

STRUKTURA PŘIROZENÉ HORSKÉ SMRČINY V ZÁVISLOSTI NA VĚKU, NADMOŘSKÉ VÝŠCE A EXPOZICI

STRUCTURE OF THE NATURAL MOUNTAIN SPRUCE FOREST IN RELATION TO AGE, ALTITUDE AND ASPECT

MIROSLAV HAVIRA ✉ - VOJTĚCH ČADA - MIROSLAV SVOBODA

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

✉ e-mail: miroslav.havira@gmail.com

ABSTRACT

The structure of the mountain spruce forests is affected by many factors, such as site, physiographic characteristics or climate. It is unclear to what extent the various factors are involved in their final condition. The aim of this study was to analyze the relation of the structure of natural montane spruce forest in the central part of the Hrubý Jeseník Mts. (Czech Republic) to the aspect, altitude and age structure. The stand structure was evaluated by median and range of living and dead trees DBH; living trees height and canopy closure on 10 circular 3,000 m² plots (5 plots within southern and 5 plots within northern aspect). The most important factor having an influence on the majority of the structural parameters was the age structure (i.e. stand history). Structural heterogeneity increased depending on the heterogeneity of the tree ages and the median size of trees increased with increasing age. Site influenced median tree size only, because with the increasing altitude the tree height decreased. DBH of the dead trees exhibited significant relation to slope aspect only. Canopy closure did not reveal any relation to the explanatory variables. This study demonstrates that the stand history (influencing the age structure) is the most important factor determining the current stand structure, dynamics, and also e.g. its susceptibility to wind and bark beetle disturbance. Forest management is able to influence the forest age structure, and should understand all these relationships.

Klíčová slova: smrk ztepilý, *Picea abies*, expozice, věková struktura, nadmořská výška, NPR Praděd, Česká republika

Key words: Norway spruce, *Picea abies*, aspect, age structure, altitude, nature reserve, Czech Republic

ÚVOD

Prostorová struktura horského smrkového lesa je výsledkem řady faktorů. Jejím významným hybatelem jsou disturbance a disturbanční režimy (PANAYOTOV et al. 2011; BALANDA et al. 2013) s různou silou, frekvencí a intenzitou (FRELICH 2002; SZEWCZYK et al. 2011; PANAYOTOV et al. 2015). V podmínkách horských smrčín střední Evropy se jedná především o vítr (BALANDA et al. 2013) a gradaci podkorního hmyzu (KULAKOWSKI, BEBI 2004), které působí ve vzájemné interakci (ØKLAND, BJØRNSTAD 2006). Historie disturbancí ovlivňuje věkovou distribuci stromů, a tím i strukturu porostů (FRELICH 2002; SZEWCZYK et al. 2011).

Prostorová struktura porostů je zároveň odrazem klimatických a fyziografických faktorů, přičemž teplota a srážky jsou nejdůležitějšími klimatickými prvky ovlivňujícími růst smrku. Příkladem jsou porosty při horní hranici lesa, kde působením extrémních klimatických podmínek se snižuje výška a objem stromů (HOLEKSA et al. 2006), zároveň dochází k jejich shlukování (KORPEL 1991; HOLEKSA et al. 2006; VORČÁK et al. 2006) a snižuje se také stupeň zápoje (MÍCHAL, PETŘÍČEK 1999). S nadmořskou výškou se mění i půdní poměry – s jejím stou-

páním se půdy stávají mělkými, zvyšuje se obsah skeletu a extremita. Půdní podmínky jsou pro růst smrku méně důležité ve srovnání s teplotou a srážkami (TJOELKER et al. 2007).

Určitou roli hraje také expozice svahu, s níž v závislosti na sklonu roste solární radiace, která má v horských podmínkách největší variabilitu (LEONELLI et al. 2009). V důsledku toho se liší i stanovištní charakteristiky vzhledem k rozdílné evapotranspiraci, hydrologickému režimu (NAVAS et al. 2007) a dynamice živin (HICKS, FRANK 1984; CARLETTI et al. 2009). Ve studii ze švýcarských Alp byla prokázána odlišná struktura horských smrkových lesů na severní a jižní expozici. Porosty na severních svazích byly kvůli kratší vegetační době a déletrvající sněhové pokrývce více otevřené než porosty na jižní expozici. Na severní expozici může hrát jistou roli plazivý sníh, na obzvláště strmých svazích také laviny (KRUMM et al. 2011). Na severní expozici se vzhledem k nižším teplotám může projevat odlišná růstová strategie smrku (TJOELKER et al. 2007).

Je otázkou, jakou měrou ovlivňují charakteristiky prostředí a historie přirozené horské smrčiny 8. lesního vegetačního stupně v Hrubém Jeseníku její výslednou strukturu. Vycházíme z předpokladu, že s při-

blížící se horní hranici lesa a extremitou klimatických a edafických podmínek se mění i struktura porostů, přičemž se snižuje absolutní velikost stromů (SVOBODA 2005; HOLEKSA et al. 2006). Vzhledem k odlišným charakteristikám prostředí na severní a jižní expozici také předpokládáme odlišnou prostorovou strukturu porostů.

Naše studie si klade tyto otázky: Jsou pro výslednou strukturu porostů důležitější stanovištní podmínky, nebo historie porostů? Je struktura porostů blížící se horní hranici lesa na edaficky a klimaticky extrémnějších stanovištích odlišná? Jaký má vliv expozice svahu na výslednou strukturu heterogenitu a absolutní velikost stromů?

V této práci budeme konkrétně testovat závislost struktury porostů a absolutních růstových parametrů na (i) věkové struktuře, (ii) nadmořské výšce a (iii) expozici svahu. Struktura porostů byla popsána rozptylem tlouštěk živých a odumřelých stromů, výšek živých stromů a stupněm zápoje. Absolutní růstové parametry byly reprezentovány středními hodnotami tlouštěk a výšek stromů.

MATERIÁL A METODIKA

Studované území

Studijní lokalita údolí Bílé Opavy (obr. 1) se nachází v centrální části Hrubého Jeseníku (NPR Praděd, CHKO Jeseníky) na severovýchodě České republiky. Území spadá do Jesenické geomorfologické oblasti a celku Hrubý Jeseník, jehož nejvyšším vrcholem je Praděd (1491 m n. m.) (DEMEK, MACKOVČIN 2006). Na budování geologického podloží se podílejí krystalické horniny desenské klenby – převážně ruly. Nejvíce zastoupeným půdním typem je podzol modální. Průměrný roční úhrn srážek je přibližně 1400 mm (BEDNÁŘ 1973), průměrná roční teplota vzduchu dosahuje kolem 3 °C (BANAŠ et al. 2001). Převládající větry přicházejí především ze západu, dále jihozápadu a severo-

východu (BEDNÁŘ 1973). Na studované lokalitě se nacházejí horské třtinové a papratkové smrčiny asociací *Calamagrostio villosae-Piceetum abietis* a *Athyrio distentifolii-Piceetum abietis* (NEUHÄUSLOVÁ et al. 2001). Porosty jsou zařazeny do stupně přirozenosti kategorie C „přírodě blízké“ (VRŠKA, HORT 2003). Lesní fytoocenóza spadá do 8. lesního vegetačního stupně (smrkový) a je tvořena soubory lesních typů 8Z, 8S, 8K, 8N, 8V. Druhá skladba je reprezentována smrkem ztepilým (*Picea abies*), vtroušeně se vyskytuje jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Rozsah nadmořských výšek vymezeného území je přibližně 1100–1340 m n. m.

