

# POTENCIÁL PŘIROZENÉ OBNOVY PIONÝRSKÝCH DRUHŮ DŘEVIN - REVIEW

## POTENTIAL OF PIONEER TREE SPECIES NATURAL REGENERATION - REVIEW

JIŘÍ SOUČEK ✉

Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., VS Opočno, Na Olivě 550, 517 73 Opočno, Czech Republic

✉ e-mail: soucek@vulhmop.cz

### ABSTRACT

The paper summarizes current information about suitable site conditions and regeneration ecology of pioneer tree species – birches (*Betula pendula*, *Betula pubescens*), alders (*Alnus glutinosa*, *Alnus incana*), rowan (*Sorbus aucuparia*), and aspen (*Populus tremula*) on calamity clearcuttings. Potential of species natural regeneration depends on amount of seed, methods and distance of their dispersal. Common distance of seed dispersal by wind is below 50 m for alders and 100 m for birches, seeds of aspen can be spread for longer distance. Absence of reserves in seeds emphasizes the importance of favourable conditions during seed germination and initial growth. Birch and aspen regenerate best on mineral soils, alders and rowan prefer humus conditions. The knowledge about regeneration ecology of pioneer tree species is fundamentally important to establish strategies for their regeneration on clearcuttings.

[For more information see Summary at the end of the article.](#)

**Klíčová slova:** holina; potenciál přirozené obnovy; pionýrské druhy; bříza; osika; olše; jeřáb

**Key words:** clearcutting; potential of natural regeneration; pioneer tree species; *Betula sp.*; *Populus tremula*; *Alnus sp.*; *Sorbus aucuparia*

### ÚVOD

Lesy ve střední Evropě jsou v posledních letech výrazně ovlivněny disturbancemi, přičemž frekvence výskytu a intenzity škod se v posledních letech zvyšují (KULAKOWSKI et al. 2016). Stejnověké a stejnorodé porosty jehličnatých dřevin s výskytem mimo areál jejich přirozeného rozšíření a výrazně ovlivněné lidskou činností jsou k disturbancím náchylnější než přirozená lesní společenstva (SEIDL et al. 2011; DIACI et al. 2017). Tradiční přístupy k obnově lesa na kalamitních plochách zahrnují zpracování a odvoz využitelné dřevní suroviny, soustředění těžebních zbytků, přípravu půdy a následnou umělou obnovu; postupy jsou různě modifikovány s ohledem na podmínky (BRUNNER 2002). Tyto postupy obnovy lesa na rozsáhlých holinách nejsou vždy úspěšné, jsou ekonomicky náročné a vznikající rozsáhlé stejnověké porosty mají vysoký potenciál budoucího ohrožení (LÄSSIG et al. 1995; FISCHER 1998; DIACI et al. 2017). Na plošně rozsáhlých holinách úspěšnost obnovy výrazně ovlivňují nepříznivé klimatické podmínky, riziko zvýšení hladiny spodní vody, zabuřnění, ztráty živin spojené s mine-

ralizací humusových horizontů a další negativní faktory (WOHLGEMUTH et al. 1995; FISCHER et al. 2002).

Současný rozsah holin spolu se snahou o změnu druhové skladby lesů vede k využívání postupů více odpovídajících přírodním procesům s cílem rychlého a efektivního postupu obnovy holin při odpovídajících nákladech (BRANG et al. 2015; DIACI et al. 2017). V rámci střední Evropy byly v posledních desetiletích na kalamitních holinách testovány různé postupy obnovy lesa na široké škále stanovištních podmínkách. Značné rozdíly ve stanovištních a porostních podmínkách i přístupech vlastníků ovlivnily výsledky a omezují širší použitelnost výsledků (O'HARA, RAMAGE 2013; BRANG, WOHLGEMUTH 2013). Jedním z těchto postupů obnovy lesa je širší využití dřevin s pionýrskou strategií růstu (HEGER 1952; ZAKOPAL 1955; PĚNČÍK et al. 1958; KOŠULIČ 2010).

Dřeviny s pionýrskou strategií růstu (také přípravné, pionýrské dřeviny – TESAŘ 1994) se zpravidla vyznačují značnou osídlovací schopností v široké škále stanovištních a klimatických podmínkách včetně extrém-

ních, rychlým růstem v mládí a vyšší odolností vůči působení nepříznivých faktorů (PRIEN 2008; KOŠULIČ 2010). BRZEZIECKI, KIENAST (1994) definují pionýrské druhy jako strestolerantní (r-stratégové), další dřeviny uvažované při obnově lesa na kalamitních holinách řadí do přechodových skupin C-S-R i C-S. Dřeviny s pionýrskou strategií mají většinou vysokou produkci semen se značným potenciálem jejich následného šíření na velkou vzdálenost. Odrůstající porosty vytvoří porostní kryt s ekologickým působením, a tím mohou rychleji zmírnit negativa spojená s rozsáhlými holinami, svým působením upravují podmínky pro odrůstání cílových dřevin (TESAŘ 1994; KOŠULIČ 2010). Rychlý růst pionýrských dřevin v mládí je spojen s jejich nižší konkurenční schopností a extenzivním využíváním růstového prostoru, nižší růstovou vytrvalostí a zpravidla kratším věkem. Tyto vlastnosti většinu pionýrských druhů vylučují ze závěrečných stadií lesa a omezují jejich trvalý výskyt na extrémnější stanoviště. Použití pionýrských dřevin na stávajících holinách umožňuje větší časovou a prostorovou variabilitu při vytváření následných porostů s vyšším potenciálem budoucí stability. Širší využívání pionýrských dřevin je ovlivněno i jejich ekologickým významem a ekonomickými důvody.

Práce formou rešeršního rozboru shrnuje poznatky o potenciálu přirozené obnovy listnatých dřevin s pionýrskou strategií růstu, nejčastěji zmiňovaných při obnově lesa na kalamitních holinách. V rámci střední Evropy jsou nejčastěji zmiňovány břízy bělokora (*Betula pendula*) a pýřítá (*Betula pubescens*), olše lepkavá (*Alnus glutinosa*) a šedá (*Alnus incana*), topol osika (*Populus tremula*) a jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Jednotliví autoři zmiňují i další dřeviny (včetně keřů a hybridů druhů) schopné se přirozeně obnovit a odrůstat na holinách s různou schopností plnit jednotlivé požadavky společnosti (HEGER 1952; PĚNČÍK et al. 1958; PRIEN 2008).

### Bříza bělokora a pýřítá

Obě dřeviny mají obdobný výskyt v rámci Eurasie, jižní areál rozšíření břízy pýřité v Evropě je menší (ÚRADNÍČEK et al. 2009). Břízy mají vysoké požadavky na světlo, jsou schopny odrůstat v široké škále půdních a klimatických podmínek. Ve střední Evropě má bříza bělokora vyšší zastoupení v přirozených společenstvech kyselých doubrav a borů, jednotlivě a druhotně se vyskytuje v různých společenstvech od nížin po střední horské polohy. Omezeně roste zejména na vápnitých podkladech, těžkých nebo zhutnělých půdách. Bříza pýřítá se vyskytuje na stanovištích se zvýšeným obsahem vody v půdním profilu, typickým stanovištěm jsou slatiny a rašeliniště, ale nesnáší záplavy. Růstové optimum bříz je na stanovištích s dostatečnou zásobou živin a příznivým vodním režimem, na těchto stanovištích mají odpovídající přírůst a vitalitu (BECK et al. 2016).

Literatura uvádí začátek plodivosti bříz ve věku 5–10 let u volně rostoucích jedinců, 20–30 let v porostech. Plodivost byla zjištěna i ve výrazně mladších porostech (MARTINÍK 2019). Břízy většinou plodí každoročně (HYNENEN et al. 2010), meziroční rozdíly v plodivosti však mohou být značné (KARLSSON 2001; HUTH, WAGNER 2006; TIEBEL 2020). Byla zjištěna i územní synchronizace kvetení a plodivosti (RANTA et al. 2008; ROUSI et al. 2019). Ve Skandinávii se semenný rok vyskytuje zpravidla každý 2.–3. rok (RANTA et al. 2008; ZAMORANO et al. 2018), v ostatních letech množství semen nemusí dosáhnout ani 10 % úrody semenných let (KARLSSON 2001). Často uváděnou příčinou kolísání plodivosti je průběh počasí v době opylení a tvorby semen, případně vitalita stromů (HOLSTRÖM et al. 2017; TIEBEL et al. 2020). Množství semen z jednotlivých stromů závisí na dimenzích koruny (dané věkem, sociálním postavením a vitalitou jedinců), u dospělých bříz s volnou korunou je uváděna produkce semen v širokém rozpětí 0,04–10 mil. semen ročně (KOHLERMANN 1950; HUTH 2009; TIEBEL et al. 2020). I celková produkce semen březovým porostem je udávána ve značném rozpětí v závislosti na stanovišti, věku a meziročním kolísání (březový porost 3–47 kg semen/ha/rok; SVOBODA 1957). TIEBEL

(2020) konstatuje, že při výrazném meziročním kolísání plodivosti a omezeném výskytu rodičovských stromů nelze garantovat dostatek semen pro jednorázovou obnovu lokalit břízou.

