

ZMĚNY POROSTNÍ STRUKTURY, MNOŽSTVÍ A KVALITY MRTVÉHO DŘEVA V HORSKÉ SMRČINĚ PO VELKOPLOŠNÉ DISTURBANCÍ

CHANGES IN STAND STRUCTURE, DEAD WOOD QUANTITY AND QUALITY IN MOUNTAIN SPRUCE FOREST AFTER SEVERE DISTURBANCE

JAROSLAV ČERVENKA^{1,2)} ✉ - RADEK BAČE²⁾ - JITKA ZENÁHLÍKOVÁ¹⁾ - MIROSLAV SVOBODA²⁾

¹⁾Národní park Šumava, Sušická 399, CZ - 341 92 Kašperské Hory, Czech Republic

²⁾Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Kamýcká 1176, CZ - 165 21 Praha, Czech Republic

✉ e-mail: jaroslav.cervenka@npsumava.cz

ABSTRACT

Between 2007 and 2010, in the area of the most preserved subalpine old-growth forests in the Czech Republic (Šumava National Park, Trojmezna Reserve), windstorm and subsequent bark beetle outbreak caused the death of parent stands (15% and 85% of trees, respectively). The aim of this study was to describe the changes in stand structure characteristics in interaction with altitude, and determine the changes in amount and qualitative characteristics of dead wood before and after the disturbance. We carried out two measurements on regularly distributed 18 permanent circle plots (0.2 ha), in a 10-year interval (2001 and 2011). Only small numbers of adult trees (DBH \geq 7 cm) survived the disturbance (the mortality rate of original adult trees was 99.4%). The recruitment intensity of new trees (DBH > 7 cm) was 16 trees/ha. New trees were present mostly at lower altitudes/elevation, where the stand was more structurally heterogeneous. DBH had no influence on the decay rate of single trees. The amount of dead wood was 2.5 times higher in 2011 than in 2001, but there was almost no change in the percentages of lying logs and standing snags before (37.6% and 62.4% of the total volume for logs and snags, respectively) and after disturbance (37.2% and 62.8% of the total volume for logs and snags, respectively). The highest increase of lying logs occurred in decay stage II and III (i.e. low and medium level of decayed logs).

Klíčová slova: horský smrkový les, odumřelé dřevo, stupeň rozkladu, *Picea abies*

Key words: subalpine spruce forest, dead wood, decay stage, *Picea abies*

ÚVOD

Velkoplošné přírodní disturbance určující dynamiku lesních ekosystémů (FRELICH 2002; KULAKOWSKI, BEBI 2004), jako jsou vichřice, podkorní hmyz nebo kombinace obou, byly v evropském kontextu dlouho přehlíženy. Převládá názor, že horské smrkové lesy se nacházejí v dynamické rovnováze a jsou charakterizovány vývojovými stadii (např. KORPEL 1989). Vzhledem k tomu, že frekvence a rozsah těchto disturbance se v posledních třech desetiletích zvýšily (LAUSCH et al. 2011), zvýšil se i počet studií zabývajících se velkoplošnými narušeními (SPLECHTNA et al. 2005; HOLEKSA et al. 2007; SVOBODA et al. 2012). Tyto práce dokládají přirozenost a klíčovou roli disturbance v dynamice těchto ekosystémů, formují jejich strukturu a druhové složení (KULAKOWSKI, BEBI 2004; ČADA et al. 2013). Zásadní vliv mají na druhovou biodiverzitu. Disturbance po sobě vždy zanechávají tzv. biologické dědictví, které poskytuje různorodé biotopy pro celou řadu organismů (JONSSON et al. 2005; MÜLLER et al. 2008; SWANSON et al. 2010). Pochopit fungování, změnu a biologický odkaz v přirozeném ekosystému je důležité pro určení budoucího managementu těchto oblastí.

Ve střední Evropě se dochovalo jenom malé množství původních horských smrčin. Část takových porostů můžeme najít na území Národního parku Šumava (NPŠ) při hraničním hřebenu s Německem a Rakouskem. Porosty v této oblasti jsou jedny z nejlépe zachovaných

horských smrčin pralesovitého typu v České republice (MÍCHAL, PE-TRÍČEK 1999). V lednu roku 2007 se přes území NPŠ přehnal ničivý orkán Kyrill, který poškodil desítky hektarů lesa. Samotná zájmová oblast byla postižena roztroušenými skupinami vývrátů. Následkem větrných disturbance došlo ke gradaci lýkožrouta smrkového a postupnému odumírání mateřských porostů. Mezi roky 2008 a 2010 se v této oblasti velkoplošně rozpadlo horní stromové patro (SVOBODA et al. 2012). Díky tomu, že vstupní měření bylo uskutečněno před tímto rozpadem, měli jsme možnost porovnat strukturu porostů před a po rozsáhlé disturbance.

Klíčovým dědictvím zvyšujícím biodiverzitu je tlející dřevo, které dále plní nedocenitelnou roli v koloběhu živin (HOLUB et al. 2001) a v dynamice přirozené obnovy lesních ekosystémů (ZIELONKA 2006a; BAČE et al. 2012). Množství aktuálních studií potvrzuje, že rozpad porostů, prosvětlení a přibytěk tlejícího dřeva má pozitivní vliv na zvyšování biodiverzity široké škály saproxylických organismů (MÜLLER et al. 2010). Ať už se jedná o houby (BADER et al. 1995), mechorosty (ÓDOR et al. 2006), lišejníky (ULICZKA, ANGELSTAM 2000), brouky (MÜLLER et al. 2008), ptáky (BÜTLER et al. 2004) nebo malé savce (SULLIVAN, SULLIVAN 2001). Proto je velmi důležité zhodnotit, jak takovýto rozpad probíhá. Podstatné jsou hlavně jeho kvantitativní a kvalitativní vlastnosti.