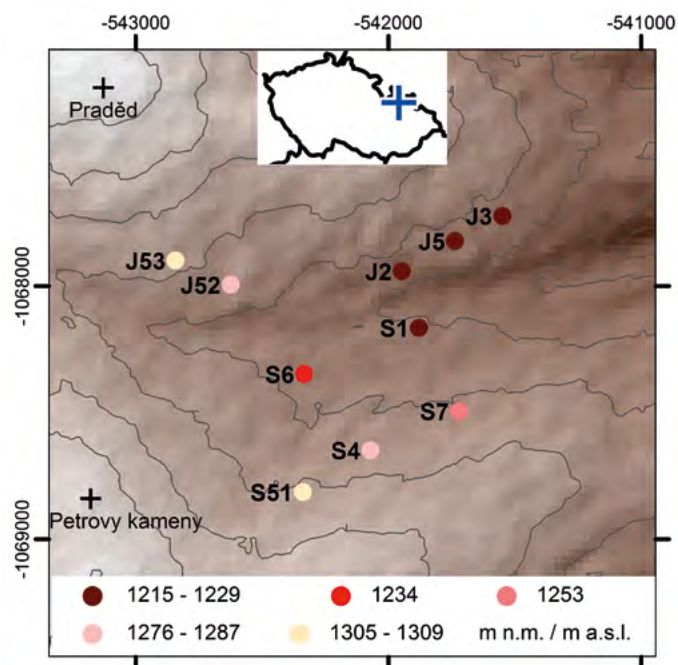
Území bylo v minulosti ovlivněno antropogenními faktory různé intenzity. S intenzivnějším hospodářským využíváním lesů v širším okolí se započalo pravděpodobně na počátku 17. století při rozvoji místních železáren. V některých porostech byla prováděna pouze toulavá těžba nebo hospodaření „sečí průběrnou“ s ponecháním části starých porostů nebo jednotlivých výstavků (HOŠEK 1970). Intenzivnější těžební aktivity dospěly do zájmového území zřejmě až ve druhé polovině 18. století (ČADA, SVOBODA 2012). Dendrochronologické analýzy vzhledem k zjištěnému věku některých stromů též potvrdily, že ne všechny porosty se utvářely na plochách bez starších stromů. Studované porosty vznikaly zhruba v letech 1770–1880 (ČADA, SVOBODA 2012). S přihlédnutím ke způsobu vzniku, převažující přirozené obnově a následnému nerušenému vývoji byla umožněna formace řady pralesovitých charakteristik (ČADA, SVOBODA 2012).

Sběr dat

Zájmové území bylo rozčleněno na 10 přibližně stejně velkých segmentů (5 na severní a 5 na jižní expozici), které byly voleny tak, aby došlo k vyloučení okrajového efektu, tj. okraje porostů, okolí cest, rokle apod., a zároveň se záměrem co nejreprezentativnějšího zastoupení stanovištních charakteristik a prostorové struktury porostů. Do každého segmentu byl náhodným vygenerováním souřadnic umístěn bod, který následně představoval střed kruhové plochy. Plošná velikost kruhových ploch byla 3000 m². Na každé ploše byly geodeticky zaměřeny technologií FieldMap[®] (Monitoring and Mapping Solutions, Ltd.; www.fieldmap.cz) všechny stojící živé a odumřelé stromy nad 10 cm s výčetní tloušťkou 1,3 m nad zemí (dále DBH). U každého stojícího kmene byl určen druh, byla změřena DBH, výška a horizontální korunová projekce. Celkový stupeň zápoje byl následně pro každou plochu spočten jako součet korunových projekcí všech stromů.

Pro analýzu věku stromů byl z každého živého stromu na ploše odebrán vývrt přírůstovým nebozezem ve výšce 0,5 m nad terénem. V laboratoři byly vývrty vysušeny, nalepeny do dřevěných prken s drážkami a seříznuty žiletkou. Na každém vývrtu byly měřeny šířky letokruhů pomocí posuvného stolku Lintab připojeného k počítači s programem TspWin s přesností na 0,01 mm (www.rinntech.com). Letokruhové série byly v programu Past4 (KNIBBE 2007) sledovány metodou tzv. křížového datování, při které byly přidány chybějící, nebo odebrány nepravé letokruhy. K počtu let v přírůstové řadě každého stromu byl dopočítáván počet chybějících letokruhů do dřene v případě, že vývrtem nebyl trefen střed. Vzdálenost do středu byla odhadnuta podle zakřivení letokruhů nejbližších ke středu s pomocí průhledného papíru s natištěnými soustřednými kružnicemi. Získaná vzdálenost byla vydělena průměrnou šířkou prvních pěti letokruhů. Věk stromu ve výšce 0,5 m nad terénem byl následně určen součtem křížově datovaných letokruhů na vývrtu s případným počtem letokruhů chybějících do středu. Skutečný věk stromu je vyšší z důvodu vrtání nad místem vyklíčení, ale protože se počet let nutných k dosažení výšky vrtání může u smrků rostoucích v přirozených podmínkách velmi lišit (NIKLAŠSON 2002), nesnažili jsme se skutečný věk odhadnout a dále popisovaný věk odpovídá kalendářnímu roku, kdy strom dosáhl výšky 0,5 m nad terénem.

Studijní plochy byly rozděleny na dvě skupiny podle expozice, tj. sever (plochy č. 1, 4, 6, 7, 51) a jih (plochy č. 2, 3, 5, 52, 53), dále jako



Obr. 1. Mapa zájmového území a lokalizace výzkumných ploch společně s vyznačením jejich nadmořské výšky (barva) a expozice (severní – S, jižní – J)

Fig. 1. Map of the study area and location of plots including their altitude (colour) and aspect (northern – S, southern – J)

plochy S a J, resp. S1 až S51, J2 až J53. Nadmořská výška každé plochy byla odečtena z digitálního modelu terénu na základě GPS souřadnic plochy (ASTER V002, METI/NASA, Japan/USA, <http://reverb.echo.nasa.gov>). Základní charakteristiky jednotlivých ploch jsou shrnuty v tab. 1, porostní charakteristiky jednotlivých ploch v tab. 2, výsledné rozmístění ploch předkládá obr. 1.