Břízy kvetou na jaře spolu s rozvojem listů, bříza pýřítá zpravidla později než bříza bělokora. Časový odstup kvetení samčích a samičích květů zabraňuje samoopylení. Pyl je rozšiřován na velkou vzdálenost větrem. Semeno dozrává v červnu (červenci) daného roku u břízy bělokora, u břízy pýřité zpravidla později (o 14 dnů). Původně zelené šištice během dozrávání vysychají, žloutnou a hnědnou, po rozpadu z nich zůstává pouze vřeten. Od července do října vypadává většina semen (až 95 % – HUTH 2009), část nerozpadlých šištic zůstává na stromě až do jara. Semena břízy byla zjištěna v potravě až 63 druhů ptáků (TURČEK 1961), riziko přímé predace semen je v podmínkách střední Evropy nízké.

Vzdálenost šíření semen větrem závisí na konkrétních podmínkách prostředí (morfologie terénu včetně vlivu okolních porostů, výška stromu, charakteristiky proudění větru). TIEBEL et al. (2020) konstatuje potenciál všesměrového šíření semen při zahrnutí variability směru větru během doby opadu semen i výrazně delší vzdálenost šíření semen ve směru dominantního proudění. V běžných podmínkách většina semen padá do vzdálenosti 100 (150 m od zdroje ve směru převažujícího větru (HUTH 2009; HOLSTRÖM et al. 2017), tuto vzdálenost udává většina autorů jako maximální pro jednorázový vznik následného porostu s odpovídající pokryvností korun jedinců (PERALA, ALM 1990b; KARLSSON 2001; HUTH 2009; SPRACKLEN et al. 2013; HOLSTRÖM et al. 2017; TIEBEL et al. 2018). Přes vzdálenost 100 m se při běžném šíření dostává maximálně 10 % semen (SPRACKLEN et al. 2013), na delší vzdálenost se mohou šířit lehčí prázdná semena. SUCHOCKAS (2002) konstatoval do vzdálenosti 50 m od okraje porostu pokryvnost korun obnovy bříz 100–250 %, ve vzdálenosti nad 110 m od okraje porostu se vyskytovaly břízy jednotlivě nebo v malých skupinách. Dálkový přenos semen může přesáhnout i několik kilometrů v závislosti na podmínkách prostředí a proudění větru, potenciál vzniku porostů pouze z dálkového přenosu semen závisí na množství transportovaných semen a trvání vhodných podmínek pro vzcházení a růst (NATHAN et al. 2011; HEYDEL et al. 2014). Potenciál sekundárního šíření semen je omezený, sníž jako nejčastěji zmiňovaný povrch pro sekundární šíření semen břízy (MATLACK 1989) se vyskytuje až po opadu většiny semen. Semena břízy jsou schopna přežít v půdní bance semen po dobu 1–5 let v závislosti na konkrétních půdních podmínkách (teoreticky až 12 let – TIEBEL 2020). Životaschopnost poříbených semen zpravidla s dobou uložení rychle klesá (GRANSTRÖM, FRIES 1985). TIEBEL (2020) během 2,5 let sledování zjistila značné kolísání vitality semen bříz v různých půdních horizontech (2–10 cm). Předpokladem úspěšného vzcházení semen břízy z půdní banky je jejich obnažení narušením půdy (BAKKER et al. 1996).

Semeno bříz je odolné vůči škodám mrazem a suchem. Běžně udávaná klíčivost břízy nepřesahuje 35 % (ČSN 48 1211), různí autoři udávají rozpětí 10–93 % (zpravidla vyšší klíčivost u břízy pýřité). Příčinou nízké klíčivosti může být vysoký podíl prázdných semen vlivem nedokonalého opylení (HOLM 1994; KULA 2011). Klíčivost může meziročně kolísat, v semenných letech je zpravidla vyšší (HYNENEN et al. 2010). Simulace vlivu požáru (krátkodobý tepelný šok, přídavek popela při klíčení) nepotvrdila výrazné ovlivnění klíčivosti semen břízy (REYES et al. 1997), na rašeliništích přidání dřevěného popela zlepšilo klíčení a odrůstání (HUOTARI et al. 2008). Za příznivých podmínek (odpovídající teplota a vlhkost půdy) mohou semena klíčit okamžitě, případně podzimní semenáčky jsou často poškozeny časnými mrazy (nedostatečné vyžrání pletiv, promrznutí svrchní vrstvy půdy). Většina semen klíčí až na jaře příštího roku po trvalém nárůstu teplot nad 0 °C. Názory na vliv světla na klíčivost jsou proměnlivé (PERALA, ALM 1990a).

Břízy se dobře zmlazují na obnaženém minerální půdě s absencí buřeně a příznivými vlhkostními poměry, výrazný podíl humusu může snižovat

vat úspěšnost obnovy břízy (ZEITLINGER 1991; KARLSSON et al. 1998). Úprava stanovištních podmínek a příprava půdy výrazně přispívá k vyššímu přežívání a lepšímu prvotnímu růstu (KARLSSON 1996, 2001; HUOTARI et al. 2008). Limitujícími faktory přežívání a odrůstání břízy v prvním roce jsou výskyt klimatických extrémů, mikrostano-  
vištní rozdíly ve vlhkosti svrchní vrstvy půdy, živnost substrátu a konkurence buřeně (PERALA, ALM 1990b; HYNYNEN et al. 2010; MARTINÍK 2014; LORENZ et al. 2017). V dalších letech citlivost na nepříznivé růstové faktory klesá. Výrazné kolísání vlhkosti nebo pro-  
schnutí svrchní vrstvy půdy v 1. roce bříza obtížně snáší. Při dostatku semen mohou být jedinci odumřelí v první fázi odrůstání nahrazeni klíčovými rostlinami v další vlně (LORENZ et al. 2017). Konečná výška semenáčků v prvním roce zpravidla nepřesahuje 5 (10) cm, rozměry jedinců v prvním roce závisí na termínu vyklíčení, substrátu a době trvání růstu (VIHERÄ-AARNIO et al. 2005; HUTH 2009). Bříza může zdárně odrůst i v řídkém travním drnu (MRAZEK 1998), obvykle méně než 1 % semen břízy vyklíčí a odrůstá na stanovištích s hustým travním  
pokryvem (SUCHOČKAS 2002). HYTÖNEN, JYLHA (2005) zjistili na zalesněné zemědělské půdě zvýšenou mortalitu břízy při pokryvnosti buřeně okolo 60–80 %, zvýšená pokryvnost vegetace umožnila také vyšší přežívání myšovitých a následných škod. V počáteční fázi růstu bříza lépe odrůstá v mírném zástínu (cca 50 % slunečního světla na volné ploše), starší jedinci již vyžadují plné oslunění. Výskyt obnovy pod clonou březového porostu je omezený, kromě světelných poměrů je zmiňováno i kompetiční působení (HARTIG, LEMKE 2002). HUTH (2009) kalkuluje se ztrátou 95–99 % jedinců z přirozené obnovy do ukončení fáze klíčení, následně ztráty ovlivňuje pokryvnost půdního  
povrchu a stanovištní podmínky (59–96 % u semenáčků). Při umělé obnově sije mortalita jedinců břízy přesáhla 80–90 % během prvních 3 let (KINNAIRD 1974), WILLOUGHBY et al. (2019) uvádí přežívání břízy 0,3 % po 7 letech od výsevu.

Značný potenciál pařezové výmladnosti bříz klesá s věkem, u břízy bělokoré se výmladnost výrazně snižuje okolo věku 20 let (KANTOR 1950; PERALA, ALM 1990a; HYTÖNEN 2019), u břízy pýřité později (až 50 let; JOHANSSON 1992). Výškový přírůst výmladků v prvním roce je ovlivněn podmínkami prostředí a termínem těžby.

