



Využití růstové a morfologické aklimace přirozené obnovy smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) na různou intenzitu porostního světla pro posílení růstové diferenciacce lesních porostů (nejen) ve fázi porostních přestaveb

Ing. et Ing. Pavel Bednář, Ph.D.

Jiří Bína

Opočno, 2023

Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i.
Strnady 136, 252 02 Jíloviště
www.vulhm.cz

Publikace vydané v řadě Lesnický průvodce jsou dostupné v elektronické verzi na:
http://www.vulhm.cz/lesnicky_pruvodce

Vedoucí redaktor: Ing. Jan Řezáč; e-mail: rezac@vulhm.cz

Výkonná redaktorka: Miroslava Valentová; e-mail: valentova@vulhmop.cz

Motto: „Přírodě blízké lesnictví není jen pouhým ekologickým hobby, ale je souladem ekologie a ekonomie racionálně využívající biologické automatizace a tvořivých sil lesa pro zvýšení ekonomické efektivity.“

Jean-Philippe Schütz, 1999

*Věnováno lesnickému odkazu Ing. Pavla Bednáře staršího (*1952 – †2000).*



The Potential for Application of Growth and Morphological Acclimation Patterns in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) Natural Regeneration to Different Light Intensities (not only) for the Process of Forest Stand Transformation.

Abstract

The growth and morphology of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) juveniles observed under different light conditions due to overstorey canopy openness is described in detail. The aim is to introduce the potential of photo-morphological responses of juveniles for the development of a desirable forest structure. The site reference level where the research was located is on acidic sites of a higher altitude zone in the Czech Republic. Light conditions as an independent variable is stated by using of indirect method of light estimation from hemispherical photographs. Detail description of natural regeneration features based on precise measurement of natural regeneration in eight different parameters (and subsequent indices calculation) within established grid on research plots where 1214 sapling measurements (from 10 to 431 cm in height) were taken for conclusions in this methodology. Light affects the growth and morphological development of juveniles, resulting in variation in the lateral crown growth and crown length. Acclimations are manifested as trade-offs between height and lateral crown growth and crown length. Similar shifts occur within relative height growth (the terminal length to the total height) and apical dominance ratio (the terminal length to the branch length). The crown is highly capable to acclimation through the whole gradient of ontogenetic development of juveniles. Light influences the density weakly only for a growing stage of regeneration reaching maximally 1 meter in height and established relation is showing negative correlation; however, when a regeneration index (density * median height) is considered, significant relations with light conditions are discovered, proving a self-regulation/self-reduction process employment, as well. Natural regeneration initiation and formation is independent on light conditions and are dependent on more complex microclimatic conditions. Light conditions do not influence the stem diameter that is dependent on intraspecific competition while height growth depends on light conditions – as a consequence, height-diameter ratio positively correlates with light conditions presenting the importance of overstorey canopy shelter for development of stability of understorey as one of many examples of natural automation. High level of photo-morphological plasticity of N. spruce natural regeneration is clearly presented as valuable tool for silvicultural practice that can be effectively used to control how spruce growth dynamic is vigorous to offer optimal growing (and competitive) conditions for other tree species that are re-introduced back to forest stands within tree species conversion; and very valuable tool for forest structure encouragement, as well. Significant potential for costs savings is clearly presented and proved when the comparison with artificial regeneration is calculated.

Key words: *Picea abies* (L.) Karst.; forest natural regeneration, growth acclimation, photo-morphological plasticity, forest stand transformation, light conditions, diffuse light, direct light, forest microclimate, forest overstorey shelter, forest understorey

Oponenti:

doc. Ing. Tomáš Vrška, Dr.; Školní lesní podnik Masarykův les Křtiny, ředitel

Ing. Jiří Bartoš; Oddělení lesního hospodářství a myslivosti KrÚ Kraje Vysočina, vedoucí oddělení

Adresy autorů:

Ing. et Ing. Pavel Bednář, Ph.D.
Jiří Bína

Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i.
Výzkumná stanice Opočno
Na Olivě 550
517 73 Opočno

e-mail:
pavelbednar13@seznam.cz
binajiri@gmail.com

Procentuální podíl autorů:

Pavel Bednář (80)

Jiří Bína (20)

Obsah

1. Úvod	1
2. Cíl metodiky	2
3. Vlastní popis metodiky	3
3.1. Pěstební analytika: základní souvislosti mezi otevřeností horního porostního zápoje na růstovou odezvu porostní podúrovně.....	3
3.2. Materiál a metody	4
4. Výsledky.....	8
4.1. Závislost formování a hustoty přirozené obnovy na porostním světle	8
4.2. Závislost výškového růstu přirozené obnovy na porostním světle	11
4.3. Závislost bočního, laterálního růstu koruny na porostním světle	11
4.4. Závislost délky živé koruny na porostním světle	13
4.5. Mechanismus plasticity růstu na kontinuu <i>výškový růst – laterální růst – délka živé koruny</i> a obecné formování habitu jedince v závislosti na porostním světle	14
4.6. Závislost tloušťky a štíhlostního kvocientu na porostním světle.....	18
5. Závěr – pěstební shrnutí.....	22
6. Srovnání novosti postupů.....	25
7. Popis uplatnění metodiky.....	26
8. Ekonomické aspekty.....	26
9. Dedikace	28
10. Literatura	28
10.1. Seznam publikací a výstupů, které předcházely metodice.....	28
10.2. Seznam použité literatury	30
11. Obrazová příloha	35



1. Úvod

Obnova lesa, bez ohledu na to, zda jde o obnovu přirozenou, nebo umělou, je kritickou fází růstu lesa, během které může docházet ke ztrátě pestrosti porostní druhové skladby (CLARK ET AL. 1999). Přitom Česká republika patří v Evropě k zemím s výrazně pozměněnou druhovou skladbou lesů (KUPKA 1999), a to v důsledku historického vývoje v souvislosti s intenzivním nadužíváním lesů člověkem (např. NOVOTNÝ, HORÁK 1968). I v celé Evropě v té souvislosti poklesla výměra listnatých lesů z původních 66 % na současných 33 % plochy lesů (KENK, GUEHNE 2001) a tím došlo k výrazné změně nejen druhové, ale současně i strukturní a funkční podoby evropských lesů (KENK, GUEHNE 2001; PARVIAINEN 2005; O'HARA 2006). Právě výrazná změna druhové skladby lesů oproti skladbě přirozené, společně s dlouhodobě konvenčně uplatňovanými pěstebními postupy, jež homogenizovaly porostní strukturu, byla v synergii s dalšími faktory (především výkyvy klimatu coby dopady globální změny klimatu) hlavní příčinou aktuálně doznívajícího velkoplošného rozvaru lesních porostů v ČR. Ten je svým rozsahem dosud zcela bezprecedentní a mj. si vyžádal během osmi let (v období let 2015 – 2022) nutnost zpracování více jak 163 milionů m³ nahodilé těžby (ČSÚ 2023).

Přitom je třeba zdůraznit, že problémem není smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) Karst.), coby dřevina, ale zastoupení, v jakém byl druhotně (tedy působením člověka) v našich lesích rozšířen a posléze v několika generacích lesa převážně nevhodnými pěstebními technikami pěstován. Proto může být smrk ztepilý tam, kde je stanovištně odpovídající dřevinou, racionálně uvažován i v cílové druhové skladbě budoucích smíšených lesů, tedy v porostech po přestavbě současných stejnorodých a stejnověkových porostů smrku. A to v široké škále jeho zastoupení a významu v budoucích porostech – ať jako dřevina hlavní, vedlejší a přimíšená, nebo jen vtroušená, v závislosti na konkrétních stanovištních podmínkách a při zohlednění předpokládaného budoucího vývoje (resp. dopadů extremity a výkyvů) klimatu. Vedle uvedené přeměny porostní druhé skladby je druhým paralelním procesem porostních přestaveb – pro posílení rezistence a resilience lesa stejně klíčovým jako uvedená druhová přeměna – převod hospodářského způsobu, jenž je skrze odklon od holosečného hospodářského způsobu hlavním předpokladem dosažení růstově diferencovanějších porostních struktur a při práci s malou prostorovou jednotkou také nutným předpokladem rozvoje jemné porostní textury.

Přirozená obnova je během procesů přeměn a přestaveb preferovanou formou (pokud je možná); přeměny a přestavby smrkových porostů je zpravidla možné realizovat pouze aktivním pěstebním přístupem (SPIECKER 2000). Přirozená obnova je většinou charakteristická vysokými iniciálními počty jedinců (tzv. „semenáčkových bank“), který je s postupujícím růstem a nárůstem kompetičních vztahů redukován, přičemž v rámci toho může docházet k dramatické redukci druhové variability v důsledku ústupu konkurenčně slabších druhů (COLLET ET AL. 2008). Právě poznatky těchto přirozených procesů se mají odrážet do volby optimálních pěstebních technik a postupů s ohledem na kýžené pěstební cíle (DIACI ET AL. 2011; ČATER ET AL. 2013). V případě přestaveb sekundárních monokultur smrku ztepilého, kombinující (v drtivé většině) vnášení absentujících druhů dřevin umělou obnovou s přirozenou obnovou smrku ztepilého, to konkrétně znamená kontrolu růstové dynamiky přirozené obnovy smrku tak, aby vnášené druhy nebyly smrkovou přirozenou obnovou konkurenčně růstově potlačovány, či dokonce ve svém zastoupení redukovány. A aby jim i během následného vývoje porostu bylo umožněno jejich plné produkční uplatnění v hlavní porostní úrovni, a to i pro jejich plnohodnotný přínos v posílení mechanické stability utvářených smíšených porostů (TESAŘ ET AL. 2004). Přitom ale, aby se i sama přirozená obnova smrku zdárně vyvíjela a odrůstala a smrk se v budoucích porostech také plně uplatnil.

Jedním z hlavních pěstebních nástrojů pro zajištění těchto cílů je náležitá úprava pěstebně-ekologických podmínek porostu skrze optimální otevřenost horního porostního zápoje. A to tak, že budou v maximální míře podpořeny struktura lesa a heterogenita obecně (SCHÜTZ 2002; ČATER ET AL.

2014). Stupeň růstové diferenciace a míra strukturní různorodosti porostní podúrovně jsou totiž přímo závislé na variabilitě porostního světla v podúrovni a mohou být dále tím více umocněné a rozvinuté, čím vyšší je stínsnášenlivost zastoupených dřevinných druhů (CANHAM 1989; GRAVEL ET AL. 2010).

2. Cíl metodiky

Cílem metodiky je podat uživatelům ucelený přehled o možnostech využití růstové a morfologické aklimace přirozené obnovy smrku ztepilého na různou intenzitu porostního světla jako užitečného nástroje pro pěstování lesa, ale i pro uplatnění principů biologické automatizace v obnově a výchově lesa a pro podporu a posílení růstové diferenciace lesních porostů. Zároveň jsou popsány mechanismy růstové aklimace a morfologické úrovně, na kterých se odehrávají, ale i jejich intenzita a míra; stejně jako možnosti, jakými je možné tyto poznatky využít při tvorbě pestrých porostních směsí. A to hlavně při kontrole růstové dynamiky této obnovy a zvláště pak při podpoře dřevin, které dosud v porostní druhové skladbě druhotně absentovaly a jsou do ní zpět vnášeny v rámci druhovým přeměň porostů (resp. porostních přestaveb) dosud stejnorodých (a stejnověkových) porostů.



3. Vlastní popis metodiky

3.1. Pěstební analytika: základní souvislosti mezi otevřeností horního porostního zápoje na růstovou odezvu porostní podúrovně

Přítomnost vegetačního pokryvu obecně, a lesního porostu obzvláště, ovlivňuje klimatické parametry a vytváří tak mikroklima, jehož charakteristiky jsou odvislé od obecné povahy daného klimatu a fyzikálních charakteristik, určených biologickými a strukturními vlastnostmi pokryvu (AUSSENAC 2000). Všechny proměnné, které definují klima (světelné záření, teplota vzduchu a teplota půdy, srážkový úhrn, vzdušná vlhkost a rychlost proudění vzduchu a vítr aj.), jsou silně modifikovány lesním porostem, který tak utváří mikroklima. Obecně nejsilnější mikroklimatický efekt vyvolávají dospělé lesní porosty s uzavřeným porostním zápojem a vysokou hodnotou indexu listové plochy (LAI) (AUSSENAC 2000); ale také diagonální zápoj lesních porostů, formovaný i jedinci nižších stromových tříd či ranějších růstových fází, má významný vliv na proudění vzduchu a tím posléze i na celou řadu dalších mikroklimatických veličin, především teploty vzduchu (PETRÍK ET AL. 1986).