Informace o množství a kvalitě tlejícího dřeva v subalpínských oblastech horských smrčín střední Evropy lze nalézt v několika studiích (JEŽEK 2004; ZIELONKA 2006a; HOLEKSA et al. 2007; BAČE et al. 2012). Avšak stále nemáme dostatek informací o tom, jak se promítnou změny související s velkoplošnou disturbancí do kvalitativních a kvantitativních charakteristik tohoto substrátu (KUPFERSCHMID, BUGMANN 2005). V současnosti se objevuje velké množství dat o struktuře lesních porostů, pocházejících z laserového skenování nebo dálkového průzkumu země (HEURICH et al. 2008; YAO et al. 2012; LATIFI et al. 2016). Z těchto dat však nelze zjistit bližší charakteristiky a vlastnosti tlejícího dřeva. Pro jejich určení jsou terestrická měření stále velmi důležitá a nezbytná. Předchozí studie ukazují na rozdílnou disturbanci historii, která zapříčinila i rozdílnou strukturu lesa mezi spodní a horní částí studované lokality (SVOBODA et al. 2012). Tato studie se proto zabývá těmito otázkami: (i) Jak se změnila struktura porostu po velkoplošném rozpadu? (ii) Měla struktura porostu a nadmořská výška vliv na mortalitu? (iii) Vyskytuje se obnova lesa (jedinci, kteří během sledovaného období dosáhli hranice DBH 7 cm) rovnoměrně v celém území? (iv) Jak se změnila kvantitativní a kvalitativní charakteristiky tlejícího dřeva v porostu během sledovaného období?

MATERIÁL A METODIKA

Lokalita

Data byla sbírána v porostech horských smrčín v oblasti Trojmezí. Území je součástí NP Šumava při hraničním hřebenu mezi Třístoličnickem a Trojmeznou horou (48°47'N, 13°49'E). Na mírném severním svahu v nadmořské výšce mezi 1220–1340 m byly založeny tři výškové transeky, na každém z nich bylo vytyčeno 6 ploch (každá o velikosti 0,2 ha), celkem tedy 18 ploch (obr. 1). Transeky byly vytyčeny od spodní hranice porostu a vzdálenost mezi nimi byla 500 m. Vzdálenost středů ploch na ose transektu je 100 m. Cílem tohoto způsobu výběru ploch bylo zachytit spektrum přírodních podmínek dané oblastí a zároveň neovlivnit šetření subjektivním výběrem ploch. Lesní

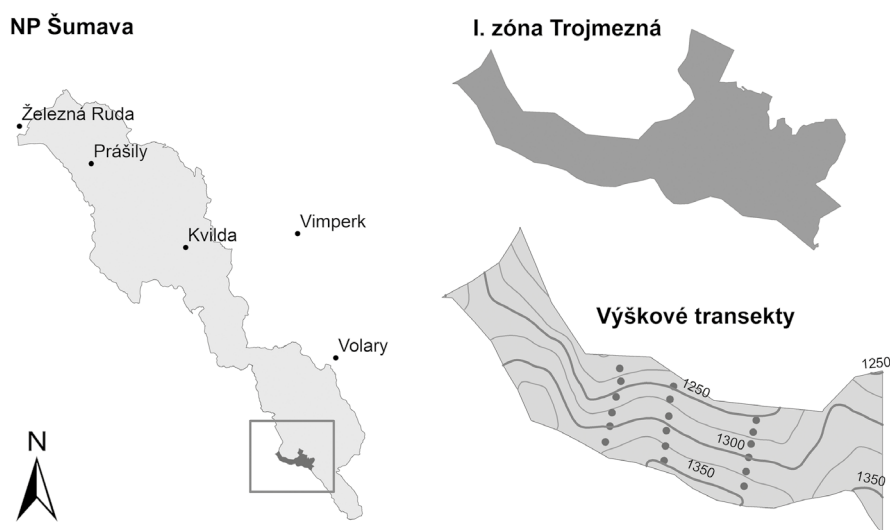
porosty se nacházejí v 8. lesním vegetačním stupni (lvs) a převažujícími soubory lesních typů (SLT) jsou zde 8N, 8K, 8V. Průměrná roční teplota v této oblasti je 4 °C s ročním úhrnem srážek kolem 1200 mm. Rostlinná společenstva jsou klasifikována jako *Athyrio alpestris-Piceetum* (NEUHÄUSLOVÁ 2001). Původní celková zásoba porostu před rozpadem (přes 500 m³ v průměru) byla srovnatelná s prací HOLEKSA et al. (2007) ze západních Karpat, nebo KUPFERSCHMID ALBISETTI (2003) z oblasti Švýcarských Alp, avšak obecně byla vyšší než v podobných přírodních oblastech např. Tater (SANIGA 2001; HOLEKSA, ZIELONKA 2005).

Historie lokality

Vzhledem k odlehlosti a nedostupnosti porostů v oblastech horských smrčín Šumavy nebyla zaznamenána žádná lidská aktivita v těchto lokalitách ještě v polovině 19. století (VYSKOT 1981). Historické lesnické mapy z roku 1874 klasifikují samotnou oblast Trojmezenského pralesa jako prales. Porosty navazující na Trojmezenský prales ze spodní části byly koncem 19. století ovlivněny těžbou (JELÍNEK 2005). Tyto lidské zásahy se však samotného pralesa, tedy naší zájmové oblasti, nedotkly, historicky zde nebyla plánována žádná systematická lidská činnost. Doložena je pouze toulavá seč v nejvyšší položené hřebenové části rezervace na přelomu 18. a 19. století, v ostatních částech rezervace podle historických zdrojů nikdy nedošlo k plánované těžbě (JELÍNEK 1997). V roce 2001 se část sledovaného území nacházela v počáteční fázi stadia rozpadu a bylo zaznamenáno roztroušené odumření jednotlivých stromů (SVOBODA 2005).

Sběr dat

První měření proběhlo po vytyčení ploch v roce 2001, přesný popis metodiky viz SVOBODA (2005). Opakované měření bylo realizováno v roce 2011. Na všech 18 kruhových plochách bylo provedeno mapování pomocí technologie Field-Map. Byly zaměřeny přesné pozice živých stromů (DBH ≥ 7 cm), stojících souší (≥ 1,3 m), ležících kmenů (minimální délka 2 m a průměr na silnějším konci ≥ 0,1 m).



Obr. 1.