### Topol osika

Areál rozšíření osiky patří mezi nejrozsáhlejší v rámci dřevin boreálních a temperátních lesů Euroasie (CAUDULLO, RIGO 2016), zasahuje od oceánického po kontinentální klima. Široký areál rozšíření naznačuje značnou toleranci k stanovištním a klimatickým podmínkám. Optimální podmínky s odpovídající produkcí dřeva nachází na čerstvých humózních půdách s dostatečnou hladinou vody v půdě. Růst a vitalita se snižují mimo optimální stanovištní podmínky, na extrémních stanovištích přechází až do keřovitého růstu. Při odpovídající zásobě živin v půdě snáší i stagnující vodu v půdě, ale ne záplavy po delší dobu. Nároky na světlo má vysoké, při úrovním postavení je schopen odrůstat ve směsích se slunnými dřevinami. Křížením osiky s topolem bílým vzniká topol šedý (*Populus canescens*) vykazující obdobné stanovištní nároky a růst jako rodičovské druhy, potenciál jeho využití při obnově lesa na kalamitních holinách je zejména v nižších polohách na stanovištích s odpovídající zásobou vody a živin v půdě (ÚRADNÍČEK et al. 2009; ČÍŽKOVÁ et al. 2018). V zahraničí jsou při obnově lesa na kalamitních holinách využívány i další hybridy topolů (NILSSON et al. 2010).

Osika jako dvoudomá dřevina má v podmínkách střední Evropy poměr pohlaví zpravidla 1:1. S rostoucí zeměpisnou šířkou nebo nadmořskou výškou se zvyšuje podíl samčích jedinců, to spolu se zhoršenými klimatickými podmínkami snižuje význam generativní obnovy v těchto oblastech (WORRELL 1995a; LATVA-KARJANMAA et al. 2003). Jednotlivě rostoucí stromy začínají plodit ve věku 10–15 let, v porostním zápoji později (20–30 let). Začátek plodivosti souvisí s dimenze-

mi koruny, jedinci z vegetativní obnovy mohou plodit i v nižším věku. V běžných podmínkách plodí osika každoročně, meziroční kolísání plodivosti je ovlivněno průběhem počasí v době kvetení a zrání, výskytem škůdců i možností plošné synchronizace (SHIBATA et al. 2002).

Osiky kvetou před rozvinutím listů v závislosti na průběhu teplot (březen–duben). Semena v tobolkách dozrávají za 4–6 týdnů po sprášení (zpravidla květen–červen), tobolky postupně pukají a ochmýřená semena z nich vypadávají (SIGOTSKÝ 1953). Doba opadu semen trvá od několika dnů až po týdny podle podmínek počasí. Počty tobolek se semeny v jehnědách jsou vysoké, při výskytu až 40 000 ks jehněd na dospělém stromě roční produkce semen na ha dosahuje stovek milionů kusů (LATVA-KARJANMAA et al. 2003). Hmotnost 1000 čistých semen kolísá v rozpětí 0,06–0,14 g podle jejich velikosti. Chmýří zajišťuje transport semen větrem na velkou vzdálenost (běžně stovky metrů), při bezvětří jsou šířena na všechny strany. Významný může být i sekundární pohyb semen po hladkém povrchu země a vodní hladině (BOLAND 2014).

Počáteční klíčivost semen je vysoká (běžně udáváno přes 90 %), jejich životnost v běžných podmínkách rychle klesá a vitalita v půdní bance zpravidla nepřesáhne 1 rok (THOMPSON et al. 1997; TIEBEL et al. 2018). Klíčivost může být ovlivněna genetikou mateřského stromu a podmínkami uložení. Semena osiky nevyžadují při klíčení světlo, při odpovídající vlhkosti klíčí při široké škále teplot (LATVA-KARJANMAA et al. 2006). V příznivých podmínkách klíčí semena rychle (často i méně než za 24 hod po opadu), malá hmotnost semene a absence zásobních látek výrazně zvyšuje nutnost příznivých vlhko-  
stních podmínek pro klíčení a odrůstání semenáčků (THOMPSON et al. 1997; LATVA-KARJANMAA et al. 2003; CHANTAL, GRANSTRÖM 2007). Kolísání vlhkosti snižuje vitalitu semen i průběh klíčivosti. Náhrada odumřelých jedinců nově klíčovými byla zjištěna ještě 2 měsíce po výsevu (MOTTL, ŠTĚRBA 1988; LATVA-KARJANMAA et al. 2003).

Osika dobře odrůstá na minerální půdě s absencí buřeně (spáleniště, naplavené půdy, opuštěné zemědělské plochy), případně na místech s narušenou vrstvou humusu (WORRELL 1995b; CHANTAL et al. 2005; LATVA-KARJANMAA 2006; CHANTAL, GRANSTRÖM 2007). Růst semenáčků může být v prvním roce nepříznivě ovlivněn průběhem počasí (nadměrné přímé sluneční záření, silný déšť, výchozí podmínky vlhkosti v době sjeje a klíčení), výrazným kolísáním vlhkosti svrchní, prokořenělé vrstvy půdy, zastíněním, případně i biotickými faktory. LATVA-KARJANMAA et al. (2003) zjistili přežívání semenáčků v 1. roce růstu v rozmezí 0–23 % (průměr 10 %) v závislosti na vlhkosti svrchních vrstev půdy. Výška v 1. roce růstu zpravidla nepřesahuje 30 (50) cm, jedinci z vegetativní obnovy mohou v prvním roce dosáhnout výšky i 200 cm.

Potenciál pařezové výmladnosti osiky záhy ustává (5–6 let), výmladnost z mčelce uložených slabých kořenů se může vyskytovat desítky let (MYKING et al. 2011). Výskyt kořenových výmladků často přesahuje obvod koruny (až 30 m od rodičovského stromu; WORRELL 1995b). Výmladnost se zvyšuje po mechanickém poškození kořenů nebo od-  
těžení mateřského stromu (WÜHLISCH 2009). Jedinci z kořenových výmladků vykazují stejné pohlaví jako rodičovský jedinec. Kořenové výmladky se vyskytují i pod porostní clonou. Spojení výmladků s původním kořenovým systémem často podporuje zhoršený zdravotní stav jedinců z výmladků z důvodu šíření kořenových hnilob.

### Olše lepkavá a šedá

Přirozený areál rozšíření olše lepkavé pokrývá téměř celou Evropu. Olše šedá má souvislý areál v severní Evropě, ve střední a jižní Evropě je výskyt vázán zejména na horské polohy. Přes značný areál rozšíření obě dřeviny vytváří izolované populace s ohledem na preferované stanovištní podmínky (ÚRADNÍČEK et al. 2009; HOUSTON DURRANT et al. 2016a, 2016b). Olše lepkavá může růst v půdách se značně pro-

měnlivými fyzikálními a chemickými vlastnostmi, dominuje na vodou ovlivněných stanovištích (vysoká hladina spodní vody, zabahnění, stagnující voda). Nejvyšší produkci biomasy tvoří na stanovištích s pohyblivou půdní vodou, humózných hlinitých půdách s odpovídající zásobou živin. Na typických stanovištích může olše lepkavá dlouhodobě vytvářet jednoduché porosty, na přechodových stanovištích tvoří směsi s širokou škálou dřevin a keřů. Jako druh s pionýrskou strategií růstu funguje i na odlišných stanovištích, růst, produkční potenciál a vitalita jsou zpravidla sniženy (OBIDZIŃSKI 2004; PIETRZYKOWSKI 2019). Olše šedá má nižší nároky na živinové a vlhkostní podmínky v půdě, je méně tolerantní k stagnující vodě s nedostatkem kyslíku. Vyskytuje se zejména na vlhkých, provzdušněných půdách v okolí řek, chybí na výrazně kyselých a rašelinných půdách. Klimaticky jsou olše nenáročné, odolné vůči teplotním extrémům. Mají vysoké nároky na světlo, po zastínění rychle ztrácí vitalitu. Zpravidla srdčitý kořenový systém je adaptován na zvýšený obsah vody v půdě, kořenová soustava olše šedé je zpravidla mělčí než u lepkavé. Výskyt bakterií rodu *Frankia* na kořenech umožňuje poutání vzdušného dusíku a nadlepšování jeho zásob na stanovištích s nižší zásobou (FUNK 1990).