Statistická analýza

Nejprve byla testována závislost struktury porostů na věkové distribuci stromů (rozptyl, medián), nadmořské výšce a expozici svahu. Závislosti byly zjišťovány pomocí lineárního modelu. Jednotlivé testované parametry byly prezentovány DBH živých stromů (rozptyl, medián), výškou živých stromů (rozptyl, medián, horní výška $h_{10\%}$), DBH odumřelých stromů (rozptyl, medián) a stupněm zápoje na jednotlivých plochách. Rozptyl (míra variability) byl vyjádřen pomocí mezikvartilového rozpětí ($IQR = q_3 - q_1$, kde q_3 představuje třetí kvartil a q_1 představuje první kvartil). V případě nadmořské výšky a expozice svahu jsme u živých stromů testovali závislost s DBH (rozptyl, medián), výškou (rozptyl, medián, horní výška $h_{10\%}$), u odumřelých stromů s DBH (rozptyl, medián). Věkový rozptyl a medián věku byl testován pouze s parametry živých stromů. Věkový rozptyl byl testován s DBH (rozptyl), výškou (rozptyl), medián věku s DBH (medián), výškou (medián, horní výška $h_{10\%}$). Věk (rozptyl, medián), nadmořská výška

a expozice svahu byly testovány se stupněm zápoje. Kvůli interpretaci předchozích výsledků jsme testovali i vzájemný vztah věkové struktury s nadmořskou výškou a expozicí svahu. Výpočty byly provedeny v programech MS Excel 2010 a R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2014).

VÝSLEDKY

Věk a struktura porostů

Věková struktura porostu měla signifikantní vliv na jeho strukturu a velikost stromů. Výsledky ukázaly signifikantní závislost rozptylu DBH ($R^2 = 0,89$; $p < 0,0001$) a rozptylu výšek živých stromů ($R^2 = 0,69$; $p = 0,0029$) s rozptylem věku. V obou případech se jednalo o pozitivní vztah, kdy rozptyly DBH a výšek stromů rostly se zvyšující se variabilitou věku. Taktéž velikost stromů byla průkazně závislá na věku, přičemž se stoupajícím mediánem věku se signifikantně zvyšoval medián výšky ($R^2 = 0,60$; $p = 0,0088$) a horní výška ($R^2 = 0,57$; $p = 0,0112$). Vztah mediánu DBH s mediánem věku byl nesignifikantní, taktéž závislost stupně zápoje na věku (rozptyl, medián) byla neprůkazná.

Nejvyšší věk byl zjištěn u stromu na ploše J3 (smrk ztepilý, 416 let, DBH 79,3 cm, výška 26,0 m, údaj zjištěn v roce 2012), zároveň byl zde

Tab. 1.

Základní charakteristiky výzkumných ploch
Basic characteristics of the research plots

Plocha/Plot	S1	S4	S6	S7	S51	J2	J3	J5	J52	J53
Nadmořská výška/Altitude [m]	1216	1276	1234	1253	1305	1215	1229	1228	1287	1309
Věk _{IQR} */Age _{IQR} *	45	22	77	114	114	25	148	40	14	17
Věk** _{median} /Age _{median}	1831	1819	1842	1847	1883	1849	1841	1831	1863	1873
Lesní typ/Ecosite	8S	8S	8V	8S	8Z	8S	8S	8S	8S	8S

Tab. 2.

Porostní charakteristiky výzkumných ploch
Stand characteristics of the research plots

Plocha/Plot	S1	S4	S6	S7	S51	J2	J3	J5	J52	J53
Živé stromy/Living trees										
DBH _{median} [cm]	58,1	49,5	61,7	44,6	43,0	47,2	43,3	49,6	45,0	43,9
DBH _{IQR} [cm]	23,0	18,4	23,4	30,6	26,0	16,3	40,1	16,1	13,3	14,6
h_{median} [m]	22,7	19,6	22,1	20,7	14,9	23,0	22,2	23,6	18,4	14,0
h_{IQR} [m]	3,1	4,1	5,0	12,2	6,5	5,1	19,0	1,3	3,8	4,0
$h_{10\%}$ [m]	26,6	24,0	25,8	24,2	19,3	27,8	26,3	27,0	23,2	19,3
Zápoj/Canopy closure [%]	31	22	25	33	34	58	48	16	41	34
Odumřelé stromy/Dead trees										
DBH _{median} [cm]	39,0	45,5	45,7	40,0	35,5	19,0	42,1	34,9	26,5	24,5
DBH _{IQR} [cm]	24,8	21,2	40,7	35,0	16,8	11,0	28,7	27,9	14,8	31,0

DBH_{median}, DBH_{IQR} – střední hodnota a mezikvartilový rozptyl výčetní tloušťky/mean and interquartile range diameter at breast height; h_{median} , h_{IQR} – střední hodnota a mezikvartilový rozptyl výšky/mean and interquartile range tree height; $h_{10\%}$ – horní výška/dominant height

zaznamenán nejvyšší věkový rozptyl (148 let). Medián věku stromů (kalendářní rok dosažení výšky odběru vývrvtů) na všech zkoumaných plochách byl 1846 (± 55 Standard Deviation, SD).

Gradient nadmořské výšky a struktura porostů

Nadmořská výška neměla významný vliv na rozmanitost porostní struktury. Výšková variabilita a variabilita DBH nevykazovaly průkaznou závislost na gradientu nadmořské výšky. Nicméně výsledky ukázaly, že nadmořská výška má signifikantní vliv na absolutní velikost stromů. I v tomto případě na medián výšky ($R^2 = 0,92$; $p < 0,0001$) a horní výšku stromů ($R^2 = 0,92$; $p < 0,0001$), jejichž vztah k výškovému gradientu byl negativní, oba parametry se se zvyšující nadmořskou výškou snižovaly. Rozdíl mediánu porostní výšky činil ve studovaném gradientu 1215–1309 m n. m. přibližně 9 m (pokles \sim o 39 %), snížení horní výšky porostů bylo přibližně o 8,5 m (pokles \sim o 30 %). V případě mediánu DBH živých a odumřelých stromů a stupně zápoje byla závislost na nadmořské výšce neprůkazná.