Znalosti porostních strukturních charakteristik horní porostní úrovně a jejich vlivu na světelné podmínky v porostní podúrovní jsou klíčové pro porozumění růstu a procesu obnovy v lesních ekosystémech (LIEFFERS ET AL. 1999). Přírodní modifikace zápoje (v důsledku např. vývrátů nebo odumření stromů, či obecně různě velkých disturbancí), nebo pěstební zásahy v porostním zápoji (probírky, obnovní seče v široké škále jejich typů a forem) ovlivňují větším či menším způsobem mikroklima a jednotlivé klimatické charakteristiky, a to v závislosti na stupni redukce LAI a míře otevření porostního zápoje (AUSSENAC 2000). Proto úroveň světelného záření dopadajícího na povrch půdy je proměnnou vztaženou k LAI (SAMPSON, SMITH 1993; CUTINI 1996), struktuře korun (KELLOMAKI, OKER-BLOM 1983) a otevřenosti porostního zápoje v závislosti na provedených pěstebních opatřeních (AUSSENAC 2000).

Mezi celou řadou růstových faktorů je právě světlo tím faktorem, který hraje zcela mimořádnou roli v lesním prostředí, přinejmenším na humidních stanovištích temperátní zóny (KIMMINS 1997). Světlo, jak je obvykle nazýváno viditelné záření (rozsah vlnových délek cca 400 – 750 nm), je nejdůležitějším faktorem prostředí ovlivňujícím růst a vývoj rostlin (PROCHÁZKA ET AL. 2003). Ačkoliv ekologické nároky jsou ve své podstatě shodné pro všechny druhy dřevin (tj. světlo, voda, živiny, atd.), tak právě světlo hraje napříč těmito klíčovými nároky nejdůležitější roli (FINZI, CANHAM 2000; STANCIOIU, O'HARA 2006). Hraje zcela klíčový význam z toho důvodu, neboť je to faktor, který přímo či nepřímo ovlivňuje ostatní stanovištní faktory (JARČUŠKA 2009). Světlo (a obecně proměnné veličiny světla) je nejvíce určujícím faktorem dřevní produkce (MONTEITH 1972 IN GSPALTL ET AL. 2013), protože je hlavní určující veličinou fotosyntézy (GSPALTL ET AL. 2013). Růst je spolu s mortalitou rozhodujícím procesem určující osud mladých jedinců během přirozené obnovy (HARCOMBE 1987). Růst je ale zároveň integrovanou mírou uhlíkové bilance na úrovni celého jedince, která v rozhodující míře určuje mortalitu (GIVNISH 1988). Jelikož je uhlíková bilance mladých jedinců především limitována světlem, je jejich mortalita často hodnocena jako závislost na světle (KOBÉ ET AL. 1995). Stínásášenlivost a obecně růstová odezva k daným světelným podmínkám jsou tedy důležité pro celkovou růstovou strategii, kompetiční dynamiku a vývoj celého porostu (CANHAM 1989; MASON, KERR 2004).

Dřeviny s různou mírou tolerance k zástínu vykazují rozdílnou škálu rozpětí morfologické a fyziologické plasticity při různých světelných podmínkách (GIVNISH 1988; ČATER, LEVANIČ 2013; ČATER ET AL. 2014). Výsledky celé řady studií zabývajících se touto problematikou na široké paletě druhů dřevin souhrnně přinášejí obecné zjištění, že dřeviny tolerantní k zástínu dokáží napříč gradientem porostního světla uzpůsobit morfologii své koruny v podstatně větším rozsahu a ve více morfologických znacích a parametrech, než dřeviny méně tolerantní k zástínu, či dokonce dřeviny slunné. Stínásášejší dřeviny

dokáží efektivně redukovat svůj růst a přežít v podmínkách zástinu, a to právě díky schopnosti utlumit růst a vytvořit celou řadu foto-morfologických přizpůsobení (aklimací), díky čemuž pak vykazují v zástinu nízkou úroveň mortality; a po svém uvolnění, tedy při zvýšení světelného požitku, pružně reagují na zvýšený světelný požitek vyšší dynamikou růstu (WRIGHT ET AL. 1998; COLLET ET AL. 2001; LÖF ET AL. 2007). Avšak ve světelných podmínkách otevřené plochy nejsou schopny dosahovat takové dynamiky růstu, jako dřeviny slunné (FERLIN 2002).

3.2. Materiál a metody

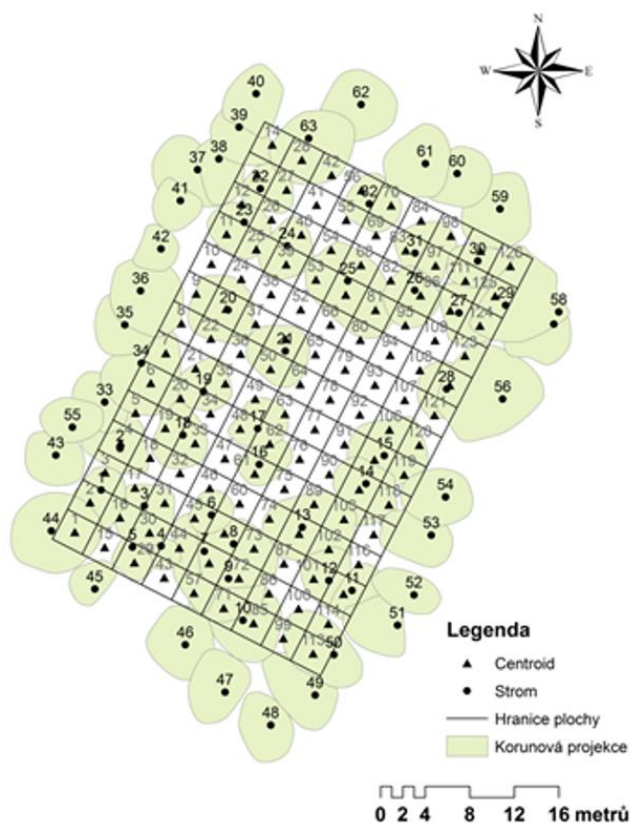
Z pohledu stanovištní typizace jsou zvolenou referencí této metodiky soubory lesních typů (SLT) 5K - kyselá jedlová bučina (*Abieto-Fagetum acidophilum*) a 6K kyselá smrková bučina (*Piceeto-Fagetum acidophilum*); resp. skupina typů geobiocénů 5A3 *Fageta piceoso-abietina*, méně často 6A3 *Fageta abietina-piceosa* (PLÍVA 1987). Výběr edafické kategorie „kyselá – normální“ odpovídá její relativně vysoké míře reprezentativnosti celé ekologické řady „kyselá“. Samotná skutečnost, že uvažovanou referencí je ekologická řada „kyselá“, odráží situaci stanovištní typizace v rámci celé České republiky. V 5. (jedlobukovém) a 6. (smrkobukovém) LVS je totiž tato ekologická řada v případě prvně jmenovaného (5. LVS) zastoupena jako druhá plošně nejvýznamnější, a to s plošným podílem 37 % (živná ekologická řada má 44 %); v 6. LVS již zcela dominuje, a to s plošným rozsahem 45 % (druhá, nejvíce zastoupená ekologická řada, živná, má 23 %). Celkově zaujímá kyselá ekologická řada pátého a šestého LVS téměř 16 % výměry porostní půdy lesů v našem státě a je při souhrnném uvážení obou uvedených LVS řadou s nejčtetnějším zastoupením (ZPRÁVA, 2013). Oba zmiňované SLT navíc spadají do HS 53, který je obecně druhým plošně nejrozšířenějším a smrk v něm zaujímá 75 % porostní plochy (SOUČEK, TESAŘ, 2008).

Stanovištní vymezení tedy koresponduje se situací v ČR a je motivováno také úsilím o to, aby byl (v oblasti stanovištní shody) plošný rozsah lesních porostů na území ČR, kde mohou závěry a doporučení této metodiky najít své uplatnění, co možná největší. Ale rozhodně se pouze a výlučně na tato stanoviště neomezují, právě naopak. Představují totiž vhodně zvolenou referenci pro zjištění základní míry potenciálu růstové a morfologické aklimace smrku ztepilého. Schopnost druhu snášet stín totiž významně ovlivňuje optimum či vychýlení ostatních ekologických faktorů, jako je zásobení vodou a živinami (např. RANDUŠKA ET AL. 1986; KIMMINS 1997; KOBE, COATES 1997; WRIGHT ET AL. 1998; COOMES, GRUBB 2000; JALOVÍAR ET AL. 2013). Právě proto má zjištění základní úrovně, či potenciálu pro růstovou a morfologickou aklimaci na gradient porostního světla a obecně míry stínstáseňlivosti na troficky chudších, kyselých stanovištích vysokou míru reprezentativnosti, neboť na živných, či vodou obohacených stanovištích budou zjištěné schopnosti ještě dále úměrně narůstat.

Reálně pro podchycení uvedené problematiky posloužily výzkumné plochy (ukázka jedné z ploch na obr. 1) založené na Českomoravské vrchovině (stejnomená PLO – 16); a to na výzkumných plochách v nadmořské výšce 672 – 766 m n. m.; s průměrnou roční teplotou 4,9° C; průměrným ročním srážkovým úhrnem 850 mm, jehož 55 – 60 % připadá na vegetační období (VRŠKA ET AL. 2002; UHER 2003) a se (60 – 80) 100 – 120 dny sněhové pokrývky v roce (QUITT 1974; KVĚTOŇ, VOŽENÍLEK 2011).

Pro studium schopností růstové a morfologické aklimace smrku ztepilého, formování, vývoje a odrůstání jeho přirozené obnovy a jeho schopnosti tolerovat porostní zástin byla vybrána řada morfologických parametrů a dalších ukazatelů vývoje přirozené obnovy, a to v souladu s celou řadou studií zabývajících se touto problematikou na široké paletě různých druhů dřevin (např. O'CONNELL, KELTY 1994; LUNDQUIST, FRIDMAN 1996; MESSIERA ET AL. 1999¹; WILLIAMS ET AL. 1999; DUCHESNEAU ET AL. 2001; PAGE ET AL. 2001; CLAVEAU ET AL. 2002; SZYMURA 2005; GRASSI, GIANNINI 2005; COLLET, MOGUEDEC 2007; aj.).

V rámci založených ploch byly vytvořeny výzkumné sítě 3 x 3 m; a na této síti byli v ploškách 1x1 m (obr. 2) měřeni jedinci přirozené obnovy smrku v sedmi morfologických parametrech (a v osmém znaku coby „celková hustota“) a dále hodnoceni dle uvedených studií v dalších 13 dopočítaných morfologických indexech, jak ukazují tab. 1, 2 a 3. S ohledem na potřebu podchytit také změny, které se odehrávají v rámci ontogeneze jedinců přirozené obnovy, bylo realizováno analýzy na dvou úrovních – a to se zohledněním a bez zohlednění výškových tříd přirozené obnovy (tj. růstových fází, resp. pokročilosti, či ontogeneze obnovy). Uvedené výškové třídy byly: 10 – 50 cm; 51 – 100 cm; 101 -150; a 151+ cm. Celkově byly základní morfologické parametry změřeny u **1214 jedinců smrku ztepilého v rozpětí výšky 10 – 431 cm na 166 ploškách velikosti 1 m²**, a to v intenzitách porostního světla od 4 do 46 % světelného požitku volné plochy, což reálně zahrnovalo velmi proměnlivou intenzitu horní porostní clony od plně sevřené clony až po kotlíky/porostní mezeru do velikosti 200 – 220 m² (tj. cca 2 ary; pozn.: myšleno plochy mezery v horním korunovém zápoji).