Schematická mapa studované oblasti; vlevo – NP Šumava s vymezením zájmové oblasti; vpravo nahoře – vymezení 1. zóny – Trojmezná; vpravo dole – rozmístění tří výškových transektů

Fig. 1.

Study area; the Šumava National Park – study area (left); outline of the 1st zone – Trojmezná (top right); 18 permanent circle plots in three elevation transects (bottom right)

U živých stromů a souší byly ve výčetní výšce měřeny průměry pomocí obvodového měřidla a výšky pomocí přístroje Haglůf VertexIII Hypsometr (výškové rozlišení 0,1 m, vzdálenostní rozlišení 0,01 m). U ležících kmenů byla měřena jejich délka, průměr na obou koncích. Stupeň rozkladu byl určen pomocí hloubky zabodnutí železného hřebu (délka 20 cm, průměr 7 mm) a zařazením do třídy I–V (SIPPOLA, RENVALL 1999):

- I nedávno odumřelý kmen, hřeb lze zarazit minimálně (pouze několik mm), kmen je zcela v kůře, alespoň místy je možno pozorovat živé lýko
- II dřevo je tvrdé, hřeb lze zarazit do hloubky 1–2 cm, většina kmene v kůře (výjimka může být u kmenů odumřelých následkem lýkožrouta smrkového), nelze pozorovat živé lýko
- III dřevo částečně rozložené (uvnitř nebo zvenku), hřeb lze zarazit do hloubky 3–5 cm, kůra se vyskytuje ve velkých kusech nebo už bez kůry
- IV většina dřeva měkká, hřeb lze zarazit celý nebo téměř celý (15–20 cm), vnitřek dřeva může být stále tvrdý, i když vnější část už může být odpadlá
- V dřevo velmi měkké (při manipulaci se rozpadá), kmen většinou pokryt vegetací

U stojících souší byl dále určován typ poškození podle kritérií uvedených v tab. 1. Pro stanovení objemu stojících živých stromů byly použity Hmotové tabulky ÚLT vydané Lesprojektem. Objem stojících souší byl stanoven stejnou metodou a objem upraven o chybějící část odumřelých stromů.

Analýza dat

Pro popis taxačních charakteristik byly použity běžné statistické veličiny (průměr, medián, směrodatná odchylka). Pro určení závislosti DBH na velikosti zlomu byla použita lineární regrese, pro porovnání délky zlomu v různých nadmořských výškách byl použit neparametrický Wilcoxonův test, pro statistické vyhodnocení změny v objemu ležícího dřeva v jednotlivých stupních rozkladu byl použit T-test na hladině významnosti 0,05.

Statistické zpracování bylo provedeno v programu R – 2.14.1.

VÝSLEDKY

Změna struktury lesa po disturbanci

Ve zkoumaných porostech byl ve stromovém patře zastoupen pouze smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) Karst.). Během sledovaného období došlo k odumření 99,4% živých stromů nad 7 cm DBH, zaměřených v roce 2001 (přežily 4 stromy z 667). Vyvráceno větrem bylo 15% zaměřených stromů, zbylé stromy odumřely následkem gradace lýkožrouta smrkového. Z odumřelých stromů 65% stále stojí bez zlomu, nebo pouze s vrškovým zlomem. Korunovým zlomem bylo postiženo 9% stromů a pouze 10% stromů se zlomilo více než o polovinu původní výšky (tab. 2). Závislost délky zlomu na DBH se neprokázala ($R = 0,028$; $p = 0,74$), souše se většinou lámou ve vrcholové části nebo naopak velmi nízko, v polovině délky kmene se zlomilo pouze minimum souší (obr. 2). Nadmořská výška neměla vliv na délku zlomu ($W = 42870$, $p = 0,193$).

Tab. 1.

Typ poškození stojících souší
Damage type of dead standing trees

Typ poškození/Damage type	Popis poškození/Damage description
bez poškození/no damage	kmen bez jakéhokoliv zlomu/stem without any damage
vrcholový zlom/ top breakage	zlom jakékoli části horní třetiny koruny (2/3 koruny zůstanou zachovány)/ breakage in upper third of crown (at least 2/3 of crown remains undamaged)
korunový zlom/ crown breakage	zlom, který zasáhl více než 1/3 koruny (část koruny stále zachována)/ breakage in more than 1/3 of crown (crown is partly undamaged)
kmenový zlom/ stem breakage	zlom kmene stromu níže pod korunou, tedy takový, při kterém dojde k odlomení celé koruny/tree breakage below the crown (whole crown is missing)
zlom pod 1 m/base breakage	strom zlomený pod 1 m výšky/tree breakage below 1 m
vývrát/ windthrow	strom vyvrácený i s kořenem/ uprooted trees
živý strom/living tree	

Tab. 2.

Typ a procentuální množství poškození souší po velkoplošné disturbanci
Type and percentage of damaged dead trees after a large-scale disturbance

Typ poškození/Damage type	ks/ind.	%
bez poškození/no damage	324	49
vrcholový zlom/top breakage	109	16
korunový zlom/crown breakage	57	9
kmenový zlom/stem breakage	33	5
zlom pod 1 m/base break	43	6
vývrát/windthrow	97	15
živý strom/living tree	4	1
Celkem/In total	667	100

Průměrné množství živých stromů kleslo ze 185 ks/ha (SD 89,5) s výčetní kruhovou základnou 35,9 m²/ha (SD 10,3) na 16 živých stromů na ha (SD 25,0) s průměrnou výčetní kruhovou základnou 0,1 m²/ha (SD 0,2). 93,7 % živých stromů tvoří nově přirostlí jedinci, kteří během sledovaného období dosáhli registrační hranice 7 cm DBH, tloušťkové rozložení všech živých stromů viz obr. 3. V roce 2001 byl objem živých stromů 392,7 m³/ha (SD 99,6) oproti 0,46 m³/ha (SD 1,0) v roce 2011 (obr. 4). Alespoň jeden živý strom se nacházel na polovině ploch, téměř všechny živé stromy se nacházely ve spodní polovině zájmové oblasti (< 1300 m n. m.), na zbylých plochách nebyl evidován žádný živý strom.