Olše plodí každoročně již od mládí (věk 3–10 let u individuálně rostoucích jedinců, 10–20 let v porostu), olše šedá plodí později než olše lepkavá. Silnější semenné roky se vyskytují každé 2–4 roky v závislosti na stanovišti a podmínkách prostředí (CLAESSENS et al. 2010). Výrazné propady plodivosti olše zpravidla nevykazují (HARRINGTON et al. 2008). Olše kvetou před rozvinutím listů, semena dozrávají na podzim v roce opylení (olše šedá v 9, lepkavá v 10–11) a vypadávají v průběhu zimy. Těžší semena vypadávají zpravidla jako první. Část semen může zůstat v šištících po celou zimu (GOSLING et al. 2009). Případný sběr osiva probíhá před vyschnutím a rozevřením šištic. Roční produkce čistých semen v porostu činí 5–13 kg, v semenném roce může dosáhnout až 18 kg (LAGANIS 2007). Absence létajícího aparátu, menší plocha vzdušných pletiv k velikosti a hmotnosti semen omezuje rozsah jejich šíření větrem (30–60 m – McVEAN 1955; RYTTER 1996; TIEBEL et al. 2018), nejvyšší hustota semen byla zjištěna do 10 m od zdroje (KARLSSON 2001; CLAESSENS et al. 2010). Vzdušné pletivo umožňuje šíření semen vodou na velké vzdálenosti (VOGT et al. 2004), semena mohou plout až 1 rok na vodní hladině bez výrazné ztráty klíčivosti (CLAESSENS et al. 2010). Semena se mohou sekundárně šířit po povrchu ledu a sněhu, jsou potravou mnoha druhů ptáků a savců, potenciál jejich šíření obratlovci je však omezený (TURČEK 1961).

Klíčivost může kolísat (10–90 %) v závislosti na průběhu počasí během opylení a vývoje semen. ČSN udává klíčivost 50 % u olše lepkavé, 33 % u olše šedé (ČSN 48 1211). V příznivých podmínkách jsou semena schopna klíčit okamžitě po opadu, klíčivost si olše lepkavá uchovává maximálně 1–3 roky, olše šedá zpravidla 1 rok. Klíčivost a průběh klíčení mohou být ovlivněny průběhem stratifikace, případně proschnutím osiva (CLAESSENS et al. 2010). Semena sbíraná z vodní hladiny mají zpravidla vyšší klíčivost, ale rychleji ji ztrácí (MICHÁLEK 1953). Optimální vlhkost nažek pro klíčení je okolo 30 %, nažky začínají klíčit 10–20 dnů po dosažení příznivých vlhkostních podmínek. Průběh klíčivosti není ovlivněn přístupem světla, průběhem tepla (v běžné škále teplot) a chemickými charakteristikami půdy (McVEAN 1956).

Olše klíčí na humusu i na obnažené minerální půdě, předpokladem jsou odpovídající vlhkostní poměry v době počátečních fází růstu. SCHALIN (1967) zaznamenal vyšší klíčivost a odrůstání semen olše lepkavé na minerální půdě než na organickém substrátu, zjištěné rozdily připisuje vyššímu kolísání vlhkosti povrchových vrstev humusu ve fázi klíčení a odrůstání. Vhodné podmínky pro klíčení poskytují oblasti ovlivněné opakovanými záplavami, místa s narušeným půdním povrchem, případně i lokality v okolí vod po změně vodní hladiny. Semenačky jsou schopny tolerovat dočasné zaplavení. Jednoleté semenačky dokáží vegetovat v zástinu, v následných letech minimálně 20 % záření volné plochy zajišťuje přežívání obnovy (TAPPER 1996; CLAESSENS et al. 2010). Vegetace přirozených společenstev omezuje

obnovu, na typických stanovištích je sporadická generativní obnova vázaná na vyvýšené polohy (vývraty, rozložené dřevo různých dřevin, ostřicové stoličky), to zvyšuje potenciál vzniku chudovitých kořenů. Příznivé podmínky pro obnovu mohou být vytvořeny stavební činností bobrů, pro které olše představuje významný zdroj potravy i stavebního materiálu. Výška semenáčku v prvním roce zpravidla nepřesahuje 15 cm, v dalších letech může výškový přírůstek přesahovat i 1 m. Maximum výškového růstu je okolo 10–20 let, výškový růst je ukončen v 60 letech. Z důvodu nízké tolerance k zastínění dochází v porostech k rychlému přirozenému vyvívání, a tím ke zkracování korun. Ve smíšených porostech je postupně předrůstána ostatními dřevinami, při ztrátě úrovně postavení rychle ztrácí vitalitu.

Olše lepkavá má bohatou pařezovou výmladnost do vysokého věku (SVOBODA 1957), kořenové výmladky se vyskytují omezeně (MEEUWISSEN, ROTTIER 1984; DAUGAVIETIS et al. 2009; ). U olše šedé konstatuje RYTTER (1996) nejprve pařezovou výmladnost, nad věk 10 let i kořenovou výmladnost.

### Jeřáb ptačí

Jeřáb ptačí je rozšířen v rámci Euroasie, ve střední Evropě od nížin až po klečový stupeň (ÚRADNÍČEK et al. 2009). Na jižním areálu rozšíření je jeho výskyt omezen na místa s odpovídající zásobou vody, ta mu umožňuje překonat možné problémy spojené s vysokými letními teplotami (RÄTY et al. 2016). V přirozených společenstvech je jeřáb uváděn v horských smrčínách, v nižších polohách v kyselých doubravách, borech a na suťovištích (SVOBODA 1957), jednotlivě a sekundárně se vyskytuje v různých společenstvech od středních poloh po hory. Má střední až vysoké nároky na světlo, v mladém věku je však schopen dlouhodobě přežívat pod porostní clonou (RASPÉ et al. 2000; ZERBE 2001). Jeřáb se přirozeně obnovuje i pod porostní clonou s homogenním přísunem světla a konkurenčním působením dalších dřevin, kde může dlouhodobě přežívat a výškově odrůstá teprve po vzniku porostní mezery (ŽYWIEC, LEDWOŃ 2008; ŽYWIEC, HOLEKSA 2012). Ve výrazněji diferencovaných porostních částech je jeho obnova omezená. Požadavky dřeviny na fyzikální a chemické vlastnosti půdy jsou nízké, odrůstá na široké škále půdních podmínek, odolává klimatickým extrémům a imisní zátěži a je tolerantní k různým typům poškození (LEDER 1996). Na stanovištích s optimálními podmínkami pro růst (kyselé, humózní půdy s odpovídající zásobou vody a živin) nemůže dlouhodobě růstově konkurovat dominantním dřevinám (RASPÉ et al. 2000). Řídká koruna a její omezené rozrůstání do šířky neomezuje průnik světla do nižších porostních úrovní. Jeřáb je dřevinou vyhledávanou zvěří, okusovány jsou pupeny, listy, výhonky i kůra (MYKING et al. 2013). Poznatky o obnově jeřábu pochází zejména z horských a vysokohorských poloh.

Jeřáb začíná plodit ve věku okolo 5–10 let na volné ploše, v porostu plodivost nastupuje později (15–20 let). Při růstu v zástinu zpravidla nekvete. Plodivost jeřábu na běžných stanovištích nevykazuje vztah ke klimatickým podmínkám, v extrémních horských podmínkách se může projevit vliv srážek a teplot (ŽYWIEC et al. 2013b). Na příznivých stanovištích plodí zpravidla každoročně, množství plodů meziročně kolísá (1–3leté intervaly) v závislosti na podmínkách prostředí, výskytu škůdců a plodivosti v minulých letech (WALLENIS 1999; KOBRO et al. 2003; SATAKE et al. 2004). Meziroční kolísání plodivosti může být značné, pro oblast jižní Karélie uvádí KUTSKO et al. (1982) 50–3020 kg/ha.

Jeřáb kvete v květnu až červnu, květy jsou opylovány hmyzem. Samoopylení pravděpodobně snižuje plodivost i počty semen (SPERENS 1997; RASPÉ et al. 2000). Dužnaté plody (malvice) dozrávají od srpna do října, v plodu je 1–5 semen. Pokud nejsou plody po dozrání zkonsumovány nebo neopadnou, seschnou a postupně opadávají v průběhu zimy. Mezi častější škůdce plodů patří *Argyresthia conjugella* (KOBRO et al. 2003; SATAKE et al. 2004). Riziko poškození semen škůdci není

v běžných podmínkách výrazné (ŻYWIEC et al. 2013a), při zvýšeném výskytu však škůdci mohou ovlivnit meziroční kolísání plodivosti (SPERENS 1997).