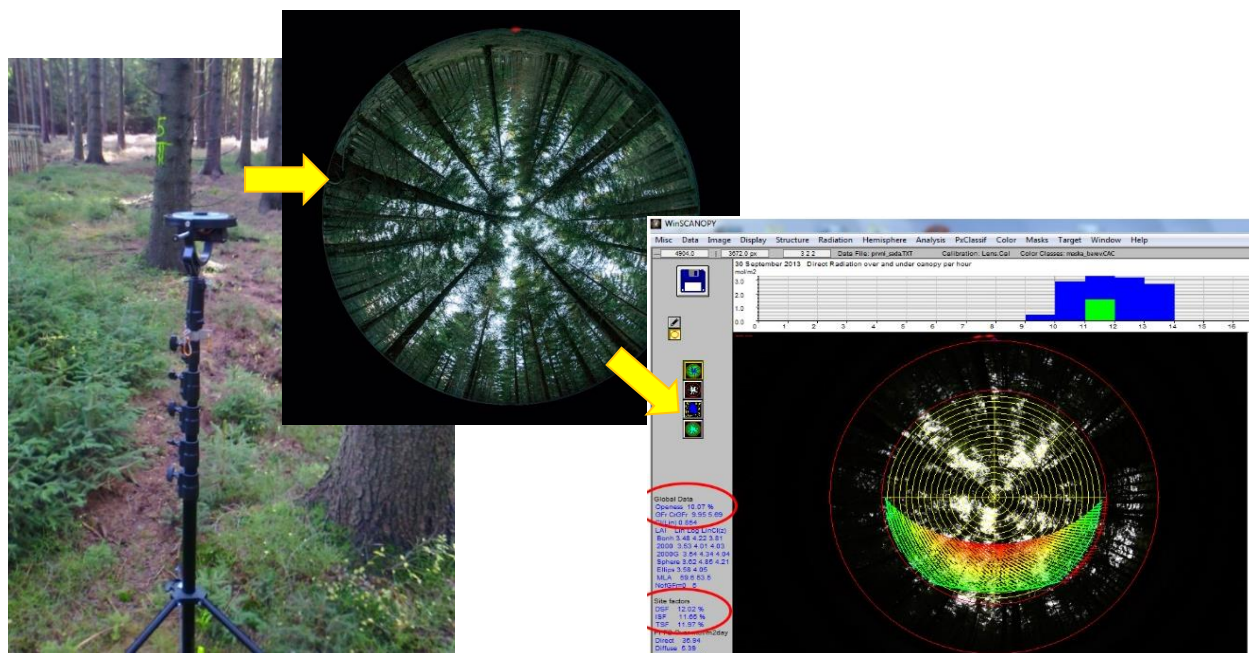


Obr. 1: Ukázka jedné z výzkumných ploch znázorňující kromě porostní situace (tj. horní porostní etáže mateřského porostu zaměřeného technologií Field-Map) také výzkumnou síť 3 x 3 m a centroidy sítě, které jsou uprostřed těchto čtverců a kolem kterých byla v ploškách 1 x 1 metr kompletně změřena veškerá přirozená obnova smrku ztepilého podle kritérií uvedených v tab. 1.

Zjištění poměrů intenzity porostního světla, ve kterých konkrétní jedinec roste, jako nezávisle proměnné, ke které byly následně vztahovány veškeré morfologické parametry (a indexy) a parametry růstu a vývoje přirozené obnovy smrku, bylo provedeno metodou nepřímého měření světla, a to analýzou hemisférické fotografie, pořízené technologií tzv. „Fish-eye“ (~rybí oko; obr. 3); což je široce využívaná technologie pro zjištění otevřenosti porostního zápoje a porostního světla ve studiích zabývajících se růstovou dynamikou (či fyziologií) lesních dřevin např. NIINEMETS, KULL (1998), NIINEMETS (1999), COATES, BURTON (1999), FINZI, CANHAM (2000), GRASSI ET AL. (2004), CHRIMES, NILSON (2005), PETRITAN ET AL. (2007, 2009 a 2010), ROZENBERGAR ET AL. (2007), ČATER, SIMONČIČ (2010), CAMERON, HANDS (2010), DIACI, FIRM (2011), ČATER ET AL. (2013), JAĐUĐ ET AL. (2014).



Obr. 2: Centrální bod čtvercové sítě 3 x 3 m a současně centroid výzkumné plošky 1 x 1 m, v rámci které byla kompletně proměřena veškerá přirozená obnova smrku ztepilého. Ploška byla vytýčena dřevěným čtvercem s vnitřním rozměrem 1 x 1 m; na obou fotografiích jsou viditelné další body sítě 3 x 3 metry staničené dřevěnými barevnými kolíky.



Obr. 3: Vlevo: Sestava pro pořizování hemisférických snímků sestávající z výsuvného stativu (max. výška 7,3 m) v základním, složeném stavu spolu se samo-nivelační plošinou s integrovaným fotoaparátem s širokoúhlým objektivem (tzv. „rybím okem“) a dálkovou spouští.

Uprostřed a vpravo: Hemisférický snímek pořízený pomocí širokoúhlého objektivu – rybím okem (umožňující fotografické zachycení výšece v úhlu 180°); uprostřed snímek v základní podobě; vpravo po analýze otevřenosti porostního zápoje a poměru světelné radiace vůči podmínkám volné plochy ve vyhodnocovacím softwaru WinsCANOPY (Regent Instruments, Québec, Kanada).

Tab. 1: Parametry měřené na přirozené obnově smrku ztepilého a použité v analýzách se zohledněním ontogenetického vývoje a rozlišení obnovy do výškových tříd.

Parametr	Akronym	měření jedinci
Celková hustota	DENSITY	všichni
Výška*	H (cm)	nad 10 cm
Délka živé koruny	CI (cm)	nad 10 cm
Délka terminálu	TI (cm)	nad 10 cm
Délka nejdelší boční větve	BI (cm)	nad 10 cm
Nejširší rozměr koruny	CW1 (cm)	nad 10 cm
Rozměr koruny kolmý na nejširší rozměr koruny	CW2 (cm)	nad 10 cm
Tloušťka kmínku ve výšce 5 cm nad zemí*	D (mm)	nad 10 cm

Pozn: * označené parametry „H“ a „D“ byly testovány i v analýzách bez zohlednění výškových tříd obnovy.

Tab. 2: Morfologické indexy kalkulované pro vyjádření morfologického vývoje přirozené obnovy smrku ztepilého použité při analýzách s rozdělením obnovy do výškových tříd.

Název indexu	Akronym	Rovnice výpočtu
Štíhlostní kvocient	HDR	H/D
Relativní délka koruny – tj. stupeň zavětvení	RCL	CI/H
Relativní šířka koruny – tj. stupeň rozvětvení	RCW	$(CW1 + CW2)/2 \times H$
Stupeň košatosti	CWLR	$(CW1 + CW2)/2 \times CI$
Tvárnost koruny	CS	$2 \times CI/(CW1 + CW2)$
Korunová projekce	CP (cm ²)	$((CW1 + CW2)/4)^2 \times \pi$
Stupeň prostorového rozložení	ISD	$(CW1 + CW2)/2 \times D$
Kvocient cloněné plochy – zastíněnosti	ISA	$((CW1 + CW2)/2 \times D)^2$
Objem koruny jako rovnostranného kužele	CVEC (cm ³)	$\pi/12 \times (CW1 + CW2)^2/4 \times CI$
Objem koruny jako kvadratického paraboloidu	CVQP (cm ³)	$\pi/8 \times (CW1 + CW2)^2/4 \times CI$

Tab. 3: Morfologické indexy kalkulované pro vyjádření morfologického vývoje přirozené obnovy smrku ztepilého použité při analýzách bez zohlednění ontogenetického vývoje a rozlišení výškových tříd obnovy.

Název indexu	Akronym	Rovnice výpočtu
Relativní výškový růst	RHG	TI/H
Index apikální dominance	ADR	TI/BI
Relativní délka koruny – tj. stupeň zavětvení	RCL	CI/H
Relativní šířka koruny – tj. stupeň rozvětvení	RCW	$(CW1 + CW2)/2 \times H$
Štíhlostní kvocient	HDR	H/D
Index přirozené obnovy	RI (cm/m ²)	DENSITY * střední výška

4. Výsledky

4.1. Závislost formování a hustoty přirozené obnovy na porostním světle

Z výsledků provedených statistických analýz vyplývá zjištění, že porostní světlo nemá prokazatelný přímý vliv na hustotu smrkové přirozené obnovy, pokud je uvažována celá široká škála růstových fází, a tedy růstově vysoce diferencovaná přirozená obnova (tj. v provedených analýzách konkrétně od výšky jednoletých semenáčků až po nejvyššího změřeného jedince – tj. 431 cm).

Pro odstranění vlivu intraspecifické (vnitrodruhové) konkurence odrostlejších, růstově pokročilejších jedinců přirozené obnovy smrku na hustotu obnovy ranějších růstových fází (nižších jedinců) lze provést rozřídění přirozené obnovy a uvažovat pouze ty zkoumané plošky, kde nejvyšší jedinec na plošce nepřesáhnul konkrétně danou prahovou výšku, tedy hodnotit příslušné výškové třídy (hodnoceny byly výškové třídy do 15 cm; do 20 cm; a následně vždy o dalších 10 cm více až do hodnoty 150 cm). Takové analýzy přinášejí zjištění průkazného vlivu porostního světla na hustotu přirozené obnovy do výšky 30, 40, 50, 60, 70 a do 100 cm (a těsnou hranici neprůkaznosti vlivu porostního světla na hustotu obnovy s maximální výškou do 80 a 90 cm). Uvedený signifikantní vliv je ale celkově poměrně slabý (tj. s nízkou těsností korelace) a s narůstající prahovou výškou obnovy plynule klesá (od korelace s koeficientem determinace R^2 na úrovni 9,1 %, u jedinců v růstové fázi do 30 cm, až po korelaci $R^2 = 3,7$ % u růstové fáze do 100 cm). Prokázané regresní modely vypovídají o pozvolném poklesu hustoty (uvedených výškových tříd) přirozené obnovy s narůstajícím porostním světlem.

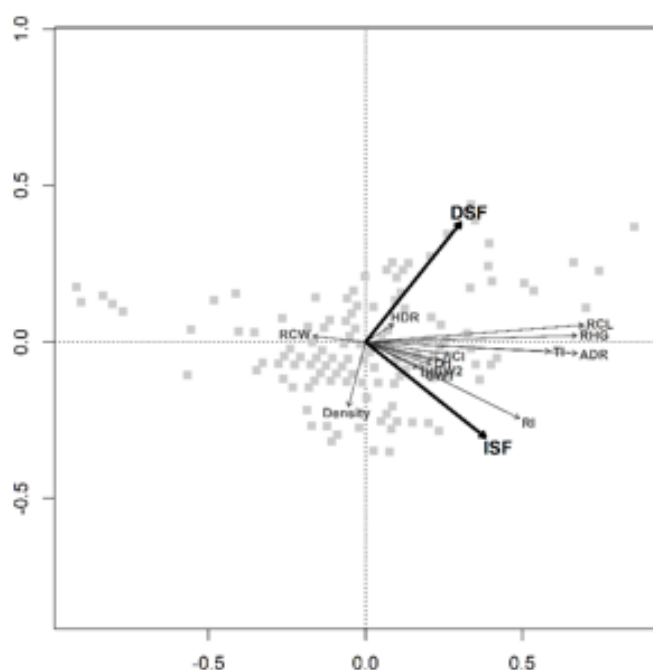
Dále je možno na základě dalšího šetření poukázat na skutečnost, že intenzita porostního světla nemá žádný přímý vliv na přítomnost (alespoň jednoho semenáčku přirozené obnovy smrku bez ohledu na jeho růstovou fázi), či absenci přirozené obnovy smrku ztepilého, tedy na její formování.

Ze zjištěných regresních modelů statistických analýz s výlučně prokázaným vlivem přímého světla (i z výsledků redundanční analýzy RDA – obr. 4) vyplývá, že výše uvedená negativní korelace hustoty k porostnímu světlu platí vůči přímému záření (DSF – Direct-Site-Factor), zatímco vůči difuznímu, nepřímému záření (ISF – Indirect-Site-Factor) je korelace neprůkazná, což ukazuje obecný význam porostního mikroklimatu i pro hustotu přirozené obnovy a nejen pro její formování (jak je podrobněji uvedeno dále).

Posledním uvažovaným hlediskem (ale hlediskem odvozeným, protože v sobě integruje i další veličinu přirozené obnovy) je vyjádření vlivu porostního světla nejen na hustotu přirozené obnovy, ale i na její růstovou fázi (pokročilost, resp. výšku), a to pomocí tzv. indexu přirozené obnovy – RI (cm/m^2). Ten je součinem hustoty (počtu jedinců na m^2) a jejich střední výšky. Tento index u přirozené obnovy smrku prokazatelně koreluje s porostním světlem, a to pozitivní korelací, tedy zvyšuje se s porostním světlem (ačkoliv hustota přirozené obnovy s nárůstem porostního světla klesá). Děje se tak ale skrze průkaznou pozitivní korelaci výšky přirozené obnovy s porostním světlem, jak je detailněji popsáno v následující kapitole (kap. 4.2.).