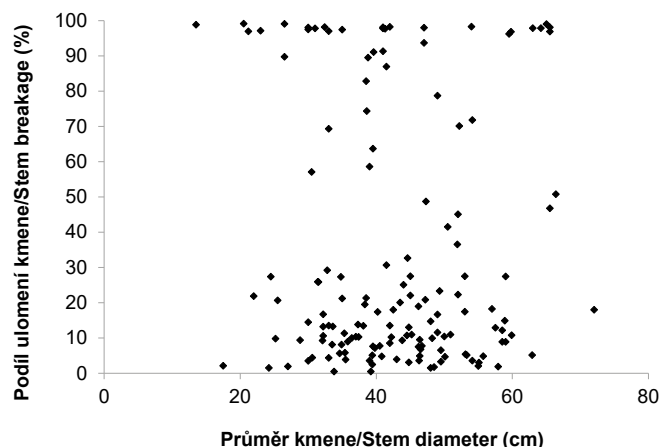
Odumřelé dřevo

Během sledovaného období se objem odumřelého dřeva zvýšil téměř 2,5násobně, průměrná hodnota byla 613 m³/ha. Rozložení objemu souší a ležících kmenů však zůstalo téměř totožné, při prvním měření souše tvořily 62,4 % celkového objemu odumřelé hmoty. Zbylých 37,6 % připadlo na ležící kmeny, po deseti letech byl poměr 62,8 %, resp. 37,2 %. Počet souší vzrostl ze 128 ks/ha s průměrnou výčetní kruhovou základnou 19,1 m²/ha na 256 ks/ha s výčetní kruhovou základnou 47,7 m²/ha. Celkový průměrný objem stojících souší v roce 2001 činil 156 m³/ha. V roce 2011 průměrná hodnota vzrostla téměř 2,5násobně (386 m³/ha). Počty ležících kmenů se v roce 2001 pohybovaly od 45 do 125 ks/ha s průměrnou hmotností 1,1 m³ a objemem 93,8 m³/ha. V roce 2011 se počty pohybovaly od 100 do 600 ks/ha s průměrnou hmotností 0,9 m³ a objemem 227,7 m³/ha. Všechny směrodatné odchylky pro zmíněné charakteristiky jsou uvedeny v tab. 3. Před odumřením horního stromového patra se v daném území nacházelo nejvíce ležících kmenů s průměrem na silnějším konci v tloušťkové kategorii 20–30 cm, po disturbanci se nejvíce kmenů nachází v kategorii 10–20 cm, následováno kategorií 20–30 cm (obr. 5). Objem ležících kmenů vzrostl ve sledovaném období o 142 %. Na rozdíl od roku 2001 se v roce 2011 v I. stupni rozkladu nevyskytovalo žádné tlející dřevo. Signifikantní nárůst nastal ve stupni rozkladu II a III (t-test, P < 0.001), hodnoty stupně rozkladů IV a V se mezi danými roky významně nelišily (obr. 6).

DISKUSE

Změna struktury lesa po disturbanci

Námi zjištěná mortalita v zájmové oblasti způsobená gradací lýkožrouta smrkového činila více než 99 %. V posledních letech se ve střední a východní Evropě sice zabývalo několik studií následky po disturbancích typu vítr nebo přemnožení lýkožrouta smrkového (SPLECHTNA et al. 2005; NAGEL et al. 2006), avšak většina těchto prací pochází ze smíšeného lesa s převahou *Fagus sylvatica* a *Abies alba*. Zaměříme-li se na přirozené lesy s převahou *Picea abies*, tak zatímco práce KUPFERSCHMID, BUGMANN (2005) ze subalpínských smrkových porostů ve Švýcarsku uvádí srovnatelné výsledky mortality (98 %), tak výsledky práce SPROULL et al. (2015) z polské části Tatranského národního parku se výrazně liší. Práce uvádí celkovou mortalitu po kulminaci – retrogradaci pouze 64 %. V našem případě došlo k velkoplošnému odumření porostů během krátké doby (4 roky), přežilo necelé 1 % stromů zaměřených v roce 2001, jednalo se o potlačené stromy s maximální DBH 32 cm. Téměř všechny živé stromy, jejichž naprostá většina pocházela z banky zmlazení, byly zaznamenány ve spodní polovině zájmové oblasti. To podporuje výsledky uvedené v práci SVOBODA et al. (2012), kde autoři prokázali, že spodní část naší zájmové oblasti je více heterogennější, s větším množstvím kmenů silnějších dimenzí a s menším zakmeněním. To je podle nich dáno rozdílnou disturbanční historií těchto porostů. Banka zmlazení ve spodní části díky menšímu zápoji reagovala rychleji na uvolnění než obnova ve výše položené části zájmové oblasti.

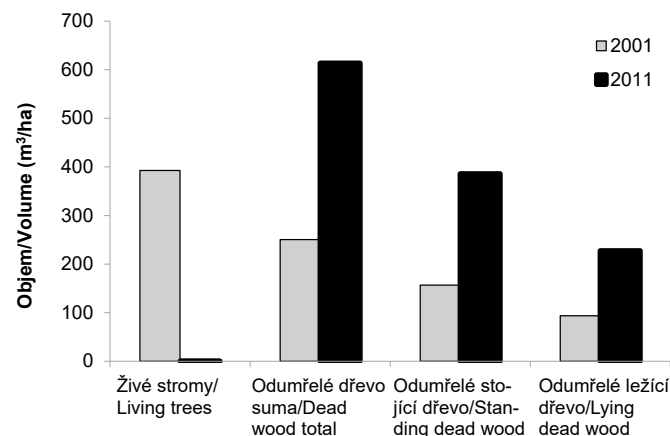


Obr. 2.

Závislost délky ulomení kmene na průměru kmene; do obrázku nebyly zahrnuty nezlomené kmeny a vývraty

Fig. 2.