Plody jsou rozšiřovány zejména ptáky (až 63 druhů – TURČEK 1961), k šíření přispívají i savci (zejména hlodavci, šelmy a spárkatá zvěř). Vzdálenost šíření semen ptáky defekací v okolí mateřských stromů zpravidla nepřesahuje 40 m (ŻYWIEC et al. 2013b), na holinách je potenciál šíření semen ptáky prostorově omezený podél letových drah a v okolí ptačích vyhlídek (LEDER et al. 2007; ŻYWIEC, LEDWOŃ 2008). U savců závisí vzdálenost šíření na velikosti těla a pohybové aktivitě, z důvodu vyšší predace semen je potenciál šíření savci omezený (KOLLMANN, PIRL 1995). Prostorové rozmístění semen a následné obnovy je zpravidla skupinovitě (ŻYWIEC et al. 2013b; TIEBEL et al. 2017), jednotlivé hloučky mohou být tvořeny více kmínky generativního původu.

Klíčení semen negativně ovlivňuje přítomnost inhibitorů klíčení, vyskytujících se v dužnině plodu i obalu embrya, jejich odstranění se v přírodních podmínkách děje střídáním teploty a vlhkosti. Průchod zvířecím traktem odstraňuje inhibitory v dužnině a i částečně v obalu semene (YAGIHASHI et al. 1998; PAULSEN, HÖGSTEDT 2002), část semen je však strávena. Klíčivost závisí na průběhu stratifikace, ČSN 48 1211 udává klíčivost v průměru 80 %. Semena klíčí časně zjara prvním nebo druhým rokem v závislosti na výskytu inhibitorů, zaznamenan byl i výskyt druhotné dormance s prodlouženou vitalitou semen v půdě až na 5 let (ERLBECK 1998; SPETHMANN 2000). Semena z neporušených malvic v prvním roce neklíčí. TIEBEL (2020) zařazuje jeřáb mezi dřeviny s krátkou dobou přežívání v půdní bance (1–2(5) let).

Pro klíčení a odrůstání jeřáb preferuje stanoviště s dostatkem humusu, odrůstá i na odumřelém dřevu s odpovídajícím rozkladem. RASPÉ et al. (2000) zmiňuje nulový výskyt jedinců na holé půdě bez vegetačního pokryvu. Nezdár jarních sítí jeřábu na zabuřenělých plochách v oblasti Krušných hor způsobilo poškození klíčících jedinců pozdními mrazy (BRADÁČ 1957). Intenzivní výškový růst začíná ve věku 4–6 let, roční výškový přírůst dosahuje průměrně 65 cm.

Vegetativní obnova může být u jeřábu dominantní způsob šíření na extrémních stanovištích z důvodu nepříznivých růstových podmínek i omezené vitality semen (RASPÉ et al. 2000; ŻYWIEC, HOLEKSA 2012). Jeřáby se vegetativně obnovují z pařezových a kořenových výmladků, kořenové výmladky se mohou vyskytovat až 5 m od rodičovského stromu (ZERBE 2001). Jeřáb může dlouhodobě přežívat pod clonou porostu i ve formě opakovaně se obnovujících výmladků s krátkou životností, vegetativně se může obnovit i na místech, kde zbytky z původního jedince již nejsou zřetelné nebo jsou v souvislém vegetačním pokryvu (ZERBE 2001).

## ZÁVĚR

Zájem o využití přirozené obnovy dřevin s pionýrskou strategií růstu se zvyšuje s rostoucí výměrou kalamitních holin i s potřebou úpravy stávajících postupů hospodaření. V našich podmínkách se za pionýrské listnaté dřeviny vhodné pro obnovu lesa na rozsáhlých holinách nejčastěji zmiňují břízy, topoly, olše a jeřáb ptačí. Přehled poznatků o jednotlivých dřevinách ukazuje odlišné mechanismy jejich přirozené obnovy v závislosti na vhodných stanovištních podmínkách, morfologii semen, způsobu šíření, přežívání a odrůstání. Dřeviny vykazují značné kolísání úrody semen v závislosti na klimatických podmínkách. Semenné roky se vyskytují každý 2. (3.) rok u břízy, olší a jeřábu. Běžný potenciál šíření semen břízy větrem nepřesahuje 100 m od zdroje semen (50 m u olší a jeřábu), do této vzdálenosti se dostává dostatečné množství semen pro vznik následného porostu s požadovanými parametry. Topoly (a vrby) jsou schopny se šířit na výrazně delší vzdálenost. Distribuce semen větrem a obratlovci je zpravidla nenáhodná a nerovnoměrná podle konkrétních podmínek

prostředí. Šíření semen na větší vzdálenost je možné. Semenačky břízy a jeřábu mohou vzcházet i ze semen z půdní banky. Pro generativní obnovu analyzovaných dřevin jsou optimální stanoviště s odkrytým nebo narušeným minerálním substrátem, s absencí buřeně. Absence zásobních látek v semenech zvyšuje důležitost příznivých mikroklimatických podmínek (zejména vlhkostních) v prvních fázích růstu. Potenciální využití vegetativní obnovy předpokládá výskyt dřevin na ploše před disturbancí. Dřeviny s pionýrskou strategií růstu jsou často vyhledávány zvěří jako zdroj potravy, úspěch jejich obnovy závisí i na škodách zvěří.

Znalost ekologie obnovy přípravných dřevin umožní jejich širší použití na stávajících holinách.

## Poděkování:

Příspěvek vznikl díky podpoře výzkumného projektu NAZV QK1810126 „Zakládání a výchova směsí přípravných a cílových dřevin plnicích produkční a mimoprodukční funkce lesa v oblasti velkoplošně hynoucích smrkových porostů“ a výzkumného záměru MZE-RO0118.

## LITERATURA

- BAKKER J.P., POSCHLOD P., STRYKSTRA R.J., BEKKER R.M., THOMPSON K. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45: 461–490. DOI: 10.1111/j.1438-8677.1996.tb00806.x
- BECK P., CAUDULLO G., RIGO D. DE, TINNER W. 2016. *Betula pendula*, *Betula pubescens* and other birches in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayán, J. et al. (eds.): *European atlas of forest tree species*. Luxembourg, Publications Office of the European Union: 70–73.
- BOLAND J.M. 2014. Secondary dispersal of willow seeds: sailing on water into safe sites. *Madroño*, 61: 388–398.
- BRADÁČ V. 1957. Síše jeřábového semene. *Lesnická práce*, 36: 459–461.
- BRANG P., WOHLGEMUTH T. 2013. Natürliche Wiederbewaldung von Sturmfächern in der Schweiz. Schlussbericht des Projektes Wiederbewaldung Windwurfflächen 2008–2012. Birmensdorf, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL: 99 s.
- BRANG P., HILFIKER S., WASEM U., SCHWYZER A., WOHLGEMUTH T. 2015. Langzeitforschung auf Sturmflächen zeigt Potenzial und Grenzen der Naturverjüngung. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 166: 147–158. DOI: 10.3188/szf.2015.0147
- BRUNNER A. (ed.) 2002. Restocking of storm-felled forests: new approaches. *Proceedings of an international workshop in Denmark, March 2001*. Frederiksberg, Ministry of the Environment, Danish Forest and Landscape Research Institute: 114 s.
- BRZEZIECKI B., KIENAST F. 1994. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management*, 69: 167–187. DOI: 10.1016/0378-1127(94)90227-5
- CAUDULLO G., RIGO D. DE 2016. *Populus tremula* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayán, J. et al. (eds.): *European atlas of forest tree species*. Luxembourg, Publications Office of the European Union: 138–139.
- CLAESSENS H., OOSTERBAAN A., SAVILL P., RONDEUX J. 2010. A review of the characteristics of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) and their implications for silvicultural practices. *Forestry* (Oxford), 83: 163–175. DOI: 10.1093/forestry/cpp038