Skutečnost, že porostní světlo nemá prokazatelný vliv na hustotu ještě zcela rané fáze obnovy (s maximální výškou do 20 cm), kdy lze předpokládat ještě významné změny v hustotě například i v důsledku vysoké dynamiky mortality semenáčků a je to zjištění, ke kterému u smrku (a stejně tak ale i u jedle) shodně dospěla u jiná podobná studie (DIACI, FIRM 2011; přičemž autoři u vyšší přirozené obnovy také vliv porostního světla zjistili). U přirozené obnovy přesahující 1 m již v otázce vlivu na její hustotu zcela převažuje výrazný vliv intraspecifické kompetice mezi jedinci promítající se do procesu autoredukce, což také znamená, že v případě vysoce růstově diferencované obnovy (např. jako v našem souhrnném hodnocení hustoty přirozené obnovy v celém širokém spektru výškového rozpětí jedinců) je vliv porostního světla na hustotu přirozené obnovy neprůkazný. Výškově dominantní

jedinec/jedinci přirozené obnovy totiž svým kompetičním (a posléze i autoredukčním) tlakem případný vliv porostního světla zcela převáží. Dokládá to také skutečnost, že zatímco index přirozené obnovy RI pozitivně koreluje s porostním světlem, samotná hustota přirozené obnovy má korelaci s porostním světlem (u příslušných výškových tříd) negativní. Intenzita porostního světla nemá průkazný vliv na formování přirozené obnovy (tedy na rozlišení mezi její přítomností, či absencí). Otevřená plocha (tj. s narůstajícím přímým slunečním zářením) vykazuje obecně mikroklimaticky nepříznivé podmínky (i v ostatních uvažovaných stanovištních faktorech) pro hustotu i formování přirozené obnovy smrku ztepilého. Na její formování má celkový mikroklimatický charakter příslušného mikrostano­viště zcela klíčový vliv. Právě mikrostano­vištní podmínky se v průběhu iniciální fáze přirozené obnovy vyznačují vysokou prostorovou heterogenitou příslušných faktorů, které přímo ovlivňují růst a přežití (mortalitní dynamiku) semenáčků (OLIVER, LARSON 1996). To reálně potvrzuje také zjištění přímo u smrku ztepilého, že jeho obnova se s prokazatelnou preferencí vyskytuje na mikrostano­vištích s pokryvem mechů (a to dokonce s pozitivní korelací i mezi hustotou přirozené obnovy smrku a plošným rozsahem mechového pokryvu) (HUNZIKER, BRANG 2005). I z dalších studie shodně plyne, že charakter mikrostano­viště a jeho půdního pokryvu (forma a druhové složení vegetačního pokryvu, mrtvé dřevo atd.) ovlivňuje formování a hustotu přirozené obnovy smrku, přičemž preferovanými mikrostano­vištními typy jsou (v závislosti na vertikální vegetační stupňovitosti lesa) buď typ „mechovo-maliníkový“ (v montánních lesích), nebo typ „hrubých dřevních zbytků“ (v sub-alpínských lesích) (KUPFERSCHMID, BUGMANN 2005). A platí to také na plochách po disturbancích, kde se v těchto případech jako nejvhodnější mikrostano­vištní typ z pohledu hustoty obnovy prokazatelně projevuje typ „ležících tlejících kmenů/mrtvého dřeva“ (KATHKE, BRUELHEIDE 2010). Specifické mikrostano­vištní nároky na formování přirozené obnovy jsou přitom v případě smrku ztepilého vyšší, než například u jedle bělokoré (HUNZIKER, BRANG 2005).



Obr. 4: Výsledky redundanční analýzy (RDA) vybraných morfologických parametrů a indexů přirozené obnovy smrku ztepilého ve vztahu k přímému záření (DSF – Direct-Site-Factor) a difuznímu záření (ISF – Indirect-Site-Factor). RCL – Relativní délka koruny; RHG – relativní výškový růst; ADR – index apikální dominance; TI – délka terminálu; RI – index přirozené obnovy; RCW – relativní šířka koruny; HDR – štíhlostní kvocient; Density – celková hustota; H – výška; CI – délka živé koruny; BI – délka nejdelší boční větve; CW1 – nejširší rozměr koruny; CW2 – rozměr koruny kolmý na nejširší rozměr koruny; D – tloušťka kmínku ve výšce 5 cm nad zemí. Parametry BI, H, D, CW1 a CW2 vytvářejí shluk.

SOUHRN: Souhrnně lze v této oblasti konstatovat, že porostní světlo ovlivňuje hustotu přirozené obnovy jen v určité míře – s negativní korelací poklesu hustoty obnovy s nárůstem porostního světla – a děje se tak jen u přirozené obnovy do maximální výšky 100 cm. Přitom platí, že i pod touto hranicí je výraznější vliv porostního světla u iniciální růstové fáze (typicky do 30 cm maximální výšky) a s narůstající výškou, až do oné samotné prahové výšky 100 cm, vliv porostního světla na hustotu obnovy postupně slábne. Avšak porostní světlo také nemá prokazatelný vliv na hustotu ještě zcela rané

fáze obnovy s maximální výškou do 20 cm. Výše uvedená negativní korelace hustoty obnovy k porostnímu světlu platí výlučně pro přímé záření, což naznačuje i obecný vliv celkového porostního mikroklimatu na hustotu obnovy. Formování přirozené obnovy smrku ztepilého není v prokazatelné závislosti na intenzitě porostního světla a dominantní vliv má celkové porostní mikroklima, resp. podmínky příslušného mikrostanoviště a charakter a formy jeho půdního pokryvu (tj. typ a forma vegetačního pokryvu; přítomnost a forma mrtvého dřeva apod.).



Obr. 5: Formování přirozené obnovy smrku ztepilého není v prokazatelné závislosti na intenzitě porostního světla a více se v tomto hledisku projevují ostatní stanovištní faktory příslušného mikrostanoviště a charakter jeho půdního pokryvu (jako druha a forma vegetačního pokryvu, nebo přítomnost a forma mrtvého dřeva apod.) a v té souvislosti obecně příslušný hydrický a mikroklimatický režim (OLIVER, LARSON 1996; HUNZIKER, BRANG 2005; KUPFERSCHMID, BUGMANN 2005); variabilitou těchto faktorů v prostoru a čase vzniká během formování obnovy její charakteristická prostorová mozaikovitost. Prostorová mozaika může být později doplňována další obnovou tak dlouho, až vznikne obnova zcela kompaktní, frontální. Hustota přirozené obnovy smrku je v prokazatelné korelaci k porostnímu světlu (s negativním trendem), ale to jen v omezeném rozsahu – v závislosti na její růstové fázi/pokročilosti – konkrétně u přirozené obnovy maximálně do výšky 1 m; ale u zcela rané fáze (do 20 cm maximální výšky obnovy) chybí korelace hustoty k porostnímu světlu také. Zjištěná negativní korelace hustoty přirozené obnovy k porostnímu světlu platí výlučně k přímému záření a ukazuje na význam celkovému porostního mikroklimatu i pro hustotu obnovy. U vyšší, růstově pokročilejší obnovy než 1 m je zjištěný vliv porostního světla již zcela převážen kompetičními vztahy a autoredukci.

4.2. Závislost výškového růstu přirozené obnovy na porostním světle

V otázce vlivu porostního světla na výškový růst přirozené obnovy smrku ztepilého je při souhrnném hodnocení široké škály její růstové pokročilosti (od výšky 10 cm do 431 cm, tj. bez rozlišení jejího ontogenetického vývoje) vhodné soustředit pozornost na index relativního výškového růstu RHG (TL/H – tab. 3), který zahrnutím parametru celkové výšky (H) ve jmenovateli činí index vysoce vhodný pro porovnání takto nestejnoměrně pokročilé obnovy (umožňuje porovnatelnost jedinců rozdílného ontogenetického vývoje, resp. rozdílné výšky). A právě tento index ukazuje vysoce průkaznou pozitivní a silnou korelaci výškového růstu k intenzitě porostního světla, a to shodně k přímému i difuznímu záření, stejně jako i k otevřenosti porostního zápoje horní porostní clony. To potvrzují nejen zjištěné průkazné regresní modely, ale je to zjevné i z výsledků redundanční analýzy (obr. 4).

Pro zjištění závislosti výškového růstu na porostním světlem při zohlednění růstové pokročilosti obnovy (tedy s rozdělením obnovy do výškových tříd) lze již díky odstranění vlivu různorodé ontogenetické fáze vývoje (a tudíž plné porovnatelnosti jedinců v příslušné výškové třídě) soustředit pozornost přímo na dva základní morfologické parametry výškového růstu, a to na celkovou výšku (H) a délku terminálu (TI) (tab. 1). Z výsledků provedených šetření plyne, že napříč všemi zkoumanými výškovými třídami je délka terminálu vysoce průkazně a se silnou korelací odvislá od intenzity porostního světla. A stejně jako index RHG, je i TI na základě prokázaných regresních modelů závislý na difuzním i přímém záření (a otevřenosti horního porostního zápoje). To ostatně potvrzuje i výsledek redundanční analýzy (obr. 4). Ačkoliv se v této úrovni hodnocení prokázal vliv porostního světla na celkovou výšku (H) pouze u výškové třídy nad 151 cm, je s ohledem na obecně těsnější odezvu (plasticitu) délky terminálu na porostní světlo a jeho korelaci napříč všemi hodnocenými výškovými třídami vliv porostního světla na výškový růst různě pokročilé přirozené obnovy smrku jednoznačně a zcela průkazný. Uvedený poznatek o nižší korelaci celkové výšky (H) potvrzuje ostatně i jiná podobná studie od CLAVEAU ET AL. (2002), ve které byl zjišťován vliv porostního světla na výškový růst obnovy šesti severoamerických druhů jehličnanů a ačkoliv byl tento vliv prokázán u všech šesti zkoumaných druhů, samotná korelace přímo k parametru celkové výšky (H) byla zjištěna jen u dvou z nich (CLAVEAU ET AL. 2002).

SOUHRN: Celkově lze jednoznačně říci, že výškový růst přirozené obnovy smrku ztepilého závisí na intenzitě porostního světla, a to v celém gradientem ontogenetického vývoje přirozené obnovy (obr. 6). Význam přitom hraje přímé i difuzní záření, stejně jako na otevřenosti horního porostního zápoje mateřského porostu. Ač nelze zcela ostře stanovit hranici a níže popsany fenomén má své plynulé kontinuum, je vývoj trendu prokázaných regresních modelů takový, že přibližně od 20 % světelného požitku volné plochy začíná přirozená obnova smrku intenzivněji výškově přirůstat, zatímco přibližně pod 15 % světelného požitku volné plochy je výškový přírůstek velmi redukovaný a přirozená obnova „sedí“.

4.3. Závislost bočního, laterálního růstu koruny na porostním světle

Porostní světlo má vysoce průkazný a silný vliv na rozvoj koruny bočním růstem, tedy na laterální růst koruny přirozené obnovy smrku ztepilého. To lze konstatovat v obecné rovině, bude-li bráno v úvahu hodnocení tohoto morfologického vývoje obnovy bez rozlišení její růstové fáze (tj. výškových tříd), k čemuž je vhodný morfologický index apikální dominance – ADR (TI/BI – tab. 3). Stejně jako u výše uvedeného indexu HDR (kap. 4.2.), je totiž ADR také vhodným nástrojem pro možnost vzájemného porovnání ontogeneticky velmi rozdílných jedinců obnovy. A právě šetření vlivu porostního světla na tento index přináší zjištění vysoce průkazné a silné korelace a stejně je i průkazné, že se tak děje vlivem přímého i difuzního záření (což opět potvrzuje i redundanční analýza RDA – obr. 4), i při uvážení míry otevřenosti horního porostního zápoje. Naopak index relativní šířky koruny uplatněný na RCW (šířka koruny/ $2H$ – tab. 3) s porostním světlem nekoreluje, pokud budeme uvažovat růstově vysoce



Obr. 6: Výškový růst přirozené obnovy smrku ztepilého je prokazatelně závislý na intenzitě porostního světla, a to s vysokou mírou pozitivní korelace a napříč gradientem pokročilosti růstových fází obnovy – od raných, až po růstově pokročilé.