Dependence of stem brake on DBH; undamaged stems and windthrows are not included

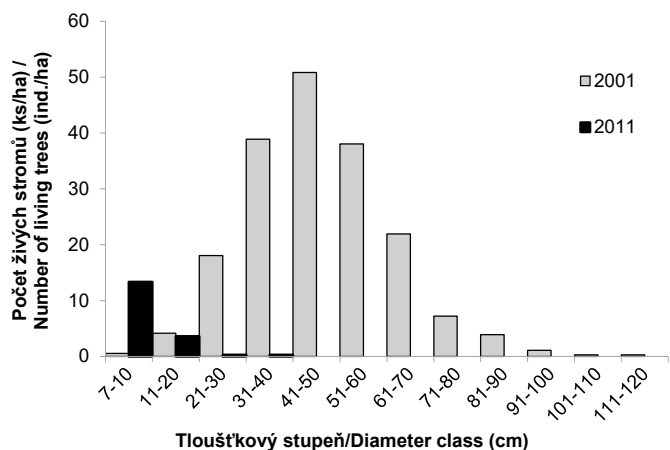


Obr. 3.

Porovnání objemu živých stromů, celkového množství odumřelého dřeva, stojících souší a ležícího dřeva v jednotlivých letech

Fig. 3.

Comparison of living trees volume, total amount of dead wood, standing snags and lying logs for individual years



Obr. 4.

Tloušťkové rozložení živých stromů v roce 2001 a 2011

Fig. 4.

Diameter distributions of living trees in 2001 and 2011

Struktura stromového patra se kompletně změnila, došlo k odumření a částečnému rozpadu horního stromového patra, přežilo jen několik menších stromů. Dalo by se předpokládat, že odumírání bude pozvolnější a selektivnější, nejprve dojde k napadení stromů větších dimenzí (SPROULL et al. 2015), až v další fázi pak k napadení stromů s menším DBH (MEZEI et al. 2014). Také severní expozice naší lokality s nižším osluněním by měla být méně náchylná k napadení (JAKUŠ et al. 2003; MEZEI et al. 2012), na jižních, mnohem teplejších expozicích probíhá vývoj lýkožrouta mnohem rychleji (STADELMANN et al. 2013). Na druhou stranu se uvádí, že topografické podmínky v pozdějších fázích gradace lýkožrouta již nemají vliv na jeho šíření (NELSON et al. 2014). V těchto případech je šíření lýkožrouta spíše závislé na klimatických podmínkách (sucho, vichřice) a dostupnosti hostitelských porostů (WERMELINGER 2004). V našem případě pravděpodobně došlo ke kombinaci více faktorů, které ovlivnily tak rychlý a plošný rozpad mateřských porostů: orkán Kyrill, který se sice našeho zájmového území dotknul jen částečně, v kombinaci s periodou teplejšího počasí v letech před rozpadem (MATĚJKA 2011), a v neposlední řadě také předurčení (náchylnost) lokality k takto silné disturbanci daná předchozí disturbanční historií (JANDA et al. 2014). Absence silných

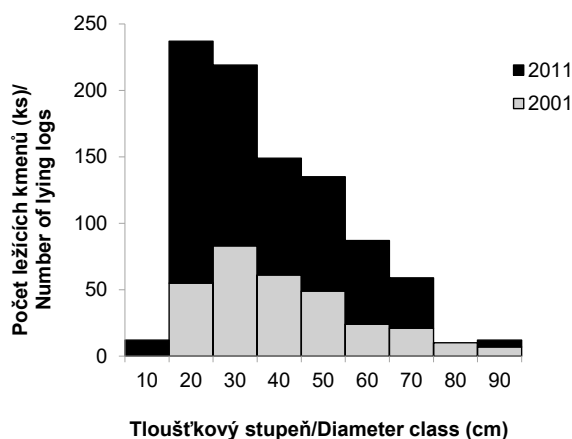
disturbancí od poloviny 19. do konce 20. století (SVOBODA et al. 2012; JANDA et al. 2014) umožnila nerušený vývoj a vznik porostů s heterogenní strukturou s většinou starých stromů velkých dimenzí, které jsou vhodné pro rychlý nástup gradace (SPROULL et al. 2015). Navíc už při prvním měření byla část porostů zařazena do počáteční fáze stádia rozpadu, nebo do poslední fáze stádia optima (SVOBODA 2005). Defoliací nebo pádem odumřelých stromů došlo k většímu vystavení dřívě uzavřenějších porostů slunečnímu záření (JAKUŠ et al. 2011), které tak byly více náchylné gradaci postupující z exponovaného hřebenu severně do nižších nadmořských výšek (data správy NP Šumava, nepublikováno).

Rozpad porostu

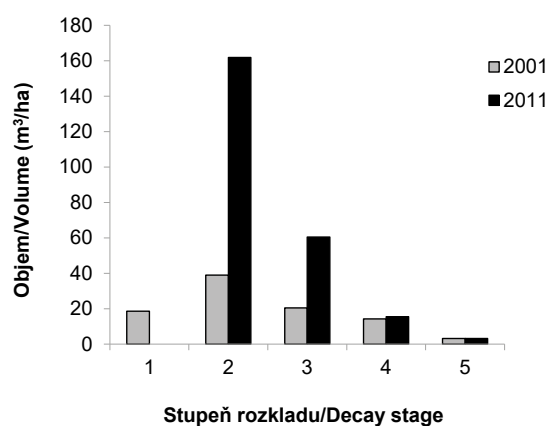
Naše studie poskytují jedny z prvních výsledků dokumentující rozpad odumřelého porostu po velkoplošné disturbanci v subalpínských lesích střední Evropy. Průměrné množství odumřelého dřeva nacházejícího se v porostu před rozpadem bylo srovnatelné s hodnotami z původních horských smrčín z Polska (ZIELONKA 2006b; HOLEKSA et al. 2007), Slovenska (KORPEE 1989; MERGANIČ et al. 2003) i České republiky (JANKOVSKÝ et al. 2004). Množství odumřelého dřeva, ale