- ČÍŽKOVÁ L., BARNET P., MÁCHOVÁ P. 2018. Využití topolu šedého jako náhrady jasanu a olše při obnově zejména lužních lesů. Certifikovaná metodika. Strnady, VÚLHM: 27 s. Lesnický průvodce, 3/2018.
- ČSN 48 1211. 2006. Lesní semenářství – Sběr, kvalita a zkoušky kvality semenného materiálu lesních dřevin. Praha, ČNI: 60 s.
- DAUGAVIETIS M., DAUGAVIETE M., BIŠENIEKS J. 2009. Management of grey alder (*Alnus incana* Moench.) stands in Latvia. Engineering for Rural Development: 229–234.
- DIACI J., ROZENBERGAR D., FIDEJ G., NAGEL T. 2017. Challenges for uneven-aged silviculture in restoration of post-disturbance forests in Central Europe: a synthesis. Forests, 8: 378. DOI: 10.3390/f8100378
- ERLBECK R. 1998. Die Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*) - ein Porträt des Baumes des Jahres 1997. In: Schmidt O. (ed.): Beiträge zur Vogelbeere. Berichte aus der Bayrischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft 17: 2–14.
- FISCHER A. (ed.) 1998. Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. Landsberg, ecomed: 427 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.
- FUNK D.T. 1990. *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. European alder. Washington, DC, U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 239–256. Agriculture Handbook 654.
- GOSLING P., MCCARTAN S.A., PEACE A.J. 2009. Seed dormancy and germination characteristics of common alder (*Alnus glutinosa* L.) indicate some potential to adapt to climate change in Britain. Forestry (Oxford), 82: 573–582. DOI: 10.1093/forestry/cpp024
- GRANSTRÖM A., FRIES C. 1985. Depletion of viable seeds of *Betula pubescens* and *Betula verrucosa* [B. pendula] sown onto some north Swedish forest soils. Canadian Journal of Forest Research, 15: 1176–1180.
- HARRINGTON C.A., BRODIE L.C., DEBELL D.S., SCHOPMEYER C.S. 2008. *Alnus*. In: The woody plant seed manual. Washington, USDA Forest Service: 232–242. Agriculture Handbook 727.
- HARTIG M., LEMKE C. 2002. Birken-Schneesaat, AFZ – Der Wald, 4: 170–173.
- HEGER A. 1952. Die Begründung von Mischwäldern auf Grosskahlfächen unter besonderer Berücksichtigung des Vorwaldgedankens. Radebeul; Berlin, Neumann: 64 s.
- HEYDEL F., CUNZE S., BERNHARDT- RÖRMERMANN M., TACKENBERG O. 2014. Long-distance seed dispersal by wind: disentangling the effects of species traits, vegetation types, vertical turbulence and wind speed. Ecological Research, 29: 641–651. DOI: 10.1007/s11284-014-1142-5
- HOLM S-O. 1994. Reproductive patterns of birches (*Betula* spp.) in northern Sweden. Umea, Univ.: 16 s.
- HOLSTRÖM E., KARLSSON M., NILSSON U. 2017. Modeling birch seed supply and seedling establishment during forest regeneration. Ecological Modelling, 352: 31–39. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2017.02.027
- HOUSTON DURRANT, T., RIGO D. DE, CAUDULLO G. 2016a. *Alnus glutinosa* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J. et al. (eds.): European atlas of forest tree species. Luxembourg, Publications Office of the European Union: 64–65.
- HOUSTON DURRANT, T., RIGO D. DE, CAUDULLO G., 2016b. *Alnus incana* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J. et al. (eds.): European atlas of forest tree species. Luxembourg, Publications Office of the European Union: 66–67.
- HUOTARI N., TILLMAN-SUTELA E., PASANEN J., KUBIN E. 2008. Ash-fertilization improves germination and early establishment of birch (*Betula pubescens* Ehrh.) seedlings on a cut-away peatland. Forest Ecology and Management, 255: 2870–2875. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.01.062
- HUTH F., WAGNER S. 2006. Gap structure and establishment of Silver birch regeneration (*Betula pendula* Roth.) in Norway spruce stands (*Picea abies* L. Karst.). Forest Ecology and Management, 229: 314–324. DOI: 10.1016/j.foreco.2006.04.010
- HUTH F. 2009. Untersuchungen zur Verjüngungsökologie der Sand-Birke (*Betula pendula* Roth). Dresden, Techn. Univ.: 394 s. Dissertation, TU
- HYNYNEN J., NIEMISTÖ P., VIHÄRÄ-AARNIO A., BRUNNER A., HEIN S., VELLING P. 2010. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe. Forestry (Oxford), 83: 103–119. DOI: 10.1093/forestry/cpp035
- HYTÖNEN J., JYLHÄ P. 2005. Effects of competing vegetation and post-planting weed control on the mortality, growth and vole damages to *Betula pendula* planted on former agricultural land. Silva Fennica, 39: 365–380. DOI: 10.14214/sf.374
- HYTÖNEN J. 2019. Stump diameter and age affect coppicing of downy birch (*Betula pubescens* Ehrh.). European Journal of Forest Research, 138: 345–352. DOI: 10.1007/s10342-019-01175-5
- CHANTAL M. DE, KUULUVAINEN T., LINDBERG H., VANHA-MAJAMAA I. 2005. Early regeneration of *Populus tremula* from seed after forest restoration with fire. Scandinavian Journal of Forest Research, 20: 33–42.
- CHANTAL M. DE, GRANSTRÖM A. 2007. Aggregations of dead wood after wildfire act as browsing refugia for seedlings of *Populus tremula* and *Salix caprea*. Forest Ecology and Management, 250: 3–8. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.03.035
- JOHANSSON T. 1992. Sprouting of 10- to 50-year-old *Betula pubescens* in relation to felling time. Forest Ecology and Management, 53: 283–296. DOI: 10.1016/0378-1127(92)90047-D
- KANTOR J. 1950. Příspěvek k pěstění břízy. Lesnická práce, 29: 397–478.
- KARLSSON A. 1996. Site preparation of abandoned fields and early establishment of naturally and direct-seeded birch in Sweden. Uppsala, Swedish Univ. of Agricultural Sciences, Fac. Of Forestry: 25 s. Studia Forestalia Suecica, 199.
- KARLSSON A., ALBREKTSON A., FORSGREN A., SVENSSON L. 1998. An analysis of successful natural regeneration of downy and silver birch on abandoned farmland in Sweden. Silva Fennica 32: 229–240. DOI: 10.14214/sf.683
- KARLSSON M. 2001. Natural regeneration of broadleaved tree species in Southern Sweden. Effects of silvicultural treatments and seed dispersal from surrounding stands. Upsala, Alnarp, Swedish Univ. of Agricultural Sciences: 44 s. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae / Silvestria 196.
- KINNAIRD J.W. 1974. Effect of site conditions on the regeneration of birch (*Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh.). Journal of Ecology, 62: 467–472. DOI: 10.2307/2258992
- KOBRO S., SØREIDE L., DJØNNE E., RAFOSS T., JAASTAD G., WITZGALL P. 2003. Masting of rowan *Sorbus aucuparia* L. and consequences