Obr. 7: Aklimace laterálního, bočního růstu koruny k porostnímu světlu je u přirozené obnovy smrku ztepilého významně vyvinuta, ale pouze v pokročilejších růstových fázích nad 50 cm výšky. U iniciální růstové fáze do 50 cm výšky obnovy ještě není schopnost aklimace k porostnímu světlu na této morfologické úrovni v prokazatelné míře plně vyvinuta.

diferencovanou přirozenou obnovu v celém jejím širokém gradientu pokročilosti a vzájemné porovnání jedinců velmi různého ontogenetického vývoje (ale absence příslušné aklimace je jen v jedné konkrétní růstové fázi, jak je detailně uvedeno níže).

Pro detailní zhodnocení korelace laterálního růstu koruny s intenzitou porostního světla napříč různou růstovou pokročilostí přirozené obnovy lze při rozlišení obnovy do výškových tříd uplatnit i přímé testování korelace konkrétních morfologických parametrů vystihujícím laterální růst (Bl, CW1, CW2 – tab. 1) s porostním světlem, ale i další indexy (relativní šířky koruny – RCW, nebo korunovou projekci – CP; stupeň prostorového rozložení – ISD; kvocient cloněné plochy/zastíněnosti – ISA; tab. 2) (*pozn.: indexy CWLR a CS budou samostatně rozebrány v kapitole 4.5.*). I toto testování uvedených morfologických parametrů a indexů přináší zjištění průkazné a vysoké korelace laterálního růstu koruny k porostnímu světlu. Navíc je tento vliv průkazný ke všem výše uvedeným a hodnoceným parametrům a indexům laterálního růstu koruny. Avšak projevuje se pouze u přirozené obnovy nad 50 cm (tedy v horních třech výškových třídách: 51 – 100 cm; 101 – 150 cm; 151+ cm); zatímco u rané růstové fáze obnovy ve výškové třídě 10 – 50 cm zcela absentuje a žádný ze shora zkoumaných morfologických parametrů či indexů se u uvedené iniciální výškové třídy neukázal jako entita, která by s intenzitou porostního světla prokazatelně korelovala. Navíc index relativní šířky koruny RCW (šířka koruny/2H – tab. 2), který se při hodnocení obnovy bez rozlišení do výškových tříd ukázal jako neprůkazný na porostním světle, je při hodnocení v rámci jednotlivých výškových tříd průkazně závislý na porostním světle a to s velmi vysokou korelací, ale pouze ve třech růstově pokročilejších výškových třídách (tj. nad 50 cm). U iniciální výškové třídy 10 – 50 cm index RCW stejně jako ostatní morfologické parametry a indexy laterálního růstu nesouvisí s porostním světlem a z toho důvodu byla pak tato korelace při souhrnném testování (bez zohlednění výškových tříd – viz výše) neprůkazná, neboť ji právě jedinci iniciální růstové fáze, zahrnutí v testování, vyrušili. To vše dokuje skutečnost, že v uvedené iniciální růstové fázi přirozené obnovy smrku ještě není schopnost morfologické aklimace na této úrovni v dostatečné míře vyvinuta.

SOUHRN: Lze tedy souhrnně konstatovat, že laterální růst koruny je průkazně a silně korelován k intenzitě porostního světla, přičemž se jedná o aklimaci výrazně vyvinutou u obnovy s výškou nad 50 cm. Je to současně aklimace, která ještě v prokazatelné míře chybí u počáteční růstové fáze obnovy do 50 cm výšky.

4.4. Závislost délky živé koruny na porostním světle

Stejně jako v obou výše uvedených morfologických úrovních (aklimace výškového a laterálního růstu) je i v případě analýzy vlivu porostního světla na aklimaci délky živé koruny u růstově výrazně diferencované přirozené obnovy smrku nutné při jejím souhrnném hodnocení zvolit vhodný index, který vzájemné porovnání ontogeneticky rozdílných jedinců umožní. Takovým indexem je index relativní délky koruny – RCL (CI/H – tab. 3), který délku živé koruny vztahuje k celkové výšce jedince. A právě aklimace tohoto morfologického indexu je vysoce prokazatelně závislá na porostním světle, a to s pozitivní korelací nárůstu délky živé koruny s nárůstem intenzity porostního světla. Přitom je průkazný vliv jak přímého záření, tak difuzního záření (a také obecný vliv otevřenosti porostního zápoje horní porostní úrovně), což vyplývá z prokázaných regresních modelů, ale i výsledků z redundantní analýzy (obr. 4).

Při detailním pohledu na schopnost této aklimace napříč různou růstovou pokročilostí přirozené obnovy lze při rozlišení obnovy do výškových tříd uplatnit i přímé testování korelace morfologického parametru délky živé koruny (CI – tab. 1) s porostním světlem (jakož i opětovné testování relativní délky koruny RCL v jednotlivých výškových třídách – tab. 2) (*pozn.: indexy CWLR a CS budou samostatně*

rozebrány v kapitole 4.5.). Z provedených analýz vyplývá průkazný vliv porostního světla přímo na samotnou délku živé koruny (CI) i relativní délku koruny (RCL) napříč gradientem růstové pokročilosti přirozené obnovy, a to v závislosti na přímém i difuzním záření, ale i obecně v závislosti na otevřenost porostního zápoje. Zároveň je tato aklimace zvláště výrazně přítomna u iniciální fáze obnovy, tedy ve výškové třídě 10 – 50 cm.

SOUHRN: Lze konstatovat, že schopnost přirozené obnovy smrku ztepilého aklimovat svůj růst na intenzitu porostního světla na úrovni změny délky živé koruny je prokazatelně a výrazně vyvinuta, a to navíc prokazatelně a výrazně již od iniciální růstové fáze obnovy a dále pak průběžně až do růstově pokročilých fází.



Obr. 8: Schopnost aklimace délky živé koruny na intenzitu porostního světla je prokazatelně vyvinutá v celém ontogenetickém spektru růstové pokročilosti přirozené obnovy smrku ztepilého, přičemž zvláště výrazně je již přítomna u iniciálně růstové fáze ve výškové třídě 10 – 50 cm.

4.5. Mechanismus plasticity růstu na kontinuu výškový růst – laterální růst – délka živé koruny a obecné formování habitu jedince v závislosti na porostním světle

Z pohledu celkového habitu jedinců ve vazbě na intenzitu porostního světla je třeba konstatovat, že objem koruny (tedy index CVEC a CVQP – tab. 2) není prokazatelně ovlivněn intenzitou porostního světla.

Zjištěné schopnosti aklimace růstu na úrovni výškového růstu, laterálního růstu koruny a délky živé koruny jsou vzájemně spojitým kontinuem celkové plasticity růstu jedinci v závislosti na porostním světle. Plasticita aklimace je na úrovni výškového a laterálního růstu nápadně podobná, přičemž je realizován protisměrným přesunem (pomyslným „přeléváním“) alokace přírůstu buď do výškového

přírůstu a útlumu laterálního růstu koruny při vysoké intenzitě porostního světla, nebo naopak útlumem výškového přírůstu a alokací disponibilních asimilátů do laterálního přírůstu koruny při nízkých intenzitách porostního světla coby účinného mechanismu na maximalizaci zachytu světelného záření a maximální fotosyntézu při nízkém světelném požitku. Přitom i rozsah, v jakém se tak děje, je nápadně podobný a vezmeme-li například střední hodnoty (mediány) zkoumaného souboru jedinců přirozené obnovy na výzkumných ploškách (1 x 1 m) v obou parametrech RHG a ADR (coby indexů vystihující výškový růst, respektive výškový a laterální růst), je zjištěné rozpětí aklimace 15,2 násobkem pro index RHG a 23,3 násobkem pro index ADR (obr. 10 – A). Uvážíme-li pak soubor všech jedinců (1214 ks) a u nich rozpětí těchto dvou morfologických indexů, je plasticita aklimace laterálního růstu koruny ještě vyšší a přibližně téměř dvojnásobného rozsahu oproti aklimaci výškového růstu (131 násobný rozsah indexu ADR na souboru všech jedinců oproti 68 násobnému rozpětí u RHG). Uvedené naznačuje, že laterální rozvoj koruny, coby nutný předpoklad přežití smrkové obnovy v zástínu, je silně vyvinut a aklimace na jeho úrovni je velmi vysoká; a ačkoliv svým průběhem podobná, je tato aklimace ještě vyšší, než schopnost redukovat růst výškový, který je – byť i ve zcela redukované podobě – kontinuálně zachovávan (primárním růstem apikálního meristému terminálního prýtu) i pod silným zástínem. Oproti tomu průběh i rozsah aklimace délky živé koruny (prostřednictvím indexu RCL), ač morfologické úrovně velmi těsně korelující s porostním světlem, disponuje (z charakteru své morfologické povahy zcela logicky) nižšími možnostmi celkového rozpětí aklimace na úrovni 4,3 násobku (coby mediánu indexu přirozené obnovy na zkoumaných ploškách 1 x 1 m), resp. 6,3 násobku (při srovnání všech jedinců souboru) a svým rozsahem změn a jejich průběhem se tak od obou výše uvedených indexů liší (obr. 10 – B).

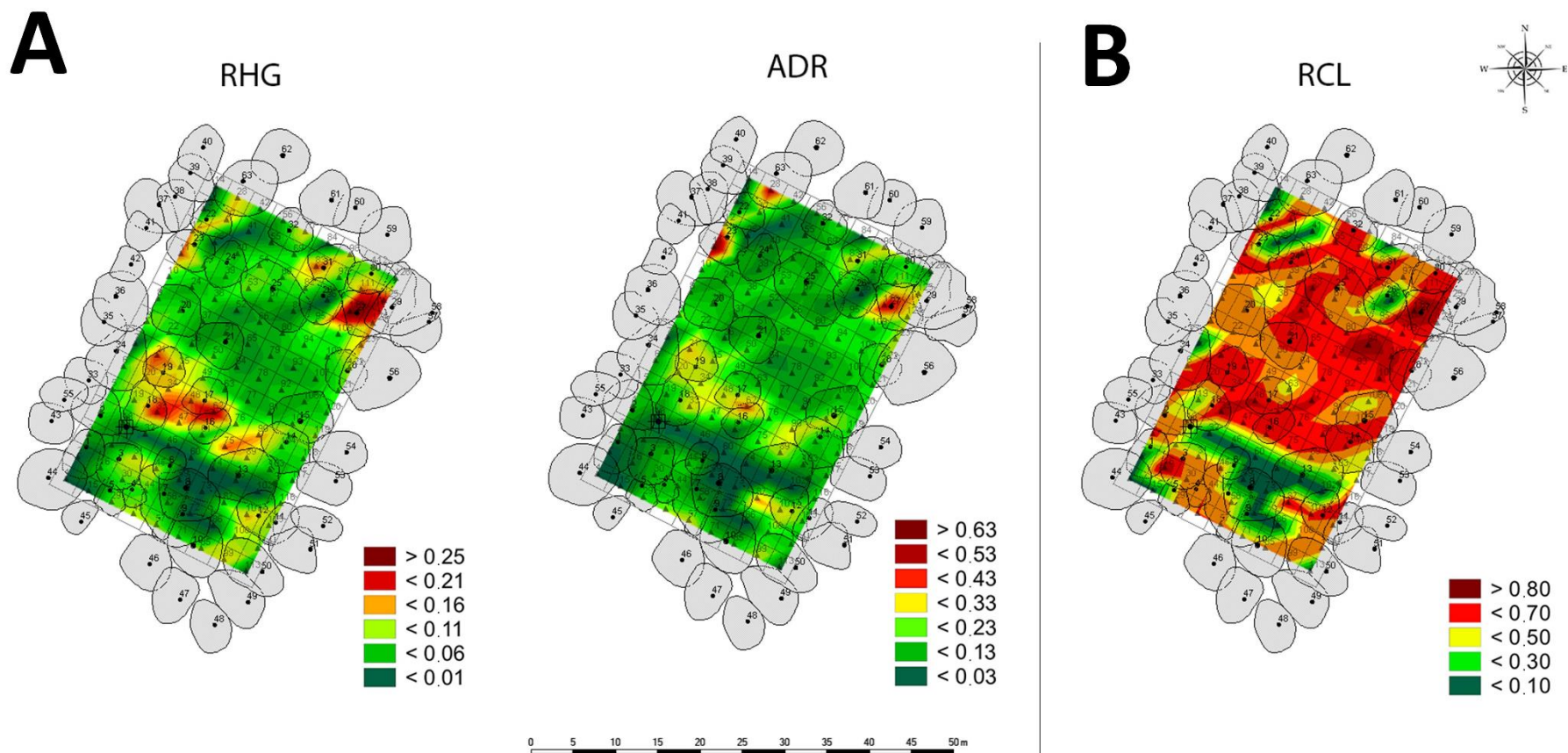
Ale jak bylo výše uvedeno (kap. 4.3.), schopnost aklimovat laterální růst koruny není ještě vyvinuta u iniciální růstové fáze obnovy (VT 10 – 50 cm). Oproti tomu schopnost aklimace délky živé koruny je průkazně vyvinuta velmi výrazně, a to právě již i v iniciální růstové fázi přirozené obnovy a jedinci raného ontogenetického vývoje tak realizují svojí foto-morfologickou plasticitu na intenzitu porostního světla souběhem aklimací dvou morfologických úrovní – výškového růstu a délkou živé koruny. Absence schopnosti prokazatelně aklimovat laterální růst koruny u VT 10 – 50 cm souvisí se skutečností potřeby primárního formování koruny a budování její potřebné zachytné kapacity. To je doloženo u řady jehličnanů a popisováno jako potřeba vytvořit si určité „optimum“ korunového objemu skrze počáteční maximálně možnou investici disponibilní energie do tvorby koruny pro maximalizaci své budoucí růstové dynamiky, popř. alespoň svého růstového potenciálu (např. WRIGHT ET AL. 1998; CLAVEAU ET AL. 2002). A to se děje z velké části právě laterálním rozvojem koruny, ke kterému tak dochází bez těsnější korelace k intenzitě porostního světla, neboť probíhá (je výhodný) za vysokého, i nízkého světelného požitku. Naopak redukce výškového přírůstu a souběžná redukce délky živé koruny za nízkého světelného požitku je přirozenou a nejefektivnější úsporou asimilátů. Je proto zjevné, že morfologické indexy, které integrují jak laterální růst koruny, tak délku živé koruny (konkrétně jde o indexy stupeň košatosti – CWLR; a tvárnosti koruny – CS; – tab. 2) a které vysoce prokazatelně korelují s porostním světlem napříč všemi výškovými třídami, včetně výrazné korelace u iniciální růstové fáze obnovy (VT 10 – 50 cm), korelují s porostním světlem ve své počáteční ontogenetické fázi právě jen prostřednictvím změny délky živé koruny při relativně neměnné šířce koruny (u obnovy do 50 cm totiž není prokázán žádný vliv světelných podmínek na laterální růst, ale výrazný vliv na délku živé koruny). Posléze, u pokročilejších růstových fází (od výšky obnovy 50 cm) se k tomu přidává i aklimace na úrovni laterálního růstu koruny a tím se celková těsnost korelace obou indexů CWLR a CS ještě výrazně zvyšuje, až se například u VT 151+ cm stává vysoce průkaznou ($p < 0,005$) a s velmi vysokou těsností korelace (průměrně $R^2 = 45,1$ % pro oba indexy CWLR a CS integrující laterální růst koruny i délku živé koruny).