Tab. 3.
Charakteristiky odumřelého dřeva
Dead wood characteristics

	2001				2011			
	min	max	průměr/mean	SD	min	max	průměr/mean	SD
Objem odumřelého dřeva/Dead wood volume (m ³ /ha)	101	559	250	111	495	824	613	93
Objem souší/Snags volume (m ³ /ha)	38	458	156	100	66	656	385	129
Objem ležících kmenů/Lying logs volume (m ³ /ha)	41	180	94	38	79	429	228	94
Ležící kmeny (ks/ha)/Lying logs (ind./ha)	45	125	86	22	100	660	262	121
Počet souší (ks/ha)/Snags (ind./ha)	20	200	128	48	95	520	264	120
Kruhová základna souší/Round base (m ² /ha)	4,5	47,9	19,1	9,5	11,6	67	47,6	12,4
Hmotnatost lež. kmenů/Average volume of lying logs (m ³)	0,01	9,1	1,1	1,47	0,01	15	0,88	1,27



Obr. 5.
Počty ležících kmenů tlejícího dřeva v příslušných tloušťkových stupních
Fig. 5.
Number of lying logs according to diameter classes



Obr. 6.
Množství tlejícího dřeva v jednotlivých stupních rozkladu před a po disturbanci
Fig. 6.
Dead wood volume according to the decay stages before and after disturbance

i jeho kvalitativní vlastnosti se v daném území výrazně změnil. Objemy a počty souší a ležících kmenů stouply téměř dva a půl násobně. V našem případě došlo během čtyř let od počátku velkoplošné disturbance, která na některých plochách skončila pouze rok před opakovaným měřením (data Správy NPS, nepublikováno), k rozpadu 26 % odumřelých stromů (kmeny zlomené minimálně o polovinu původní délky). Rychlost rozpadu porostu po takto silné kůrovcové disturbance dosud není zcela jasně popsána. KRANKINA, HARMON (1995) uvádějí, že u stojících kmenů dochází po odumření pouze k malé dekompozici, souše odumřelé následkem hmyzího napadení mohou stát i mnoho let po odumření než dojde k jejich zlomení, udává se rozmezí 20–30 let (STORAUNET, ROLSTAD 2002; ZIELONKA 2006a). To ale nemusí být případ naší lokality, kde bude rozpad podle dosavadních výsledků rychlejší. Pokud jsou stromy okamžitě po odumření osídleny dřevokaznými houbami, lámou se v poměrně krátké době, jen několik let po odumření (SCHWARZE et al. 1997; KUPFERSCHMID ALBISETTI 2003), stejně jako u části stromů z naší studie. V zájmovém území se hojně nachází troudnatec pásovaný (*Fomitopsis pinicola*) (POUSKA et al. 2010), který se často vyskytuje na plochách napadených lýkožroutem smrkovým (BAČE et al. 2012) a urychluje rozpad. Lýkožrout smrkový je navíc jedním z druhů podkorního hmyzu schopných přenášet tento druh houby a usnadnit pomocí děr v kůře jeho vstup do dřeva (PERSSON et al. 2011). Lze očekávat, že přítomnost tohoto druhu v kombinaci s větrem způsobí v několika příštích letech postupný rozpad souší, a tím další přísun ležících kmenů (STORAUNET, ROLSTAD 2002; KUPFERSCHMID ALBISETTI 2003). STORAUNET, ROLSTAD (2002) poukázali na pozitivní trend mezi časem rozpadu a DBH jednotlivých stromů, což naše dosavadní výsledky nepotvrzují. Tento trend se může projevit s postupným rozkladem.

Ležící kmeny, které s postupujícím rozkladem vytvářejí příhodná mikrostanoviště pro přirozenou obnovu (např. ZIELONKA 2006a; LONSDALE et al. 2008; BAČE et al. 2012), tvořily více jak třetinu z celkového objemu odumřelého dřeva. Největší nárůst ležícího tlejícího dřeva nastal ve stupni rozkladu číslo II a III. Pro přirozené zmlazení smrku jsou vhodnější pokročilejší fáze rozpadu dřeva (HOLEKSA 2001; MOTTA et al. 2006). Největší hustota zmlazení se nachází ve III. a IV. stupni rozpadu (např. ZIELONKA 2006b; BAČE et al. 2012), kdy je dřevo již částečně rozloženo (SIPPOLA, RENVALL 1999). Ležící kmen v přímém kontaktu se zemí se takto rozloží za 30–60 let po odumření (ZIELONKA 2006b). Ve stupních rozpadu IV a V jsme žádnou výraznou změnu nezaznamenali, což je dáno pravděpodobně tím, že během sledovaného období sice došlo k určitému posunu mezi stupni rozkladu, ale ne nijak výraznému, neboť 10 let není dostatečná doba pro výraznější posun mezi pokročilejšími stupni rozkladu (ZIELONKA 2006a). Avšak přítomnost dřeva v pokročilejších fázích rozpadu potvrzuje informace z historických materiálů o výjimečnosti tohoto území, které se po dlouhou dobu vyvíjí bez lidských zásahů (JELÍNEK 2005).

ZÁVĚR

Výsledky dokumentují výraznou změnu struktury porostů v zájmové oblasti. Gradace lýkožrouta smrkového způsobila téměř kompletní odumření horního stromového patra. Přežilo několik stromů s největším zastoupením v tloušťkové kategorii do 10 cm, a to pouze v níže položené části sledované lokality. Objem odumřelého dřeva se zvýšil téměř 2,5násobně. Více než jednu třetinu objemu tvořily ležící kmeny. Největší změna nastala ve stupních rozpadů II a III (málo a středně rozložené kmeny), množství více rozloženého tlejícího dřeva se téměř nezměnilo. Díky hojnému výskytu *F. pinicola* a otevřenosti porostů umožňující vstup větru do zájmové oblasti lze do budoucna předpokládat celkem rychlý rozpad stojících souší a přibývání ležících kmenů ve stupni rozkladu II. Díky prosvětlení porostu může obnova (banka zmlazení) odrůstat a v poměrně krátké době se počet stromů na lokalitě zvýší. Naše zjištění ukazují, že k téměř kompletnímu odumření horního stromového patra v horských smrččinách může za určitých

okolností dojít velice rychle, stejně tak rozpad odumřelých stromů může následně probíhat mnohem rychleji, než se očekávalo.

Poděkování:

Studie byla podpořena Českou zemědělskou univerzitou v Praze (projekt IGA A09/14 a CIGA č. 20164310).