- for the apple fruit moth *Argyresthia conjugella* Zeller. Population Ecology, 45: 25–30. DOI: 10.1007/s10144-003-0136-x
- KOHLERMANN L. 1950. Untersuchungen über die Windverbreitung der Früchte und Samen mitteleuropäischer Waldbäume. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 69: 606–624.
- KOLLMANN J., PIRL M. 1995. Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland-grassland transition. Acta Oecologica, 16: 313–329.
- KOŠULIČ M. 2010. Cesta k přirozenému hospodářskému lesu. Brno, FSC ČR: 452 s.
- KULA E. 2011. Bříza a její význam pro trvalý rozvoj lesa v imisních oblastech. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy: 276 s.
- KULAKOWSKI D., SEIDL R., HOLEKSA J., KUULUVAINEN T., NAGEL T.A., PANAYOTOV M. et al. 2016. A walk on the wild side: Disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain ecosystems. Forest Ecology and Management, 388: 120–131. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.07.037
- KUTSKO A.A., SAKOVETS B.H., BELONOGOVA T.B. 1982. Fruit productivity of *Sorbus aucuparia* in Southern Karelia. Rastitel'nye Resursy, 18: 202–207. [In Russian].
- LAGANIS J. 2007. Emery analysis of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) floodplain forest growth. Dissertation. University of Nova Gorica: 175 s.
- LÄSSIG R., EGLI S., ODERMATT O., SCHÖNENBERGER W., STÖCKLI B., WOHLGEMUTH T. 1995. Beginn der Wiederbewaldung auf Windwurfflächen. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen, 146: 893–911.
- LATVA-KARJANMAA T., SUVANTO L., LEINONEN K., RITA H. 2003. Emergence and survival of *Populus tremula* seedlings under varying moisture conditions. Canadian Journal of Forest Research, 33: 2081–2088. DOI: 10.1139/x03-129
- LATVA-KARJANMAA T., SUVANTO L., LEINONEN K., RITA H. 2006. Sexual reproduction of European aspen (*Populus tremula* L.) at prescribed burned site: the effects of moisture conditions. New Forests, 31: 545–558. DOI: 10.1007/s11056-005-2742-2
- LEDER B. 1996. Die Bedeutung der Vogelbeere bei Sekundärsukzessionen im Eggegebirge. AFZ/DerWald, 51: 997–1000.
- LEDER B. et al. 2007. Empfehlungen für die Wiederbewaldung der Orkanflächen in Nordrhein-Westfalen. Arnsberg, Landesbetrieb Wald und Holz NRW: 80 s.
- LORENZ A., WAGNER S., TISCHEW S. 2017. Verjüngungsökologie der Sandbirke (*Betula pendula* Roth) auf Folgeflächen des Braunkohlenbergbaus als Grundlage für Renaturierungskonzepte. Forstarchiv, 88: 111–124.
- MARTINÍK A. 2014. Obnova lesa s jíjí břízou – zkušenosti ze smrkového porostu po větrné kalamitě. Zprávy lesnického výzkumu, 59: 35–39.
- MARTINÍK A. 2019. Uplatnění břízy (*Betula pendula* Roth.) a osiky (*Populus tremula* L.) při obnově a tvorbě lesa po disturbancích. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 136 s.
- MATLACK G.R. 1989. Dispersal of seed across snow in *Betula lenta*, a gap-colonizing tree species. Journal of Ecology, 77: 853–869. DOI: 10.2307/2260990
- MCVEAN D.N. 1955. Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. 11. Seed distribution and germination. Journal of Ecology, 43: 61–71. DOI: 10.2307/2257119
- MCVEAN D.N. 1956. Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. III. Seedling establishment. Journal of Ecology, 44: 195–218. DOI: 10.2307/2257162
- MEEUWISSEN T.W.M., ROTTIER H. 1984. Development of alder (*Alnus glutinosa*) coppice. Netherlands Journal of Agricultural Science, 32: 240–242.
- MICHÁLEK J. 1953. Olše. In: Rychle rostoucí dřeviny a jejich pěstování Praha, SZN: 120–132. Lesnická knihovna – malá řada, sv. 30.
- MOTTL J., ŠTĚRBA S. 1988. Metodické pokyny pro pěstování osiky. Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 92 s. Lesnický průvodce 1/1988.
- MRAZEK F. 1998. Ein Plädoyer für die Birke. AFZ Der Wald, 5: 262–263.
- MYKING T., BÖHLER F., AUSTRHEIM G., SOLBERG E.J. 2011. Life history strategies of aspen (*Populus tremula* L.) and browsing effects: a literature review. Forestry: An International Journal of Forest Research, 84: 61–71.
- MYKING T., SOLBERG E.J., AUSTRHEIM G., SPEED J.D.M., BÖHLER F., ASTRUP R., ERIKSEN R. 2013. Browsing of willow (*Salix caprea* L.) and rowan (*Sorbus aucuparia* L.) in the context of life history strategies: a literature review. European Journal of Forest Research, 132: 399–409. DOI: 10.1007/s10342-013-0684-3
- NATHAN R., KATUL G.G., BOHRER G., KUPARINEN A., SOONS M.B., THOMPSON S.E., TRAKHTENBROT A., HORN H.S. 2011. Mechanistic models of seed dispersal by wind. Theoretical Ecology, 4: 113–132. DOI: 10.1007/s12080-011-0115-3
- NILSSON U., LUORANEN J., KOLSTRÖM T., ÖRLANDER G., PUTTONEN P. 2010. Reforestation with planting in northern Europe. Scandinavian Journal of Forest Research, 25: 283–294. DOI: 10.1080/02827581.2010.498384
- O'HARA K.L., RAMAGE B.S. 2013. Silviculture in an uncertain world: Utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. Forestry, 86: 401–410. DOI: 10.1093/forestry/cpt012
- OBIDZIŃSKI A. 2004. Black alder (*Alnus glutinosa* Gaertn.) as a pioneer species in regeneration of fresh oak-linden-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum typicum* Traczyk 1962) in Białowieża Forest (East Poland). Polish Journal of Ecology, 52: 533–551.
- PAULSEN T.R., HÖGSTEDT G. 2002. Passage through bird guts increases germination rate and seedling growth in *Sorbus aucuparia*. Functional Ecology, 16: 608–616. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2002.00668.x
- PERALA D.A., ALM A.A. 1990a. Reproductive ecology of birch: a review. Forest Ecology and Management, 32: 1–38. DOI: 10.1016/0378-1127(90)90104-J
- PERALA D.A., ALM A.A. 1990b. Regeneration silviculture of birch: a review. Forest Ecology and Management, 32: 39–77. DOI: 10.1016/0378-1127(90)90105-K
- PĚNČÍK J. et al. 1958. Zalesňování kalamitních holin. Praha, SZN: 263 s.
- PIETRZYKOWSKI M. 2019. Tree species selection and reaction to mine soil reconstructed at reforested post-mine sites: Central and eastern European experiences. Ecological Engineering: X, 3: 100012. DOI: 10.1016/j.ecoena.2019.100012
- PRIEN S. 2008. Katastrophenflächen-Aufforstung unter Nutzung des Vorwaldes. AFZ/Der Wald, 22: 1196–1200.
- RANTA H., HOKKANEN T., LINKOSALO T., LAUKKANEN L., BONDESTAM K., OKSANEN A. 2008. Male flowering of birch: Spatial synchronization, year-to-year variation and relation of