Expozice a struktura porostů

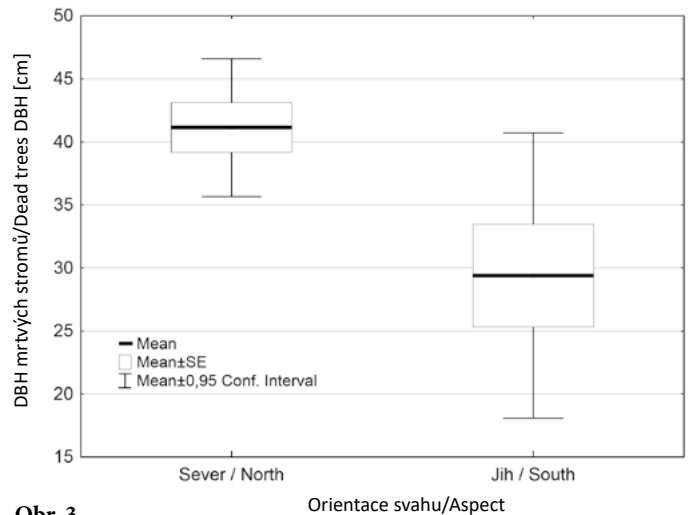
Variabilita DBH živých a odumřelých stromů a výšková variabilita živých stromů na jednotlivých plochách nebyla závislá na expozici svahu. Nebyl zjištěn ani vztah expozice s absolutní velikostí živých stromů (medián DBH, výškový medián a horní výška). Stupeň zápoje taktéž nevykazoval žádnou závislost s expozicí. Prokázali jsme pouze signifikantní závislost expozice a mediánu DBH odumřelých stromů ($R^2 = 0,46$; $p = 0,0391$). Větší DBH odumřelých stromů se vyskytovala na severní expozici ve srovnání s jižní expozicí (obr. 2 a 3). Odumřelé stromy vykazovaly na severní expozici medián DBH 39,2 cm ($\pm 18,8$ SD), na jižní 31,0 cm ($\pm 16,6$ SD).

Medián DBH živých stromů na severní expozici byl 49,8 cm ($\pm 19,0$ SD), na jižní expozici 45,8 cm ($\pm 16,1$ SD). Medián výšky živých stromů na severní expozici činil 19,1 m ($\pm 6,0$ SD), na jižní expozici 21,0 m ($\pm 6,9$ SD). Severní expozice vykazovala průměrný zápoj 29 % (± 5 SD), jižní 39 % (± 16 SD). Výškový gradient ploch na severní a jižní

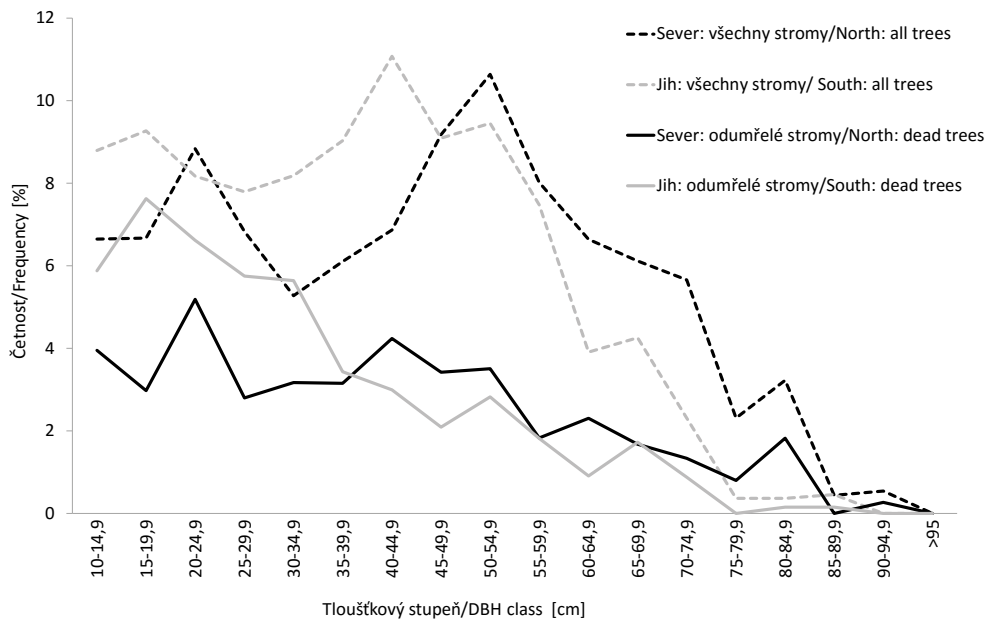
expozici byl analogický (severní expozice: 1216–1305 m n. m.; jižní expozice: 1215–1309 m n. m., srv. obr. 1).

Vztah vysvětlujících proměnných

Pro lepší interpretaci výsledků jsme testovali závislost věkové struktury s nadmořskou výškou a expozicí. Signifikantní vztah byl zjištěn pouze mezi mediánem věku a nadmořskou výškou ($R^2 = 0,44$; $p = 0,0359$), který byl negativní, tj. věk stromů se se stoupající nadmořskou výškou snižoval. Závislost věkového rozptylu na nadmořské výšce prokázána nebyla. Rovněž nebyl zjištěn vztah věku (medián, rozptyl) s expozicí.



Obr. 3. DBH odumřelých stromů na severní a jižní expozici
Fig. 3. Dead trees DBH within northern and southern exposure



Obr. 2. Průměrné tloušťkové četnosti odumřelých stromů a součtu živých a odumřelých stromů na severní a jižní expozici
Fig. 2. The average diameter distribution of dead trees and sum of living and dead trees within northern and southern exposure