Výsledkem změn a plasticity alokace přírůstu na uvedeném kontinuu *výškový růst – laterální růst koruny – a délka živé koruny* u jedinců smrku ztepilého nad 50 cm výšky, u kterých je plná schopnost foto-morfologické aklimace na intenzitu porostního světla na všech morfologických úrovních, je při silném zástínu schopnost vytvářet tzv. „deštníkový“ habitus, typický velmi krátkou délkou živé koruny, širokou korunou, která je svrchu silně zploštělá v důsledku redukováného výškového přírůstu (obr. 9). Dle srovnávacích studií některých autorů je právě rozsah schopností uvedené morfologické plasticity na různé intenzity porostního světla u smrku tak výrazný, že je srovnatelný i s jedlí bělokorou (*Abies alba* Mill.) (GRASSI, GIANNINI 2005), přičemž rozdíly mezi oběma druhy pak prokazatelně nastávají až na úrovni fyziologické (GRASSI, BAGNARESSI, 2001; ROBAKOWSKI ET AL., 2004).

SOUHRN: Celkově je možné konstatovat, že aklimace růstu smrku ztepilého na intenzitu porostního světla je realizována na třech vzájemně spojených morfologických úrovních – délka živé koruny – laterální růst koruny – výškový růst. Toto prokazatelně platí pro obnovu nad 50 cm výšky, kdy jsou již vyvinuty všechny tři morfologické úrovně aklimace; zatímco v iniciální růstové fázi 10 – 50 cm ještě chybí prokazatelná schopnost aklimace laterálního růstu koruny chybí. Rozsah úrovní zjištěné plasticity je podobný u indexu RHG a ADR, ale je u indexu ADR o 52 % (při uvážení hodnot mediánů plošek, regulující individuální proměnlivost jedinců), nebo až o 92 % (při uvážení všech jedinců a jejich individuální proměnlivosti) vyšší, než u RHG. To na uvedeném kontinuu tří morfologických úrovní naznačuje nejvyšší plasticitu aklimace laterálního růstu v těch růstových fázích, kde je již plně vyvinuta. Samotný průběh aklimace výškového přírůstu a laterálního růstu koruny se děje s velmi podobnou dynamikou a senzitivitou ke změnám porostního světla (obr. 10 – A). Třetí morfologická úroveň, a to relativní délka koruny, je vyvinuta velmi záhy u iniciálních růstových fází obnovy a má významný potenciál aklimace (4,3, resp. 6,3 násobné rozpětí indexu), ale možnosti aklimace na této úrovni jsou z důvodu potřeby zachování určitého objemu koruny a asimilačního aparátu i v zástínu (souběžně s redukcí samostínění díky rozvoji laterálního růstu) nejvíce limitované svým rozsahem oproti dalším dvěma morfologickým úrovním aklimačního kontinua (obr. 10 – B).



Obr. 9: Foto-morfologická plasticita růstu smrku ztepilého, realizovaná na třech morfologických úrovních kontinua: výškový růst – laterální růst koruny – a délka živé koruny, vede při silném zástínu k tvorbě tzv. „deštníkového“ habitu, který je typický velmi krátkou délkou živé koruny a široce laterálně rozloženou korunou, která je navíc svrchu silně zploštělá v důsledku redukováného výškového přírůstu.



Obr. 10: A – vlevo: Ukázka podobnosti dynamiky foto-morfologické plasticity u indexu relativního výškového růstu (RHG) a u indexu apikální dominance (ADR), a to pomocí vizualizace obou indexů na vybrané identické výzkumné ploše. Ač je celkové rozpětí aklimací mezi minimální a maximální hodnotou u indexu ADR vyšší oproti indexu RHG (přibližně o 52 – 92 %, v závislosti na způsobu porovnání), je evidentní, že samotný průběh aklimace se děje s podobnou dynamikou a podobnou senzitivitou ke změnám porostního světla. **B – vpravo:** Ukázka průběhu foto-morfologické plasticity indexu relativní délky koruny (RCL) na identické výzkumné ploše a rozdílnost dynamiky této aklimace oproti indexům RHG a ADR v části A. Pro všechny tři indexy shodně platí, že temně zelená barva na mapách znaků indikuje růst pod sevřenou porostní clonou v nízkých úrovních porostního světla a tím režim (i) útlumu přírůstu terminálního prýtu (čitatel TI v indexech RHG a ADR); (ii) rozvoje laterálního růstu koruny nárůstem délky boční větve (parametr BI ve jmenovateli indexu ADR); a redukcí délky živé koruny (parametru CI v čitateli indexu RCL).



Obr. 11: Růstová aklimace přirozené obnovy smrku ztepilého se odehrává na kontinuu změn alokace přírůstu mezi výškovým růstem – laterálním růstem koruny – délkou živé koruny. Kontrolou dynamiky růstu přirozené obnovy smrku ztepilého, který se aklimuje na intenzitu porostního světla prostřednictvím své růstové plasticity odehrávající se právě na uvedených třech morfologických úrovních zmíněného kontinua, lze dosáhnout cíle porostních přestaveb a vnesení absentujících dřevin cílové druhové skladby v kombinaci s přirozenou obnovou smrku ztepilého bez toho aniž by hrozilo růstové potlačení vnášených dřevin, nebo dokonce redukce jejich zastoupení růstovým potlačením ze strany smrku, a to vše při průběžném posilování růstové a strukturní diferenciace lesních porostů.

4.6. Závislost tloušťky a štíhlostního kvocientu na porostním světle

Tloušťka obnovy (D – tab. 1) nemá prokazatelnou závislost na intenzitě porostního světla, a to ať vezmeme-li v potaz celý široký růstový gradient ontogeneze hodnocených jedinců (v hodnocení bez rozlišení výškových tříd), nebo i detailní hodnocení při rozlišení jednotlivých růstových fází přirozené obnovy (hodnocení při rozlišení výškových tříd). Naopak tloušťkový růst je v tomto případě určován intraspecifickou kompeticí, tedy konkurencí jedinců přirozené obnovy o prostor, jak je to ostatně prokázáno také dle jiných studií, a to i vlivem interspecifické (mezidruhové) kompetice, či dokonce kompeticí silnou buření i u umělé obnovy (např. douglasky) běžného sponu (PETRITAN ET AL. 2012).

Parametr tloušťka (D) je přítomen i ve dvou dříve zmíněných morfologických indexech (kap. 4.3.) – ve stupni prostorového rozložení (ISD) a kvocientu cloněné plochy (ISA – obojí blíže tab. 2). Oba indexy vyjadřují poměr bočního, laterálního růstu koruny vůči tloušťce kmínku a oba průkazně korelují s porostním světlem, a to negativní korelací. S ohledem na absenci závislosti tloušťky kmínku na porostním světle však jednoznačně vypovídají o poklesu laterálního růstu koruny s nárůstem porostního světla (při indiferentním stavu na světle nezávislé tloušťky kmínku), tedy zcela v souladu s ostatními parametry a indexy laterálního růstu koruny a k problematice této kapitoly tak nemají žádnou relevanci.

Z pěstebního hlediska je však významné, jak se vyvíjí štíhlostní kvocient ($HDR\ H/D$ – tab. 2 a 3) ve vazbě na porostní světlo. Ačkoliv při souhrnné hodnocení růstově vysoce diferencované přirozené obnovy v celé její ontogenetické škále (tedy bez rozlišení výškových tříd) se neukazuje průkazný vliv porostního světla na štíhlostní kvocient, při detailním pohledu a hodnocení uvnitř jednotlivých růstových fází (tj. při hodnocení se zohledněním výškových tříd) je již průkazný vliv porostního světla na hodnotu štíhlostního kvocientu, a to ve všech třech růstově pokročilejších výškových třídách, tedy u přirozené obnovy nad 50 cm. Pouze u iniciální fáze obnovy ve výškové třídě 10 – 50 cm takový vliv není průkazný, zatímco v pokročilejších růstových fázích je průkazná vysoká míra korelace mezi difuzním i přímým zářením (i obecně mírou otevřenosti porostního zápoje), a to zvláště u růstově nejpokročilejší fázi obnovy (VT 150+ cm). Zároveň je třeba zdůraznit, že tato korelace je pozitivní, tedy že s nárůstem porostního světla narůstá hodnota štíhlostního kvocientu a tento nárůst (trend) je navíc výrazný. Zcela to odpovídá dříve uvedeným poznatkům o tom, že výškový růst prokazatelně závisí na intenzitě porostního světla, zatímco tloušťka není prokazatelně závislá na porostním světle, ale je výsledkem jiných faktorů (především kompetičních vztahů). V důsledku toho se posléze hodnota štíhlostního kvocientu s nárůstem porostního světla zvyšuje skrze akceleraci výškového růstu (v čitateli štíhlostního kvocientu), ale není dále ovlivněna změnami tloušťkového růstu, který se s nárůstem porostního světla prokazatelně nemění. Tento poznatek je v souladu s dalšími obdobnými studiemi na ostatních dřevinách, zvláště pak dřevin středně stínslásejících až stínslásejících (např. CHEN 1997; MESSIER ET AL. 1999¹; WILLIAMS ET AL. 1999; CLAVEAU ET AL. 2002). A z toho důvodu bývá obecně vysoká schopnost růstové plasticity na úrovni štíhlostního kvocientu udávána jako jeden z charakteristických ukazatelů pro druhy s nejvyššími schopnostmi stínslášenlivosti (CHEN, KLINKA 1997).

To tedy mimo jiné znamená, že v provozní praxi tak často a dokola zmiňované a proklamované „odkacování“ přirozené obnovy smrku – pomineme-li skutečnost, že tento termín nemá nic společného s odbornou lesnickou terminologií (jedná se o úplné uvolnění obnovy, resp. o domýtnou fázi clonné seče; popř. u okrajové seče o domýcení vnitřního okraje) – je pěstebním opatřením, po kterém prokazatelně dochází ke zhoršení mechanické stability uvolněných nárostů a mlazin (popř. tyčkovin aj.) smrku v důsledku kontinuálnímu nárůstu štíhlostního kvocientu, pokud nedojde bezprostředně k realizaci pročístek (schematických, individuálních, či kombinovaných).