- catkin numbers and airborne pollen counts. *Forest Ecology and Management*, 255: 643–650. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.09.040
- RASPÉ O., FINDLAY C., JACQUEMART A.-L. 2000. *Sorbus aucuparia* L. *Journal of Ecology*, 88: 910–930. DOI: 10.1046/j.1365-2745.2000.00502.x
- RÄTY M., CAUDULLO G., RIGO D. DE 2016. *Sorbus aucuparia* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J. et al. (eds.): *European atlas of forest tree species*. Luxembourg, Publications Office of the European Union: 176–177.
- REYES O., CASAL M., TRABAUD L. 1997. The influence of population, fire and time of dissemination on the germination of *Betula pendula* seeds. *Plant Ecology* 133: 201–208.
- ROUSI M., POSSEN B.J.M.H., PULKKINEN P., MIKOLA J. 2019. Using long-term data to reveal the geographical variation in timing and quantity of pollen and seed production in silver and pubescent birch in Finland: implications for gene flow, hybridization and responses to climate warming. *Forest Ecology and Management*, 438: 25–33. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.02.001
- RYTTER L. 1996. Grey alder in forestry. A review. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences, Supplement* 24: 65–84.
- SATAKE A., BJØRNSTAD O. N., KOBRO S. 2004. Masting and trophic cascades: interplay between rowan trees, apple fruit moth, and their parasitoid in southern Norway. *Oikos*, 104: 540–550. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2004.12694.x
- SEIDL R., SCHELHAAS M.-J., LEXER M.J. 2011. Unravelling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, 17: 2842–2852. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x
- SHIBATA M., TANAKA H., IIDA S., ABE S., MASAKI T., NIYAMA K., NAKASHIZUKA T. 2002. Synchronized annual seed production by 16 principal tree species in a temperate deciduous forests, Japan. *Ecology*, 83: 1727–1742. DOI: 10.2307/3071991
- SCHALIN I. 1967. Germination analysis of *Alnus incana* (L.) Moench and *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Seeds*. *Oikos*, 18: 253–260. DOI: 10.2307/3565103
- SIGOTSKÝ F. 1953. Osika. In: *Rychle rostoucí dřeviny a jejich pěstování* Praha, SZN: 112–120. Lesnická knihovna – malá řada, sv. 30.
- SPERENS U. 1997. Fruit production in *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) and pre-dispersal seed predation by the apple fruit moth (*Argyresthia conjugella* Zell.). *Oecologia*, 110: 368–373.
- SPETHMANN W. 2000. Generative Gehölzvermehrung. In: Mac Cárthaigh D., Spethmann W. (eds.): *Krüssmanns Gehölzvermehrung*. Berlin, Parey: 2–57.
- SPRACKLEN B.D., LANE J.V., SPRACKLEN D.V., WILLIAMS N., KUNIN W.E. 2013. Regeneration of native broadleaved species on clearfelled conifer plantations in upland Britain. *Forest Ecology and Management*, 310: 204–212. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.08.001
- SUCHOCKAS V. 2002. Seed dispersal and distribution of silver birch (*Betula pendula*) naturally regenerating seedlings on abandoned agricultural land at forest edges. *Baltic Forestry*, 8: 71–77.
- SVOBODA P. 1957. Lesní dřeviny a jejich porosty. Část III. Praha, Státní zemědělské nakladatelství: 457 s.
- TAPPER P.-G. 1996. Tree dynamics in a successional *Alnus-Fraxinus* woodland. *Ecography*, 19: 237–244.
- TESAŘ V. 1994. Dřevina přípravná (dřevina pionýrská). In: Poleno, Z. et al. (eds.): *Lesnický naučný slovník I*. Praha, Agrospoj: 153.
- THOMPSON K., BAKKER J.P., BEKKER R.M. 1997. The soil seed banks of north-west Europe: methodology, density and longevity. Cambridge, Cambridge University Press: 276 s.
- TIEBEL K., KARGE A., HUTH F., WEHNERT A., WAGNER S. 2017. Naturverjüngungspotenziale von Pionierbaumarten für die Wiederbewaldung von Sturmwurfllächen nutzen. *Forstarchiv*, 88: 138.
- TIEBEL K., HUTH F., WAGNER S. 2018. Soil seed banks of pioneer tree species in European temperate forests: a review. *iForest*, 11: 48–57. DOI: 10.3832/ifer2400-011
- TIEBEL K. 2020. The ability of pioneer tree species to mitigate the effects of site disturbance by fast and effective natural regeneration. Dresden, TU: 187 s.
- TIEBEL K., HUTH F., FRISCHBIER N., WAGNER S. 2020. Restrictions on natural regeneration of storm-felled spruce sites by silver birch (*Betula pendula* Roth) through limitations in fructification and seed dispersal. *European Journal of Forest Research* 139: 731–745. DOI: 10.1007/s10342-020-01281-9
- TURČEK F.J. 1961. *Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze*. Bratislava, Verlag der slowakischen Akademie der Wissenschaften: 332 s.
- ÚRADNÍČEK L., MADĚRA P., TICHÁ S., KOBLÍŽEK J. 2009. *Dřeviny České republiky*. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 366 s.
- VIHERÄ-AARNIO A., HAKKINEN R., PARTANEN J., LUOMAJOKI A., KOSKI V. 2005. Effects of seed origin and sowing time on timing of height growth cessation of *Betula pendula* seedlings. *Tree Physiology*, 25: 101–108.
- VOGT K., RASRAN L., JENSEN K. 2004. Water-borne seed transport and seed deposition during flooding in a small river-valley in Northern Germany. *Flora*, 199, 5: 377–388. DOI: 10.1078/0367-2530-00166
- WALLENIUS T.H. 1999. Yield variations of some common wild berries in Finland in 1956–1996. *Annales Botanici Fennici*, 36: 299–314.
- WILLOUGHBY I.H., JINKS R.L., FORSTER J. 2019. Direct seeding of birch, rowan and alder can be a viable technique for the restoration of upland native woodland in the UK. *Forestry (Oxford)*, 92: 324–338. DOI: 10.1093/forestry/cpz018
- WOHLGEMUTH T., KUHN N., LÜSCHER P., KULL P., WÜTHRICH H. 1995. Vegetations- und Bodendynamik auf rezenten Windwurfllächen in den Schweizer Nordalpen. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 146: 873–891.
- WORRELL R. 1995a. European aspen (*Populus tremula* L.): a review with particular reference to Scotland I. Distribution, ecology and genetic variation. *Forestry (Oxford)*, 68: 93–105. DOI: 10.1093/forestry/68.2.93
- WORRELL R. 1995b. European aspen (*Populus tremula* L.): a review with particular reference to Scotland 2. Values, silviculture and utilization. *Forestry (Oxford)*, 68: 231–244. DOI: 10.1093/forestry/68.3.231
- WÜHLISCH G. VON 2009. *EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use of Eurasian aspen (Populus tremula)*. Rome, Bioversity International: 6 s.
- YAGIHASHI T., HAYASHIDA M., MIYAMOTO T. 1998. Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. *Oecologia*, 114: 209–212. DOI: 10.1007/s004420050438
- ZAKOPAL V. 1955. Zlepšené způsoby zalesnění rozsáhlých kalamitních holin na Křivoklátsku. *Práce výzkumných ústavů lesnických ČSR*, 8: 7–42.
- ZAMORANO J.G., HOKKANEN T., LEHIKONEN A. 2018. Climate-driven synchrony in seed production of masting deciduous and conifer tree species. *Journal of Plant Ecology*, 11: 180–188. DOI: 10.1093/jpe/rtw117



- ZEITLINGER J. 1991. Die Sandbirke und die Moorbirke. Österreichische Forstzeitung, 3: 31–42.
- ZERBE S. 2001. On the ecology of *Sorbus aucuparia* (Rosaceas) with special regard to germination, establishment and growth. Polish Botanical Journal 46: 229–239.
- ŻYWIEC 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. DOI: 10.1007/s11258-007-9291-z
- ŻYWIEC M., HOLEKSA J. 2012. Sprouting extends the lifespan of tree species in a seedling bank: 12-year study. Forest Ecology and Management, 284: 205–212. DOI: 10.1016/j.foreco.2012.08.007
- ŻYWIEC M., HOLEKSA J., LEDWOŃ M., SEGET P. 2013a. Reproductive success of individuals with different fruit production patterns. What does it mean for the predator satiation hypothesis? Oecologia, 172: 461–467. DOI: 10.1007/s00442-012-2502-x
- ŻYWIEC M., HOLEKSA J., WESOŁOWSKA M., SZEWCZYK, J., ZWIJACZ-KOZICA T., KAPUSTA P. 2013b. *Sorbus aucuparia* regeneration in a coarse-grained spruce forest – a landscape scale. Journal of Vegetation Science, 24: 735–743.

## POTENTIAL OF PIONEER TREE SPECIES NATURAL REGENERATION - REVIEW

### SUMMARY

The literature review summarizes the present knowledge about regeneration potential of pioneer tree species (*Betula pendula*, *Betula pubescens*, *Alnus glutinosa*, *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia* and *Populus tremula*) on calamity clearcuttings. Pioneer tree species can grow in various site and climatic conditions, their seed production and easy spreading on distance increase the potential of natural regeneration. Insufficient knowledge of their regeneration ecology limits the success of regeneration and management of disturbed sites. Pioneer tree species could play a significant role as a nurse stands correcting microclimate and site conditions on present clearcuttings.

Each reviewed pioneer tree species have different regeneration mechanisms affected by seed morphology, dispersal vector characteristics and site conditions. Pioneer trees exhibit large annual variations in seed production influenced by weather conditions. Good seed years (mast years) occur every 2–3 years in birches, rowan and alders, information about poplars and willows seed fluctuation is limited. Seed quantum differs according to the tree dimensions and site conditions. Distribution of seed by wind depends on real conditions (terrain morphology, tree height, wind direction and speed). Common distance of seed dispersal by wind from seed source is about 50 m for alders and 100 m for birches, seeds of aspen can be spread for hundreds of meters. Transport of seeds on long distance by wind is possible, potential of stand formation depends on amount of transported seed and duration of suitable site conditions for regeneration. Common distance of seed spreading by birds (rowan) usually does not get over 40 m, seeds are defecated around flight corridors and perches. Seeds can be secondary transported by water (alders, poplars), transport on solid surface (snow, ice, soil) is limited. Seed distributions by wind and animals are usually not random and regular. Survival of seed in seed banks is short-term for birch and rowan (1–5 years), their regeneration success depends on persistent refilling of soil seed bank. Seeds of aspen and alders usually do not survive in a seed bank. Limited seed weight and absence of reserves emphasize the importance of favourable conditions during seed germination and initial growth. Birch and aspen regenerate best on mineral soils, alders and rowan can regenerate on humus. Seedlings can grow under limited light conditions in the first year, further growth is affected by light approach. Only rowan can grow for a long time under shelter. All species can regenerate also vegetative by sprouts. Vitality and growth of sprouts depend on site conditions, age and vitality of parent tree.

Utilization of information about regeneration ecology of pioneer trees species enables their regeneration on present clearcuttings, nurse stands can increase stability and biodiversity of successive stand. Detailed knowledge of the regeneration ecology of the studied pioneer tree species makes possible an approach to silviculture that is targeted to the conservation and revitalization of pioneer tree species in managed forests.

Zasláno/Received: 10. 02. 2021

Přijato do tisku/Accepted: 13. 04. 2021