LITERATURA

- BAČE R., SVOBODA M., POUSKA V., JANDA P., ČERVENKA J. 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management*, 266: 254–262.
- BADER P., JANSSON S., JONSSON B. G. 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biological Conservation*, 72 (3): 355–362.
- BÜTLER R., ANGELSTAM P., EKELUND P., SCHLAEPFER R. 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological Conservation*, 119 (3): 305–318.
- ČADA V., SVOBODA M., JANDA P. 2013. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 295: 59–68.
- FRELICH L.E. 2002. *Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests*. Cambridge, Cambridge University Press: 266 s.
- HEURICH M. 2008. Automatic recognition and measurement of single trees based on data from airborne laser scanning over the richly structured natural forests of the Bavarian Forest National Park. *Forest Ecology and Management*, 255: 2416–2433.
- HOLEKSA J. 2001. Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 120 (4): 256–270. DOI: 10.1007/BF02796097
- HOLEKSA J., ZIELONKA T. 2005. Different landscape patterns of subalpine spruce forests in the Tatra Mts and Babia Góra massif (West Carpathians). *Polish Botanical Studies*, (19), 167–175.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S., WODKA M. 2007. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126 (2): 303–313.
- HOLUB S.M., SPEARS J.D., LAJTHA K. 2001. A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Canadian Journal of Forest Research*, 31 (11): 1894–1902.
- JAKUŠ R., GRODZKI W., JEZIK M., JACHYM M. 2003. Definition of spatial patterns of bark beetle *Ips typographus* (L.) outbreak spreading in Tatra Mountains (Central Europe), using GIS. In: McManus, M.L., Liebhold, A.M. (eds.): *Ecology, survey and management of forest insects*. Proceedings. September 1–5, 2002, Krakow. Newton Square, U. S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station: 25–32. Gen. Tech. Rep. NE-311.
- JAKUŠ R., EDWARDS-JONÁŠOVÁ M., CUDLÍN P., BLAŽENEC M., JEŽÍK M., HAVLÍČEK F., MORAVEC I. 2011. Characteristics of Norway spruce trees (*Picea abies*) surviving a spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) outbreak. *Trees*, 25 (6): 965–973.
- JANDA P., SVOBODA M., BAČE R., ČADA V., PECK J. E. 2014. Three hundred years of spatio-temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 330: 304–311.

- JANKOVSKÝ L., LIČKA D., JEŽEK K. 2004. Inventory of dead wood in the Kněhyně-Čertův mlýn National Nature Reserve, the Moravian-Silesian Beskids. *Journal of Forest Science*, 50 (4): 171–180.
- JELÍNEK J. 1997. Historický průzkum – Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava. Vimperk, Správa Národního parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava.
- JELÍNEK J. 2005. Od jihočeských pralesů k hospodářským lesům Šumavy. Praha, Ministerstvo zemědělství České republiky, Úsek lesního hospodářství: 124 s.
- JONSSON B. G., KRUYNS N., RANIUS T. 2005. Ecology of species living on dead wood – lessons for dead wood management. *Silva Fennica*, 39 (2): 289–309.
- JEŽEK K. 2004. Contribution of regeneration on dead wood to the spontaneous regeneration of a mountain forest. *Journal of Forest Science*, 50 (9): 405–414.
- KORPEL Š. 1989. Pralesy Slovenska. Bratislava, Veda: 328 s.
- KRANKINA O.N., HARMON M.E. 1995. Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. *Boreal forests and global change. Water, Air, and Soil Pollution*, 82, 227–238. DOI: 10.1007/BF01182836
- KULAKOWSKI D., BEBI P. 2004. Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen*, 2004: 47–54. Dostupné na/ Available on: <http://www.wsl.ch/dienstleistungen/publikationen/pdf/6207.pdf>
- KUPFERSCHMID ALBISETTI A.D. 2003. Succession in a protection forest after *Picea abies* die-back. PhD Thesis. Zürich, Switzerland: 237 s. [CD-ROM].
- 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 (1): 251–265. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.10.008.
- LATIFI H., HEURICH M., HARTIG F., MÜLLER J., KRZYSZEK P., JEHL H., DECH S. 2016. Estimating over- and understorey canopy density of temperate mixed stands by airborne LIDAR data. *Forestry* (Oxford), 89 (1): 69–81. DOI: 10.1093/forestry/cpv032
- 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 (2): 233–245.
- LONSDALE D., PAUTASSO M., HOLDENRIEDER O. 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*, 127 (1): 1–22.
- MATĚJKA K. 2011. Rozbor průběhu počasí na Churáňově (Šumava) v období 1983–2010 a jeho možná interpretace z hlediska dynamiky ekosystémů. [on-line] Praha, IDS: 18 s. [cit. 2016-03-02]. Dostupné na/Available on: <http://www.infodatasys.cz/climate/churanov1983-2010.pdf>
- MERGANIČ J., VORČÁK J., MERGANIČOVÁ K., ĎURSKÝ J., MIKOVÁ A., ŠKVARENINA J., TUČEK J., MINDÁŠ J. 2003. Monitoring diversity horských lesov severnej Oravy. Tvrdošín, EFRA: 200 s.
- MEZEI P., JAKUŠ R., BLAŽENEC M., BELÁNOVÁ S., SMIDT J. 2012. The relationship between potential solar radiation and spruce bark beetle catches in pheromone traps. *Annals of Forest Research*, 55 (2): 243–252.
- MEZEI P., GRODZKI W., BLAŽENEC M., ŠKVARENINA J., BRANDÝSOVÁ 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.
- MÍCHAL I., PETŘÍČEK V. 1999. Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. Praha, Agentura ochrany přírody a krajiny v ČR: 713 s.
- MOTTA R., BERRETTI R., LINGUA E., PIUSSI P. 2006. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 235 (1): 155–163.
- MÜLLER J., BUSSLER H., GOSSNER M., RETTELBACH T., DUELLI P. 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*, 17 (12): 2979–3001.
- 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 (11): 2559–2569.
- NAGEL T.A., SVOBODA M., DIACI J. 2006. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus–Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management*, 226 (1): 268–278.
- NELSON K.N., ROCCA M.E., DISKIN M., AOKI C. F., ROMME W.H. 2014. Predictors of bark beetle activity and scale-dependent spatial heterogeneity change during the course of an outbreak in a subalpine forest. *Landscape Ecology*, 29 (1): 97–109.
- NEUHÄUSLOVÁ Z. 2001. Mapa potenciální přirozené vegetace národního parku Šumava. Vimperk, Správa Národního parku Šumava: 189 s, mapa. *Silva Gabreta*, Suppl.1/2001.
- ÓDOR P., HEILMANN-CLAUSEN J., CHRISTENSEN M., AUDE E., VAN DORT K.W., PILTAVER A., VAN HEES A.F.M. 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation*, 131 (1): 58–71.
- PERSSON Y., IHRMARK K., STENLID J. 2011. Do bark beetles facilitate the establishment of rot fungi in Norway spruce? *Fungal Ecology*, 4 (4): 262–269.
- POUSKA V., SVOBODA M., LEPŠOVÁ A. 2010. The diversity of wood-decaying fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. *European Journal of Forest Research*, 129 (2): 219–231.
- SANIGA M. 2001. Dynamika zmeny podielu mŕtveho dreva v smrekovom pralesi v rámci jeho vývojového cyklu. *Acta Facultatis Forestalis*, XLIII: 295–308.
- SCHWARZE F.W.M.R., LONSDALE D., FINK S. 1997. An overview of wood degradation patterns and their implications for tree hazard assessment. *Arboricultural Journal*, 21: 1–32.
- SIPPOLA A.L., RENVALL P. 1999. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: a 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 115 (2): 183–201.
- SPLICHTNA B.E., GRATZER G., BLACK B. A. 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – a spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 16 (5): 511–522.
- 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: 261–271.
- STORAUNET K.O., ROLSTAD J. 2002. Time since death and fall of Norway spruce logs in old-growth and selectively cut boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32 (10): 1801–1812.
- SULLIVAN T., SULLIVAN D.S. 2001. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems. II. Diversity and population dynamics of small mammals. *Journal of Applied Ecology*, 38 (6): 1234–1252.