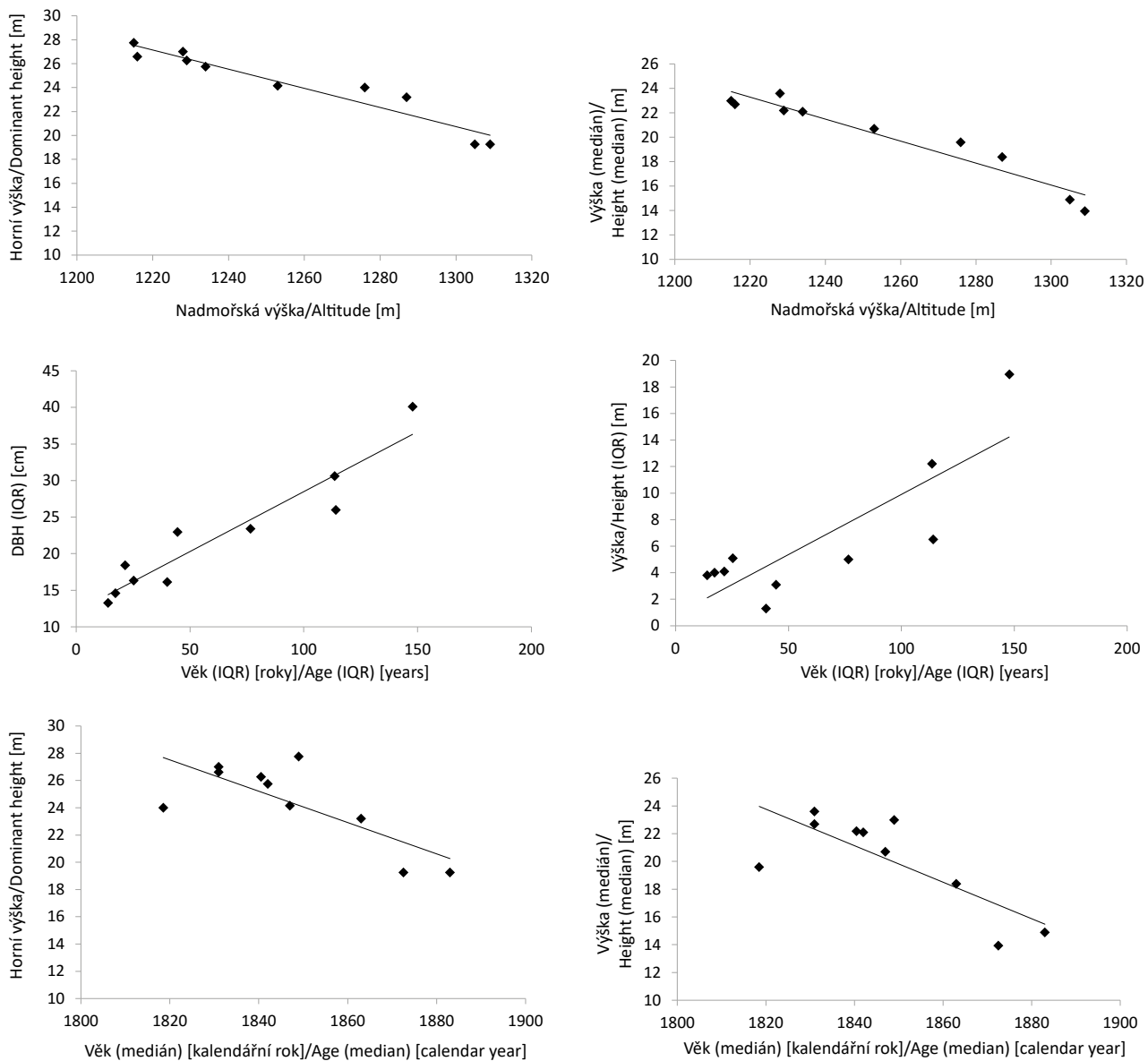
Medián věku (kalendářní rok dosažení výšky odběru vývrtů) na obou expozicích byl obdobný, na severní expozici 1834 (± 59 SD), na jižní expozici 1851 (± 51 SD). Výsledky všech výpočtů jsou shrnuty v tab. 3, průkazné závislosti zobrazuje obr. 4.

DISKUSE

V této studii jsme testovali hypotézu, že struktura porostů přirozené horské smrčiny 8. lesního vegetačního stupně v centrální části Hrubého Jeseníku je výsledkem vlivu věku (historie porostů), nadmořské výšky a expozice svahu. Naše studie si kladla tyto otázky: Jsou pro výslednou strukturu porostů důležitější stanovištní podmínky, nebo historie porostu? Je struktura porostů blíží se horní hranici lesa na edaficky a klimaticky extrémnějších stanovištích odlišná? Jaký má vliv expozice svahu na výslednou strukturu a absolutní velikost stromů?

Pro popis struktury a růstových parametrů byly použity DBH a výška živých stromů, DBH odumřelých stromů a stupeň zápoje. Nejvýznamnějším faktorem ovlivňujícím stávající strukturu porostů je jejich historie. Jedině rozptyl věku stromů měl prokazatelný vliv na heterogenitu struktury horské smrčiny (DBH a výška). Medián věku zároveň ovlivňoval absolutní velikost stromů (výšku). Podmínky prostředí (nadmořská výška) též prokazatelně ovlivňovaly pouze absolutní velikost (výšku), kterou stromy dosáhly. Vliv expozice svahu prokázán nebyl a ve srovnání s věkem a nadmořskou výškou má zřejmě na strukturu porostů zanedbatelný vliv.

Naše studie potvrdila hypotézu, že historie porostů je zásadním faktorem, který determinuje jejich horizontální a vertikální strukturu. Změny ve věkové struktuře porostů jsou výsledkem přirozených (PANAYOTOV et al. 2011) nebo antropogenních (těžba, pastva) disturbancí, resp. jejich kombinace (BRŮNA et al. 2013). Prostorová a časová variabilita přirozených disturbancí je značně variabilní (ZIELONKA et al. 2010; PANAYOTOV et al. 2015), a proto i výsledná porostní struktura



Obr. 4.

Grafické znázornění výsledků lineárního modelu zobrazující signifikantní vztahy; IQR představuje mezikvartilový rozptyl

Fig. 4.

Results of linear model showing significant relationships; IQR represents the interquartile range

může být různá. V případě silného narušení, při kterém odumřela většina stromů v porostu, bude struktura následně vznikajícího porostu spíše uniformní (HOLEKSA et al. 2006). Naopak, nižší síla disturbancí dovoluje vzniku porostů s komplikovanější strukturou (PANAYOTOV et al. 2015). Nicméně u horských smrčín je nutné počítat též s interakcí gradace lýkožrouta smrkového, která sílu a rozsah disturbance zvyšuje (ØKLAND, BJØRNSTAD 2006). Stejný princip platí pro věkovou strukturu. Pravidelné silné disturbance neumožňují smrku dosáhnout vyššího, resp. maximálního věku (PANAYOTOV et al. 2015). Věk stromů a porostů je zásadní pro dynamiku lesního ekosystému, resp. managementová opatření, protože se zvyšujícím se věkem narůstá predispozice na narušení vichřicí a lýkožroutem smrkovým (SEIDL et al. 2011; THOM et al. 2013; HOLEKSA et al. 2016). BRŮNA et al. (2013) považuje věk za nejvýznamnější prediktor predispozice na narušení, kde nadmořská výška a topografie terénu hraje poměrně menší roli.

V této práci jsme naopak nepotvrdili hypotézu, že se zvyšující se extremitou stanoviště a přírodních podmínek (nadmořskou výškou) se zvyšuje rozmanitost porostní struktury. Rozmanitost výšek a DBH stromů byla závislá pouze na věkové struktuře, tj. na historii porostu. Potvrdili jsme tedy logický předpoklad, že s rostoucí variabilitou věku roste i variabilita velikostí stromů a s rostoucím mediánem věku roste také střední velikost stromů v porostu. Těsnější vztah byl prokázán v případě výšek, a to pravděpodobně z toho důvodu, že tloušťka stromu je více ovlivňována dalšími netestovanými parametry porostu či prostředí. Například celkový zápoj, u kterého se ukázalo, že nemá průkazný vztah s věkem porostu, může mít vliv na DBH jednotlivých stromů. Zápoj může být výsledkem hustoty stromů, která je pravděpodobně dána způsobem vzniku porostu a počáteční hustotou zmlazení (ČADA, SVOBODA 2012).

