN G.M.J. 2011. Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling*, 222: 903–924.
- SCHELHAAS M.J., NABUURS G.J., SCHUCK A. 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, 9: 1620–1633.
- SCHÖNENBERGER W. 2002. Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first ten years after the 1990 storm Vivian. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 61–80.
- SCHUCK A., SCHELHAAS M.-J. 2013. Storm damage in Europe – an overview. In: Gardiner B. et al. (eds.): *Living with storm damage to forests*. European Forest Institute: 15–23.
- SPROULL G.J., ADAMUS M., BUKOWSKI M., KRZYŻANOWSKI T., SZEWCZYK J., STATWICK J., SZWAGRZYK J. 2015. Tree and stand-level patterns and predictors of Norway spruce mortality caused by bark beetle infestation in the Tatra Mountains. *Forest Ecology and Management*, 354: 261–71.
- SWANSON M.E., FRANKLIN J.F., BESCHTA R.L., CRISAFULLI C.M., DELLA SÁLA D.A., HUTTO R.L. 2011. The forgotten stage of forest succession: Early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9: 117–125.
- ŠMELKO Š. 2010. Nové metodické postupy na kvantifikáciu mŕtveho dreva a jeho zložiek v lesných ekosystémoch. *Lesnícky časopis – Forestry Journal*, 56: 155–175.
- TJOELKER M.G., BORATYNSKI A., BUGAŁA W. 2007. *Biology and ecology of Norway spruce*. Dordrecht, Springer, Forestry Sciences 78: 469 s.
- TURNER M.G., BAKER W.L., PETERSON C.J., PEET R.K. 1999. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, 1 (6): 511–523.
- ULANOVA N.G. 2000. The effects of windthrow on forest at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management*, 135: 155–167.
- 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 (9): 399–409.
- VRŠKA T., HORT L. 2003. Terminologie pro lesy v chráněných územích. *Lesnická práce*, 82: 585–587.
- WERMELINGER B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202: 67–82.
- WILD J., KOPECKÝ M., SVOBODA M., ZENÁHLÍKOVÁ J., EDWARDS-JONÁŠOVÁ M., HERBEN T. 2014. Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *Journal of Vegetation Science*, 25: 1327–1340.
- WINTER M.-B., AMMER CH., BAIER R., DONATO D. C., SEIBOLD S., MÜLLER J. 2015a. Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. *Forest Ecology and Management*, 338: 32–45.
- WINTER M.-B., AMMER CH., BAIER R. 2015b. Regeneration dynamics and resilience of unmanaged mountain forests in the Northern Limestone Alps following bark beetle-induced spruce dieback. *European Journal of Forest Research*, 134: 949–968.
- WOHLGEMUTH T., KULL P., WÜTHRICH H. 2002. Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. *Forest Snow and Landscape Research*, 77: 17–47.
- ZIMMERMAN J.K., PULLIAM W.M., LODGE D.J., QUIÑONES-ORFILA V., FETCHER N., GUZMAN-GRAJALES S., PARROTTA J.A., ASBURY C.E., WALKER L.R., WAIDE R.B. 1995. Nitrogen immobilization by decomposing woody debris and the recovery of tropical wet forest from hurricane damage. *Oikos*, 72 (3): 314–322. DOI: 10.2307/3546116
- ŻYWIĘC M., LEDWOŃ M. 2008. Spatial and temporal patterns of rowan (*Sorbus aucuparia* L.) regeneration in West Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology*, 194: 283–291.

DENSITY AND HEIGHT STRUCTURE OF THE ADVANCED REGENERATION IN MOUNTAIN SPRUCE FOREST IN THE HRUBÝ JESENÍK MTS., CZECH REPUBLIC

SUMMARY

Large-scale disturbances such as windthrows and bark beetle outbreak influenced recently extensive areas of the mountain spruce forests in Central Europe. Currently, there are concerns about the forest management in relation to the ability of their recovery and resilience; specifically about losing old living trees and related biodiversity, losing „green“ forest structures, potential economic impact or negative effect on some ecosystem services.