- STADELMANN G., BUGMANN H., MEIER F., WERMELINGER B., BIGLER C. 2013. Effects of salvage logging and sanitation felling on bark beetle (*Ips typographus* L.) infestations. *Forest Ecology and Management*, 305: 273–281.
- SVOBODA M. 2005. Množství a struktura mrtvého dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezna. *Zprávy lesnického výzkumu*, 50 (1): 33–45.
- SVOBODA M., JANDA P., NAGEL T. A., FRAVER S., REJZEK J., BAČE R. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 23 (1): 86–97.
- SWANSON M.E., FRANKLIN J.F., BESCHTA R.L., CRISAFULLI C.M., DELLA SALA D.A., HUTTO R.L., LINDENMAYER B.D., SWANSON F.J. 2010. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9 (2): 117–125. DOI: 10.1890/090157
- ULICZKA H., ANGELSTAM P. 2000. Assessing conservation values of forest stands based on specialised lichens and birds. *Biological Conservation*, 95 (3): 343–351.
- VYSKOT M. 1981. *Československé pralesy*. Praha, Academia: 118–121.
- WERMELINGER B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202 (1): 67–82.
- YAO W., KRZYSZEK P., HEURICH M. 2012. Tree species classification and estimation of stem volume and DBH based on single tree extraction by exploiting airborne full-waveform LiDAR data. *Remote Sensing of Environment*, 123: 368–380.
- ZIELONKA T. 2006a. Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine spruce forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 36 (10): 2614–2622.
- ZIELONKA T. 2006b. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17 (6): 739–746.

CHANGES IN STAND STRUCTURE, DEAD WOOD QUANTITY AND QUALITY IN MOUNTAIN SPRUCE FOREST AFTER SEVERE DISTURBANCE

SUMMARY

The aim of this paper was to describe the changes in stand structure characteristics in interaction with the altitude, and determine the changes in amount and qualitative characteristics of dead wood before and after the disturbance (i.e. windstorm and bark beetle outbreak). We addressed the following questions: (i) How did the structure of former stands change after the severe bark beetle (*Ips typographus* L.) disturbance? (ii) What was the effect of stand structure and altitude on mortality? (iii) Is the distribution of new recruitment (individuals which reached DBH 7 cm during the study period) regular? (iv) How did the quantitative and qualitative characteristics of dead wood change during the study period?

During the study period, 99.4% of living trees died. Only 15% of them were destroyed by windstorm, while the remaining 85% died as consequence of bark beetle outbreak.

Sixty five percent of snags is still standing without any damage or only with top break, all type and percentage of damage dead trees are reported in Tab. 2.

The recruitment intensity of new trees (DBH > 7 cm) was 16 trees/ha. New trees were present mostly at lower altitudes (< 1300 m a.s.l.), where the stand was more structurally heterogeneous. The diameter distributions of living trees in years 2001 and 2011 are shown in Fig. 4.

DBH had no influence on the decay rate of single trees, most of dead trees were broken either at the top or at the lower part of the stem (Fig 2).

After 10 years, the amount of dead wood was increased by a factor of 2.5, the mean value of dead wood was 613 m³/ha (Tab. 2), but there was almost no change in the proportion of lying logs and standing snags before (37.6% and 62.4% of the total volume for logs and snags, respectively) and after disturbance (37.2% and 62.8% of the total volume for logs and snags, respectively). During the study period, the volume of lying logs increased by 142%. A significant increase was recorded on low and medium decayed logs, decay stage II and III (t-test, P < 0.001; Fig. 6).

Our results show a significant change in the structure of the studied forest stands. During four years, bark beetle outbreak caused the almost complete death of parent stands. We assume that also disintegration of dead stands will be very fast. *Fomitopsis pinicola* is able to speed up disintegration of snags. Its abundant presence in study area in combination with strong wind will be the main factor supporting this disintegration. Number of studies proved that severe disturbance events followed by canopy dieback change environmental conditions. Improved light condition could ensure favourable environment for the growth of advance regeneration. Therefore, we predict that in this locality the number of live trees will increase in a relatively short time.

Zasláno/Received: 18. 04. 2016

Přijato do tisku/Accepted: 01. 06. 2016