Zjistili jsme též snižování věku se zvyšující se nadmořskou výškou. Jedním z důvodů je pravděpodobnost vyšší frekvence narušení v relativně vyšších nadmořských výškách (SCHELHAAS et al. 2003). Pravděpodobnějším vysvětlením jsou těžební aktivity prováděné na studovaném území na konci 18. a počátkem 19. století (HOŠEK 1970), resp. kombinace vichřice a antropogenního vlivu (ČADA, SVOBODA 2012).

Fyziografické faktory jako nadmořská výška mají na strukturu porostů menší vliv a souvisí spíše s absolutními hodnotami, kterých stromy v daných klimatických a stanovištních podmínkách dosahují. Naopak jsme neprokázali, že by stanoviště mělo vliv na rozmanitost struktury porostu. Naše výsledky potvrdily hypotézu, že nadmořská výška prokazatelně ovlivňuje výšku porostu. Gradient nadmořské výšky činil v této studii přibližně 100 m. Rozdíl v horní výšce porostů byl v tomto gradientu přibližně 8,5 m. SVOBODA (2005) zjistil v oblasti Trojmezí na Šumavě v obdobném gradientu téměř totožný rozdíl v horní výšce stromů. Výsledky korespondují taktéž s dalšími pracemi, ve kterých byl fenomén snižování výškového růstu smrku se stoupající nadmořskou výškou a přibližováním se ke své horní hranici prokázán (HOLEKSA et al. 2006; TJOELKER et al. 2007). Potvrzujeme rovněž hypotézu, že se zvyšováním gradientu nadmořské výšky dochází ke snižování střední hodnoty výšky porostů (TJOELKER et al. 2007), její zjištěný pokles byl o něco větší než u horní výšky. Naopak, naše studie neprokázala snižování DBH živých a odumřelých stromů se stoupajícím gradientem nadmořské výšky. Výsledky potvrzují malou odezvu DBH na změnu převýšení (PAULSEN et al. 2000; HOLEKSA et al. 2006). Ve srovnání s výškou porostu DBH reaguje významněji na jeho hustotu (TJOELKER et al. 2007). Rovněž stupeň zápoje se s nadmořskou výškou nemění, což ukazuje na obdobnou prostorovou strukturu napříč studovaným gradientem.

Tab. 3.
Výsledky hodnocení pomocí lineárního modelu
The evaluation results using linear model

Proměnná/Variable	Věk _{IQR} /Age _{IQR} *		Věk** _{medián} /Age _{medián}		Nadmořská výška Altitude		Expozice/Aspect	
	R ²	p-value	R ²	p-value	R ²	p-value	R ²	p-value
Živé stromy/Living trees								
DBH _{medián}	-	-	0,27	0,1212	0,27	0,1219	0,21	0,1866
DBH _{IQR}	0,89	0,0000	-	-	0,07	0,4593	0,70	0,4617
h _{medián}	-	-	0,60	0,0088	0,92	0,0000	0,00	0,9222
h _{IQR}	0,69	0,0029	-	-	0,02	0,6931	0,00	0,9017
h _{10%}	-	-	0,57	0,0112	0,92	0,0000	0,02	0,7219
Zápoj/Canopy closure	0,02	0,6952	0,13	0,3068	0,02	0,7116	0,19	0,2018
Odumřelé stromy/Dead trees								
DBH _{medián}	-	-	-	-	0,03	0,6264	0,46	0,0391
DBH _{IQR}	-	-	-	-	0,02	0,6846	0,08	0,4277
Proměnná/Variable	Věk _{IQR} /Age _{IQR} *		Věk** _{medián} /Age _{medián}					
	R ²	p-value	R ²	p-value				
Nadmořská výška/Altitude	0,02	0,7150	0,44	0,0359				
Expozice/Aspect	0,08	0,4430	0,03	0,6147				

DBH_{medián}, DBH_{IQR} – střední hodnota a mezikvartilový rozptyl výčetní tloušťky/mean and interquartile range diameter at breast height
h_{medián}, h_{IQR} – střední hodnota a mezikvartilový rozptyl výšky/mean and interquartile range tree height; h_{10%} – horní výška/dominant height

* Rozptyl (IQR) byl vypočten jako mezikvartilový rozptyl (rozdíl kvartilů)/Range (IQR) was calculated as interquartile range (difference between quartiles)

** Věk stromu odpovídá kalendářnímu roku, kdy strom dosáhl výšky 0,5 m nad zemí/Tree age represents the calendar year when the tree reaches the height of 0.5 m above the ground

Hypotézu vlivu expozice svahu na strukturu horního stromového patra naše studie nepotvrdila. Signifikantní závislost byla prokázána pouze v případě mediánu DBH odumřelých stromů. Odumřelé stromy se na severní expozici nacházely převážně ve vyšších tloušťkových stupních ve srovnání s jižní expozicí (obr. 2 a 3). Jedním z důvodů mortality stromů v nižších tloušťkových třídách na jižním svahu může být probíhající autoredukce (HOLEKSA et al. 2006). Dalším vysvětlením je odlišná historie porostů na obou expozicích. Při studiu přírůstků smrku v Krkonoších nebyl potvrzen rozdíl mezi severní a jižní expozicí, stromy reagovaly na klimatické faktory na jednotlivých expozicích obdobně (SANDER et al. 1995). Obecně má expozice pravděpodobně významnější ekologickou důležitost v regionech s větší členitostí terénu, vyššími sklonky svahu a více kontinentálním klimatem, než v relativně vlhčích, větrnějších a méně členitých sudetských pohorích (TREML et al. 2012). Menší sklon svahu souvisí s menšími rozdíly v solární radiaci mezi expozicemi, vyšší větrnost zároveň vyrovnává teplotní extrémy. Také v důsledku zápoje stromového patra a zastínění přízemních vrstev se může expoziční efekt projevovat méně (PAULSEN, KÖRNER 2001).

Potvrzujeme, že fyziografické faktory (nadmořská výška a expozice svahu) nemají tak významný vliv na strukturu porostů jako jejich historie. Vliv disturbancí, resp. cíleného managementu může do značné míry překrýt vliv faktorů prostředí. Historie porostů je tedy primárním faktorem určující jejich strukturu (BALANDA et al. 2013; BRŮNA et al. 2013; PANAYOTOV et al. 2015).