Pochopitelně k neblahému vývoji štíhlostního kvocientu může dojít i v případě příliš světlé clonné seči, ať již z důvodu vysoké intenzity původního proclonění (typicky od fáze semenné), či z důvodu intenzity uvolňování (uvolňovací resp. prosvětlovací fázi clonné seče), nebo z důvodu těžby nahodilé. V takovém případě by coby prevence neblahého vývoje štíhlostního kvocientu provozně testován a ověřen následující postup výchovy růstově diferencované přirozené obnovy smrku (v růstové fázi nárostů až mlazin).

Zpravidla při horní výšce obnovy 2 m je realizován kombinovaný zásah, spočívající prvně a především v realizaci schematického zásahu, spočívajícího v rozčlenění obnovy pruhu o šíři 1,8 – 2,0 m s ponecháním přirozené obnovy v pruzích o šíři cca 0,4 m; a následně v uplatnění individuálního zásahu, který směřuje do úrovně a nadúrovně obnovy a je při něm (v závislosti na konkrétní pěstební situaci) odstraněno cca 1600 ks/ha coby redukce jednoho až dvou hlavních konkurentů zvažovaných nadějných jedinců (čekatelů), kteří jsou vybíráni v ponechaných pruzích (0,4 m) ve vzájemné přibližném rozestupu cca 3 m. To je však velmi rámcové, neboť reálně je plně respektována existence dílčích pěstebních buněk (biobuněk) jedinců a v nich je realizována pěstební péče podle jejich konkrétního stavu a potřeby, což může obnášet odstranění i více konkurentů v konkrétní biobuněce, než jednoho, či dvou. Stejně tak i časová úprava schematického a individuálního zásahu může být variabilní a buď individuální zásah navazuje na schematický bezprostředně, nebo v časovém odstupu i několika let, aby mohla být zohledněna růstová reakce jedinců na schematický zásah (provozně byl testován a osvědčil se dokonce

časový odstup pěti let). Ekonomické náklady této kombinované pročistky (která může být ve své redukované podobě provedena i jako ryze schematický zásah bez následného individuálního výběru), coby jediných potenciálních nákladů celého pěstebního postupu přirozené obnovy smrku, jsou uvedeny v kapitole 8, kde jsou porovnány k nákladům konvenční umělé obnovy smrku. Při jakých případných intenzitách porostní clony je již vhodné realizovat popsané pročistky (ať již kombinované, nebo jen schematické), je popsáno v kontextu závěrečných doporučení a souhrnu poznatků této metodiky v kapitole 5.



Obr. 12: *Tloušťka kmínku přirozené obnovy je na porostním světle nezávislá a je výsledkem konkurence jedinců o prostor. Naopak štihlостní kvocient prokazatelně koreluje s porostním světlem, a to výrazným pozitivním trendem nárůstu hodnoty štihlостního kvocientu (tedy zhoršením tohoto ukazatele mechanické stability jedinců) s nárůstem intenzity porostního světla. Sevřená porostní clona tak prokazatelně plní výchovný efekt pro zdárný vývoj porostní podúrovně i v tomto konkrétním hledisku, a to při naplnění principu biologické automatizace.*

SOUHRN: Souhrnem této kapitoly lze říci, že tloušťka (D) jednoznačně nekoreluje s intenzitou porostního světla a naopak je to parametr, který je závislý na konkurenci mezi jedinci o prostor, tedy typicky na intraspecifické kompetici. Naproti tomu významný ukazatel, kterým je index štihlостní kvocient (HDR), jenž je zároveň indikátorem mechanické stability jedinců, je prokazatelně závislý na porostním světle, a to zcela průkazně u přirozené obnovy nad 50 cm výšky a zvláště výrazná je tato korelace s porostním světlem u přirozené obnovy nad 150 cm. Zjištěná korelace mezi intenzitou porostního světla a hodnotou štihlостního kvocientu má výrazný pozitivní trend, tedy s nárůstem

porostního světla výrazně narůstá štíhlostní kvocient, což je způsobeno zvýšeným výškovým růstem, ale neměnnou (na světle nezávislou) intezitou tloušťkového růstu. Tato skutečnost má významné pěstební souvislosti, neboť indikuje jednak výchovný efekt sevřenější porostní clony na vývoj porostní podúrovně (tj. princip biologické automatizace), jednak ukazuje na nutnost pročistek v případě rozvolněné porostní clony (v důsledku pěstebních zásahů, nebo nahodilé těžby). A mimořádnou nutnost pročistek v případě, kde je přirozená obnova smrku zcela uvolněna domýtnou fází clonné seče, nebo v důsledku úplného ztráty horní porostní clony v důsledku disturbance. Avšak ve smrkových nárostech a mlazinách lze s úspěchem a efektivně (i při vysoké ekonomické efektivitě) uplatňovat schematické, či kombinované výchovné zásahy, jak je prezentováno představeným konceptem kombinované pročistky při její výrazné ekonomické efektivitě, jak je uvedeno podrobněji v kapitole 8.



Obr. 13: Pohled do interiéru porostu pod rozvolněnou porostní clonu, kde byla z důvodu prevence nežádoucího vývoje štíhlostního kvocientu smrkové přirozené obnovy v důsledku větší otevřenosti horního porostního zápoje a tím vyšší intenzity porostního světla provedena pročistka. V tomto konkrétním případě, v závislosti na pěstební situaci v daném porostu, byl proveden výlučně schematický zásah bez následného individuálního zásahu (pruhy směřující šikmo zprava doleva je možné ještě stále detekovat). Přirozená obnova – růstově a prostorově diferencovaná – plynule navazuje na růstově pokročilé clonné skupiny jedle bělokoré uměle obnovené podsadbami; vše je realizováno v rámci přestaveb stejnorodých a stejnověkových porostů smrku ztepilého.



Obr. 14: Detailní pohled do růstově diferencované skupinky přirozené obnovy smrku ztepilého pět let po provedení schematické pročistky.

5. Závěr – pěstební shrnutí

Smrk ztepilý se vyznačuje vysokou mírou foto-morfologické růstové plasticity a vysokou schopností aklimovat svůj růst v zástinu. To z něj prokazatelně činí snášenlivější dřevinu, neboť zatímco stínovější druhy vykazují plasticitu a proměnlivost růstu za nízkých světelných podmínek, u světlomilných druhů mají naopak svoji proměnlivost růstu při vysokých úrovních světelného požitku (WRIGHT ET AL. 1998).

O celkovém vývoji a foto-morfologické aklimaci smrku ztepilého platí:

- formování přirozené obnovy je záležitostí souběhu řady mikrostanovištních faktorů a porostní světlo jej v prokazatelné míře neovlivňuje
- hustota přirozené obnovy je porostním světlem ovlivněna jen v omezené míře a platí to jen u obnovy do 1 metru výšky (ale prokazatelný vliv chybí i v iniciální fázi obnovy do 20 cm výšky)
- nárůst porostního světla se projevuje poklesem hustoty, ale vliv má výlučně přímé záření, což dokládá význam porostního mikroklimatu obecně i pro hustotu přirozené obnovy (tedy nejen coby klíčového vlivu mikroklimatu výlučně jen pro její formování)
- na rozdíl od hustoty, index přirozené obnovy (integrující hustotu a výšku – tedy dimenzi obnovy) s porostním světlem koreluje výrazně pozitivním trendem

- pro celou vysoce vyvinutou foto-morfologickou plasticitu smrku pro růstu v zástínu je klíčové aklimační kontinuum třech morfologickým úrovních: *výškový růst – laterální růst koruny – délka živé koruny*
- po celý široký ontogenetický gradient růstové pokročilosti obnovy jsou silně vyvinuty schopnosti aklimace délky živé koruny a aklimace výškového růstu, a to již od zcela iniciální růstové fáze (semenáček nad 10 cm výšky)
- od výšky 50 cm je plně vyvinuto celé aklimační kontinuum všech třech morfologických úrovní, kdy od této výšky se již plně a prokazatelně projevuje schopnost aklimace růstu také na úrovni laterálního růstu koruny
- poté, co je po iniciální růstové fázi již u jedinců plně vyvinuta, je pak nejvyšší míra foto-morfologické plasticity (proměnlivosti) realizována právě na úrovni aklimace laterálního růstu koruny
- úroveň výškového růstu koruny (ač je ve své plasticitě celkově nižší než u morfologické úrovně laterálního růstu koruny) se svým projevem, dynamikou a celkovou senzitivitou na porostní světlo velmi podobá morfologické úrovni laterálního růstu koruny
- porostní světlo nemá žádný vliv na tloušťkový růst obnovy, který je výsledkem intraspecifické kompetice
- naopak štihlостní kvocient je výrazně ovlivněn intenzitou porostního světla, a to u obnovy v růstové fázi nad 50 cm výšky a zvláště výrazně pak u obnovy nad 150 cm výšky
- štihlостní kvocient přitom narůstá s intenzitou porostního světla a jeho hodnota se tak s otevřeností horního porostního zápoje z pohledu předpokladu mechanické stability zhoršuje.

Z uvedených poznatků o celkovém vývoji přirozené obnovy smrku ztepilého a především o jeho schopnostech růstové a morfologické aklimace pro posílení růstové diferenciacce lesních porostů plynou následující pěstební doporučení a závěry:

- I) Pro formování přirozené obnovy je zcela klíčová otázka porostního mikroklimatu, resp. faktory příslušného mikrostanoviště a charakter jeho půdního pokryvu (jako druh a forma vegetačního pokryvu, nebo přítomnost a forma mrtvého dřeva apod.) a v té souvislosti obecně příslušný hydrický a mikroklimatický režim. Pro zdárný průběh jejího formování, ale i následný růst a vývoj zvláště v iniciálních růstových fázích, je důležité udržení sevřenější horní porostní clony pro nižší intenzitu přímého záření prostupujícího horní porostní clonou k porostní půdě.
- II) V iniciálních růstových fázích je hustota přirozené obnovy ještě výrazně ovlivněna mortalitní dynamikou (mortalitními vzorci) mladých semenáček a nekoreluje s porostním světlem. Poté je (ale s nižší korelací) porostním světlem ovlivňována, a jelikož negativně koreluje s přímým zářením (tj. s nárůstem přímého záření hustota klesá), je i v této růstové fázi výhodná sevřenější horní porostní clona. S postupujícím růstem obnovy však vliv porostního světla na hustotu dále průběžně klesá a přitom s nárůstem dimenze obnovy narůstá vliv intraspecifické kompetice. A to zvláště po překonání výšky 50 cm, kdy se prokazatelně k intenzitě porostního světla rozvíjí také laterální růst koruny a jedinci v přirozené obnově si tak začnou konkurovat vzájemným stíněním korun (jestliže redukci samostínění umí efektivně řešit a slouží jim k tomu právě i laterální rozvoj koruny – tedy expanze koruny do prostoru; stínění korun sousedních jedinců s narůstajícím laterálním rozvojem korun však navyšuje konkurenční tlak mezi jedinci). V důsledku toho s nárůstem dimenze narůstají kompetiční vztahy a dochází k autoredukci hustoty; vliv

porostního světla na hustotu je tím zcela převáženo, a to prokazatelně od výšky obnovy 1 metr.