The purpose of this study was (i) to quantify the amount of advanced regeneration potentially surviving a severe disturbance, (ii) to describe height structure of the advanced regeneration, and (iii) to determine the relationship of spruce regeneration density, stand structure and physiographic factors. The study area was situated in the natural mountain spruce forests in the central part of the Hrubý Jeseník Mts. (Czech Republic; Fig. 1).

We collected data at 27 circular 1000 m² plots and measured all live trees above 0.5 m in height and dead wood above 10 cm in diameter together with their species, height and diameters. We evaluated trees from 0.5 m height to 10 cm diameter (DBH) as advanced regeneration that dominantly survive the potential severe disturbance. We considered a minimum of 200 individuals of advanced regeneration per ha to be sufficient for preserving the continuity of the forest. Advanced regeneration was divided into three height categories: (I) 0.5–1.3 m; (II) 1.3–2.5 m; and (III) >2.5 m (<10 cm DBH). We also tested the relationship of spruce regeneration density with stand and physiographic characteristics. We tested the regeneration of two categories: 0.5–2.5 m height and >2.5 m height (<10 cm DBH). Stand characteristics were represented by average DBH of living and dead trees, basal area and volume of living and dead trees, basal area and volume of snags and volume of lying wood. As physiographic characteristics we used altitude, aspect and potential solar radiation. We used multiple generalized linear models with negative binomial distribution by first excluding collinear variables using variance inflation factor. Norway spruce (*Picea abies*) was dominant species within the advanced regeneration covering 73%, with admixture of rowan (*Sorbus aucuparia*) sharing 22%, and beech (*Fagus sylvatica*) sharing 5%. The results show that 93% of the plots was covered by a sufficient number of advanced regeneration to restore destroyed forest after potential severe disturbance.

The advanced regeneration showed considerable variability within the study area. The density of advanced regeneration ranged from 10 to 5310 individuals per ha with the average of 1578 and median of 810 individuals. More than 250 individuals per ha grew on 93% (25) plots and 44% (12) plots was covered by more than 1000 individuals per ha. Less than 200 individuals per ha were recorded only on 7% (2) plots. The height structure of the advanced regeneration was broad and on 63% of plots grew all the height categories up to 10 cm DBH.

A crucial factor affecting the abundance of spruce advanced regeneration were basal area of snags and average DBH of dead trees. We explain this result by the availability of suitable microhabitats for the growth of spruce regeneration, decreased competition with other plants and increased light availability connected with dead trees. This mechanism introduces the structural heterogeneity into the stand and guarantee the continuity of heterogeneous forest structure even after severe disturbance.

Higher (>2.5 m) spruce regeneration was further positively related to the slope and negatively with altitude. Differences in site conditions that affect spruce height growth or in the past developments are among the possible explanation of the slope and altitude effects.

We conclude that the mountain spruce forest in the study area is resilient and contain sufficient amount of advanced regeneration to recover after potential severe disturbance. Non-intervention management of this would not threaten the forest itself. The spatial and vertical heterogeneity of advanced regeneration guarantee the continuity of heterogeneous forest structure and trees around 10 cm DBH can probably to some extent continuously secure the ecosystem services connected to “green” forest and can produce seeds in short time. The canopy opening can increase the proportion of admixed species (rowan, beech) in the canopy and introduce the structures, which are currently missing in the study area but are natural component of mountain spruce virgin forests (e.g. larger opening with variable types of decaying wood).

However, salvage logging influence the biological legacies of natural disturbances, e.g. related to decaying wood or advanced regeneration. Salvage logging often simplify the forest structure by destroying the advanced regeneration. Therefore, salvage logging influence the developmental processes of the forest ecosystem and its trajectory into natural state. Continuous application of salvage logging can influence in a long term the severity and size of disturbances and the forest resilience. We suggest to minimize the human intervention into the study area and to eliminate salvage logging.

Zasláno/Received: 21. 05. 2016

Přijato do tisku/Accepted: 09. 07. 2016