ZÁVĚR

Nejvýznamnější vliv na strukturu horního stromového patra přirozené horské smrčiny v Hrubém Jeseníku měla historie (věková struktura) samotného porostu. Věková struktura vykazovala signifikantní vliv na střední hodnoty a rozptyly DBH a výšek. Zjistili jsme rovněž snižování věku se stoupající nadmořskou výškou. Naopak, rozmanitost porostní struktury nebyla závislá na fyziografických faktorech (nadmořská výška, expozice), pouze absolutní výška stromů byla ovlivněna nadmořskou výškou. Vliv expozice nebyl statisticky průkazný s výjimkou mediánu DBH odumřelých stromů.

Historie porostů je tedy zásadním faktorem determinujícím jejich aktuální stav. Tento fakt by měl být respektován obzvláště v managementu chráněných území. Prostřednictvím narušení vzniká v lesním ekosystému nové heterogenní prostředí označované jako biologické dědictví (LINDENMAYER, FRANKLIN 2002). V horských smrčinách je reprezentováno změnou struktury (SPROULL et al. 2015), akumulací tlejícího dřeva (MÜLLER, BÜTLER 2010) a heterogenitou sukcesních procesů (WINTER et al. 2015). Pokud je cílem managementu chráněných území ochrana biologické rozmanitosti, ochrana nově vzniklého prostředí po narušení by měla být prioritou (MÜLLER et al. 2010). Naopak, zasahování do vývoje přirozených horských lesů například formou asanačních těžeb vede zpravidla ke strukturální homogenizaci – zvýšení podílu fyzicky starších porostů na větších plochách. Takové porosty jsou posléze více náchylné na narušení větrem a lýkožroutem smrkovým (BRŮNA et al. 2013; THOM et al. 2013). SEIDL et al. (2011) tvrdí, že homogenizace struktury a druhového složení v průběhu minulých dekád přispěla k výskytu nedávných rozsáhlých disturbancí minimálně ve stejné míře jako klimatická změna. Je tedy nutné zvažovat míru intervence do lesního ekosystému s ohledem na dlouhodobý dopad na jeho strukturu. Na základě výše uvedeného lze vyvodit, že managementové zásahy mají významnější dopad na strukturu porostů a jeho následnou dynamiku, než faktory prostředí.

V případě bezzásahového managementu v horských smrčinách se toto území může stát zdrojem šíření lýkožrouta smrkového do smrkových porostů mimo bezzásahové území. Z toho důvodu by měla být vymezena nárazníková zóna o šířce minimálně 500 m (např. WICHMANN, RAVN 2001) za účelem maximálního zamezení šíření kůrovců do navazujících porostů mimo území ponechané samovolnému vývoji.

Tato nárazníková zóna by měla tvořit bariéru mezi chráněným územím a navazujícími hospodářskými porosty (NIKOLOV et al. 2014) se strukturou a druhovým složením, které bude pro podkorní hmyz co nejméně atraktivní.

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

- BALANDA M., PITTNER J., SANIGA M., JAŽUŇ J., DANKOVÁ L., ĎURIŠ M. 2013. Stand dynamics of the subalpine spruce (*Picea abies* L. Karst) forest – a disturbance driven development. *Šumarski list*, 7–8: 379–385.
- 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: 51–68.
- BRŮNA J., WILD J., SVOBODA M., HEURICH M., MÜLLEROVÁ J. 2013. Impacts and underlying factors of landscape-scale, historical disturbance of mountain forest identified using archival documents. *Forest Ecology and Management*, 305: 294–306.
- CARLETTI P., VENDRAMIN E., PIZZEGHELLO D., CONCHERI G., ZANELLA A., NARDI S., SQUARTINI A. 2009. Soil humic compounds and microbial communities in six spruce forests as function of parent material, slope aspect and stand age. *Plant and Soil*, 315: 47–65. DOI: 10.1007/s11104-008-9732-z
- 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. Jeseník, Správa CHKO Jeseníky: 37 s.
- DEMEK J., MACKOVČIN P. 2006. Zeměpisný lexikon ČR: Hory a nížiny. Brno, AOPK ČR: 582 s.
- FRELICH L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen–deciduous forests. New York, Cambridge University Press: 266 s. Cambridge Studies in Ecology
- HICKS R.R.J., FRANK P.S.J. 1984. Relationship of aspect to soil nutrients, species importance and biomass in a forested watershed in West Virginia. *Forest Ecology and Management*, 8: 281–291. DOI: 0.1016/0378-1127(84)90060-4
- 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.
- HOLEKSA J., ZIELONKA T., ŽYWIEC M., FLEISCHER P. 2016. Identifying the disturbance history over a large area of larch–spruce mountain forest in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 361: 318–327.
- HOŠEK E. 1970. K otázce vývoje škod abiotickými vlivy v lesích Hrubého Jeseníku. In: Campanula. Sborník chráněné krajinné oblasti Jeseníky. Ostrava, Krajské středisko státní památkové péče a ochrany přírody, 1: 13–21.
- KNIBBE B. 2007. Past 4, Personal analysis system for tree-ring research, Version 4.2. Vienna, SCIE M: 161 s.

- KORPEL Š. 1991. Pestovanie lesa. Bratislava, Veda: 465 s.
- KRUMM F., KULAKOWSKI D., SPIECKER H., DUC P., BEBI P. 2011. Stand development of Norway spruce dominated subalpine forests of the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 262: 620–628. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.04.030
- KULAKOWSKI D., BEBI P. 2004. Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen*: 47–54.
- LEONELLI G., PELFINI M., BATTIPAGLIA G., CHERUBINI P. 2009. Site-aspect influence on climate sensitivity over time of high-altitude *Pinus cembra* tree-ring network. *Climate Change*, 96: 185–201.
- LINDENMAYER D.B., FRANKLIN J.F. 2002. Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach. Washington DC, Island Press: 351 s.
- MÍCHAL I., PETŘÍČEK V. 1999. Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. Praha, Agentura ochrany přírody a krajiny v ČR: 714 s.
- MÜLLER J., BÜTLER R. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests *European Journal of Forest Research*, 129 (6): 981–992. DOI: 10.1007/s10342-010-0400-5
- 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.
- NAVAS A., MACHÍN J., BEGUERÍA S., LÓPEZ-VICENTE M., GASPÁR L. 2007. Soil properties and physiographic factors controlling the natural vegetation re-growth in a disturbed catchment of the Central Spanish Pyrenees. *Agroforestry Systems*, 2: 173–185.
- NEUHÄUSLOVÁ Z. 2001. Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky, Praha, Academia: 341 s.
- NIKLAŠSON M. 2002. A comparison of tree age determination methods for suppressed Norway spruce: implication for age structure analysis. *Forest Ecology and Management*, 161: 279–288. DOI: 10.1016/S0378-1127(01)00500-X
- NIKOLOV CH., KONŌPKA 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.
- ØKLAND B., BJØRNSTAD O. N. 2006. Ecology. A resource-depletion model of forest insect outbreaks. *Ecology*, 87: 283–290.
- 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. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.04.013
- PANAYOTOV M., BEBI P., TSVETANOV N., ALEXANDROV N., LARANJEIRO L., KULAKOWSKI D. 2015. The disturbance regime of Norway spruce forests in Bulgaria. *Canadian Journal of Forest Research*, 45: 1143–1153. DOI: 10.1139/cjfr-2014-0505
- PAULSEN J., WEBER U.M., KÖRNER C. 2000. Tree growth near treeline: abrupt or gradual reduction with altitude? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32: 14–20.
- PAULSEN J., KÖRNER CH. 2001. GIS – analysis of tree-line elevation in the Swiss Alps suggests no exposure effect. *Journal of Vegetation Science*, 12: 817–824.
- 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/>
- SANDER C., ECKSTEIN D., KYNCL J., DOBRÝ J. 1995. The growth of spruce (*Picea abies* [L.] Karst) in the Krkonoše-(Giant) Mountains as indicated by ring width and wood density. *Annals of Forest Science*, 52 (5): 401–410.
- 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. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2010.09.040
- 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.
- SPROULL G.J., ADAMUS M., BUKOWSKI M., KRZYŻANOWSKI T., SZEW CZYK 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: 261–271. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.06.006
- SVOBODA M. 2005. Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. *Silva Gabreta*, 11: 42–63.
- SZEW CZYK J., SZWAGRZYK J., MUTER E. 2011. Tree growth and disturbance dynamics in old-growth subalpine spruce forests of the Western Carpathians. *Canadian Journal of Forest Research*, 41: 938–944.
- THOM D., SEIDL R., STEYRER G., KREHAN H., FORMAYER H. 2013. Slow and fast drivers of the natural disturbance regime in Central European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 307: 293–302. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.07.017
- TJOELKER M.G., BORATYNSKI A., BUGAŁA W. (ed.) 2007. Biology and ecology of Norway spruce. Dordrecht, Springer: 469 s. *Forestry Sciences*, 78.
- TREML V., PONOCNÁ T., BÜNTGEN U. 2012. Growth trends and temperature responses of treeline Norway spruce in the Czech-Polish Sudetes Mountains. *Climate Research*, 55: 91–103.
- 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.
- WICHMANN L., RAVN H. P. 2001. The spread of *Ips typographus* (L.) (*Coleoptera: Scolytidae*) attacks following heavy winthrow in Denmark, analyzed using GIS. *Forest Ecology and Management*, 262: 31–39.
- WINTER M.-B., AMMER CH., BAIER R., DONATO D. C., SEIBOLD S., MÜLLER J. 2015. Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. *Forest Ecology and Management*, 338: 32–45. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.11.019
- ZIELONKA T., HOLEKSA J., FLEISCHER P., KAPUSTA P. 2010. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, 21 (1): 31–42.

STRUCTURE OF THE NATURAL MOUNTAIN SPRUCE FOREST IN RELATION TO AGE, ALTITUDE AND ASPECT

SUMMARY

Stand structure of the mountain spruce forest is the result of many factors. The most important agents are disturbance and their regimes, which are driven mainly by windthrows and bark beetle outbreaks in mountain spruce forests of Central Europe. The forest structure reflects climatic and physiographic factors, and both direct and indirect anthropogenic influences.

The purpose of this study was to determine to what extent is the structure of natural mountain spruce forest influenced by age structure and site conditions in the Hrubý Jeseník Mts. (Czech Republic).

We tested the relation of the stand structure to (i) the age structure, (ii) altitude, and (iii) slope aspect. The relationship between predictive variables of age structure and (i) altitude and (ii) aspect were also tested. The object of the study was the natural mountain spruce forests in the central part of the Hrubý Jeseník region (Fig. 1).

Using the linear model, we analyzed the relationship of the median and interquartile range of living and dead trees DBH, living trees heights and canopy closure to physiographic factors (aspect and altitude) and age structure. We collected data at 10 randomly generated circular 3000 m² plots, 5 plots within southern and 5 within northern aspect.

All the standing live and dead trees with DBH >10 cm were mapped using the technology FieldMap[®] (Monitoring and Mapping Solutions, Ltd.; www.fieldmap.cz) at each plot. Species (only Norway spruce), DBH, height and horizontal crown projection was measured for each tree. For the analysis of tree ages we extracted an increment core from each living tree at 0.5 m height above the ground. Detailed information about the study plots and stand characteristics are shown in Tab. 1 and 2.

The most important predictor of the stand structure was the tree age structure (related to the stand history). The variability of tree heights and DBHs was related to the age structure only. We confirmed the logical assumptions that with increasing variability of ages the variability of tree sizes also increases. The absolute tree sizes increase with increasing median age (Fig. 4). We found a closer relationship in the case of tree heights, probably due to the fact that tree DBHs are more influenced by other untested stand and environmental features. Tree ages also decreased with increasing altitude, and the relation of the slope aspect to age structure was not significant.

On the contrary, stand structure variability was not related to the physiographic factors (altitude, slope aspect). We found significant influence of altitude on median tree heights (Fig. 4). The impact of the slope aspect was not statistically significant, with the exception of median dead tree DBHs (Fig. 3). Dead trees within the northern slope had higher DBHs in comparison to the southern slope (Fig. 2). It can indicate an ongoing process of self-thinning on the southern slope. The results are summarized in Tab. 3.

Stand history is the crucial factor determining the current stand state. This fact should be respected in the protected areas management, especially. Disturbances generate a new heterogeneous environment, well-known as the "biological legacy". Biological legacies of the natural mountain spruce forests are represented by altering the structure, accumulation of dead wood and heterogeneity of succession processes. If the management goal is the conservation of biological diversity, conservation of the environment newly created after disturbance should be prioritized. On the contrary, human intervention into the natural processes of the natural mountain forests e.g. by salvage logging can lead to the structural homogenization and to the increased proportion of physiologically older stands. Such stands are more susceptible to wind and bark beetle disturbances. It is therefore necessary to consider the degree of intervention to the forest ecosystems in protected areas with regard to the long-term impact to the forest structure.

On the basis of the results, it can be concluded that active management can have more notable impact to the forest structure and dynamics than environmental factors. In case of non-intervention management of the mountain spruce forests, the area becomes a potential source of bark beetle spreading into the neighboring stands. At least 500 m wide buffer zone should be designed around the non-intervention areas to maximally prevent the bark beetle spreading into commercial stands outside the areas.

Zasláno/Received: 07. 04. 2016

Přijato do tisku/Accepted: 07. 06. 2016