- III) Široká schopnost aklimace smrku ztepilého na podmínky zástinu díky mimořádně vyvinuté foto-morfologické plasticitě na třech morfologických úrovních dává vysoký potenciál pro praktické pěstební využití nejen coby nástroje pěstební kontroly jeho dynamiky růstu a tím možnosti kontrolovat jeho růst vzhledem k růstu ostatních stín snášejících dřevin (typicky buku lesního nebo jedli bělokoré apod.), ale i coby nástroje růstové (popř. i strukturní) diferenciacie lesních porostů.
- IV) Štíhlostní kvocient je prokazatelně příznivý, tedy s nízkou hodnotou a tím s předpokladem příznivé mechanické stability, pod sevřenou porostní clonou, čímž horní porostní clona zcela naplňuje princip biologické automatizace výchovy lesních porostů.
- V) Výše uvedené pravidlo však platí výlučně pro porostní clonu patřičné intenzity otevřenosti, a to konkrétně takové, která zajišťuje porostní světlo v porostní podúrovni v intenzitách do cca 30 % volné plochy (blíže body VII a VIII této kapitoly). Při vyšší míře otevřenosti horní porostní clony, stejně tak jako v případě její částečné, či úplné ztráty (v důsledku pěstebních zásahů, či nahodilé těžby), je třeba v těchto nárostech, mlazinách (tyčkovinách) z přirozené obnovy bezprostředně realizovat pročistky (z hlediska praktické uchopitelnosti nejlépe schematické, či kombinované).
- VI) Užití přirozené obnovy přináší významný ekonomický benefit a je tak příkladem ekonomické efektivity docílené při využití a uplatnění tvořivých sil lesa; uvedená ekonomická efektivita trvá i v případě, kdy je třeba uplatnění schematických či kombinovaných pročistek v případě nedostatečné intenzity horní porostní clony (blíže kapitola 8).
- VII) Vývoj přirozené obnovy v následujících úrovních intenzity porostního světla je následující:
 - a) *intenzita porostního světla < 15 % světelného požitku volné plochy:***
 - vysoká úroveň růstové kontroly přirozené obnovy smrku; potlačená, redukováná (supresní) strategie růstu spočívající v útlumu výškového růstu, maximalizaci laterálního rozvoje koruny a aklimaci délky živé koruny; intenzita porostního světla příhodná z pohledu vyšší hustoty obnovy zvláště iniciálních růstových forem (platí především u obnovy do 30 cm výšky); štíhlostní kvocient (u obnovy nad 50 cm výšky) je efektivně kontrolován a udržován na příznivé hodnotě (pod hodnotou 5,8, resp. 58).
 - b) *intenzita porostního světla v rozmezí 15 % – 20 % světelného požitku volné plochy:***
 - oproti předchozí úrovni světelného požitku (< 15 %) dochází při úrovni mezi 15 – 20 % k přechodu z potlačené, supresní strategie růstu, a to ukončením stagnace výškového růstu; a souběžně s tím ani laterální rozvoj koruny není uplatňován v plné míře, ale dochází již k slabému útlumu laterálního růstu koruny. To platí také o délce živé koruny, kde dochází k iniciaci jejího nárůstu. Intenzita porostního světla je stále příhodná z pohledu celkové hustoty přirozené obnovy, byť oproti předchozí úrovni porostního světla (< 15 %) je například celková hustota u iniciální růstové fáze obnovy (do 30 cm) nižší a trend vývoje poklesu výrazný. Štíhlostní kvocient (u obnovy nad 50 cm výšky) je nadále efektivně kontrolován a udržován na příznivé hodnotě (pod hodnotou 65, max. 70, resp. 6,5, max. 7,0).
 - c) *intenzita porostního světla v rozmezí 20 % – 30 % světelného požitku volné plochy:***
 - v této úrovni intenzity porostního světla prokazatelně dochází k přechodu k progresivní strategii růstu, která se odehrává ve zřetelné, ale umírněné a stále kontrolované intenzitě. Dochází k nárůstu intenzity výškového růstu, dalšímu útlumu laterálního růstu koruny a kontinuálnímu nárůstu délky živé koruny.

Celková hustota je například u iniciační růstové fáze obnovy (do 30 cm) přibližně třetinová oproti situaci pod sevřenu porostní clonou (< 15 %) a další trend poklesu už je relativně pozvolný. Štíhlostní kvocient (u obnovy nad 50 cm výšky) je ještě stále efektivně kontrolován a udržován na příznivé hodnotě (pod hodnotou 75, max. 80, resp. 7,5, max. 8,0).

d) *intenzita porostního světla v nad 30 % světelného požitku volné plochy:*

- dochází k progresivní strategii růstu. Výškový přírůst strmě narůstá, kontinuálně nadále narůstá také délka živé koruny, zatímco laterální růst koruny je nad hodnotou 30 % strmě redukován. Hustota obnovy je nízká a pokles hustoty se například u iniciační růstové fáze obnovy (do 30 cm) snižuje asymptotickým trendem. Štíhlostní kvocient (u obnovy nad 50 cm výšky) je vyšší než 80, resp. 0,8 (se shora otevřeným matematickým intervalem) a již tedy není efektivně kontrolován horní porostní clonou, která je na tuto funkci efektivní biologické automatizace již příliš otevřená (čím více nad uvedenou hodnotou 30 %, tím více). Přirozená obnova smrku ztepilého je při intenzitě porostního světla nad 30 % světelného požitku volné plochy celkově růstově progresivní, dominantní; a míra kontroly jejího růstu horní porostní clonou je již limitována.

Uvedené hranice nejsou zcela ostře ohraničenými úseky, ale jsou jedním spojitým kontinuem, v rámci kterého lze na úrovni uvedených výsečí intenzity porostního světla (na prokázaných, signifikantních matematických modelech popisujících závislost vývoje jednotlivých morfologických parametrů a indexů na intenzitě porostního světla) pozorovat výše popsané změny na úrovni růstu a aklimace přirozené obnovy smrku ztepilého.

- VIII) Uvedená hranice intenzity porostního světla 30 % světelného požitku volné plochy je navíc významnou prahovou hranicí, při které se může měnit růstová dominance smrku a jiných stínášejších cílových dřevin, které jsou předmětem reintrodukce do porostní druhové skladby porostů v rámci porostních přeměn a přestaveb, typicky buku lesního. Zatímco buk lesní v intenzitách porostního světla pod 30 % požitku volné plochy svým výškovým růstem nad smrkem dominuje, při úrovních porostního světla nad 30 % požitku volné plochy již výškovým růstem dominuje smrk ztepilý s potenciální rizikem, že vnášený buk konkurenčně přeroste (při nedostatečném růstovém, resp. časovém a prostorovém předstihu buku) (BEDNÁŘ 2016). Ve stejnověkových a stejnorodých porostech smrku ztepilého (v růstové fázi nastávajících, resp. vyspělých kmenovin) ve fázi porostních přestaveb, při užití clonných sečí s rovnoměrnou intenzitou porostní clony, odpovídá uvedená hodnota 30 % světelného požitku v porostní podúrovni výčetní kruhové základě obnovně rozpracovaného porostu na úrovni cca $G = 40 \text{ m}^2/\text{ha}$ (resp. cca v rozmezí 38,6 – 41,7 m^2/ha) (BEDNÁŘ 2016).

6. Srovnání novosti postupů

Metodika popisuje nové postupy pěstební práce s přirozenou obnovou smrku ztepilého vycházejících z nových poznatků o jejich potřebách a zároveň o potenciálu využití jejich přirozených vlastností pro širokou škálu aklimace k růstu ve velmi variabilních intenzitách porostního světla. Uplatnění pěstebních postupů využívajících široké foto-morfologické plasticity přirozené obnovy smrku ztepilého je především v oblasti přestaveb stejnorodých a stejnověkových porostů smrku ztepilého s cílem umožnit smrku náležité odrůstání, ale současně zajistit patřičný růstový předstih ostatním dřevinám, typicky dalším stínášejším klimaxovým dřevinám jako je jedle bělokorá a buk lesní. Aby se tyto vnášené

dřeviny plně uplatnily v budoucích porostech a z dřevinné skladby nebyly růstovou dynamikou smrku z porostní skladby nejen vyloučeny či redukovány ve svém zastoupení, a aby nebylo omezeno ani jejich budoucí plné uplatnění v hlavní porostní úrovni z pohledu produkčního a z pohledu posílení stability lesa. Pouze a výlučně na porostní přestavby sekundárních monokultur smrku se však uplatnitelnost uvedených postupů využívající v široké míře aklimační potenciál smrku ztepilého neomezuje, ale naopak je uplatnitelná (neméně podstatně) i ve smíšených porostech se zastoupením smrku ztepilého, a to i v porostech s bohatší porostní strukturou, kde uplatnění této metodiky přinese další rozvoj růstové, strukturní a prostorové diferenciace. Současně metodika přináší poznatky a doporučené pěstební postupy týkající se vývoje štíhlostního kvocientu u mladých jedinců přirozené obnovy různé fáze růstové pokročilosti, a to z pohledu uplatnění biologické automatizace výchovy smrkových nárostů, mlazin (tyčkovin) z přirozené obnovy, jejichž vývoj je pod sevřenou porostní clonou žádoucí právě z pohledu příznivého vývoje štíhlostního kvocientu, který je současně významnou a prokazatelnou charakteristikou mechanické stability jedinců. Definuje pěstební postupy, kdy se účinně uplatňuje výchova přirozené obnovy horní porostní clonou obnovovaného porostu a naopak kdy se tento efekt biologické automatizace z důvodů vysokých intenzit porostního světla (resp. vyšší otevřenosti porostního zápoje) vytrácí a kdy je třeba uplatnění pročistek. Definuje uplatnění vhodných kombinovaných, či schematických pročistek v takových pěstebních situacích. Zároveň zřetelně poukazuje na chybnost provozně nežádoucí uplatňovaných pěstebních postupů spočívajících v realizaci úplného růstového uvolnění domýtnou fází clonné seče a následném ponechání nárostů a mlazin bez náležité pěstební péče pročistkami, bez jejichž bezprostředního uplatnění směřuje vývoj přirozené obnovy prokazatelně k nežádoucímu nárůstu hodnoty štíhlostního kvocientu a zhoršení mechanické stability těchto uvolněných nárostů, mlazin (tyčkovin) z přirozené obnovy. V neposlední řadě přináší poznatky pěstebně-ekologických podmínkách pro formování obnovy zvláště z pohledu významu celkového porostního mikroklimatu a negativního vlivu přímého záření a stejně tak o vývoji její hustoty a nástupu procesu autoredukce v příslušných růstových fázích.

7. Popis uplatnění metodiky

Metodika je určena pro lesní hospodáře, vlastníky lesů a správce rozličných lesních majetků. Dále je určena pro orgány státní správy lesů, a to včetně MZe jako podklad pro formulaci příslušných pokynů a nařízení, pro ÚHÚL jako podklad ke tvorbě OPRL, nebo dalších strategických dokumentů; pro taxační kanceláře, lesnické školy, univerzity a lesnický výzkum, stejně jako pro širokou odbornou veřejnost.

Dokument má uplatnění jako certifikovaná metodika v edici *Lesnický průvodce*, VÚLHM, v. v. i., Strnady. Metodika je rovněž přístupná v digitální podobě na webových stránkách www.vulhm.cz, v sekci *Lesnický průvodce*. Metodika je smluvně uplatněna ve spolupráci s firmou *Diecézní lesy Hradec Králové s.r.o.*

8. Ekonomické aspekty

Z pohledu ekonomického hodnocení je zcela zásadní efekt využití přirozené obnovy v rámci popsáných pěstebních postupů pro úsporu nákladů v porovnání s konvenčním postupem postaveným na užití umělé obnovy při holosečném způsobu hospodaření. Náklady takové umělé obnovy zobrazuje tabulka č. 4, která byla pro účely této certifikované metodiky a její plnou vypovídací hodnotu získána za pomoci anonymního dotazníkového šetření. Uvedená kalkulace tabulky č. 4 je aritmetickým průměrem nákladů reflektující umělou obnovu na holé seči u čtyř různých lesnických subjektů hospodařících na vlastních lesních majetcích v ČR a vystihuje jimi prováděnou provozní praxi (počet opakování

jednotlivých úkonů apod.) a reálné ceny roku 2023 bez DPH. Přitom hektarové počty také korespondují s provozní praxí daných subjektů a pohybují se mezi 3200 až 3900 ks/ha a v této hodnotě je již započtena i potřeba vylepšování, jak ji mají jednotlivé subjekty na základě vlastních zkušeností empiricky určenu. Z uvedeného je zřejmé, že průměrné náklady na umělou obnovu jednoho hektar holé seče kalkulované do růstové fáze zajištěné kultury jsou v České republice v cenách vztažených k roku 2023 na úrovni 164.205,- Kč bez DPH.

Tab. 4: Anonymním dotazníkovým šetřením zjištěný průměrný diagram položek a úkonů a jejich příslušných jednotkových a celkových nákladů umělé obnovy smrku ztepilého při holosečné obnově v cenách vztažených k roku 2023 a při uvážení provozně používaných hektarových počtů v rozmezí 3200 – 3900 ks/ha; náklady uvažovány do růstové fáze zajištěné kultury.

položka na 1 ha plochy	násobnost za rok	počet let	jednotková cena Kč	cena celkem Kč
cena SAMA	1	1	41 996	41 996
výsadba	1	1	23 694	23 694
nátěr proti okusu	1,25 ¹⁾	5	4 001	25 006
ochrana proti klikorohu	1	2	3 458	6 916
vyžínání / postřik proti buření	1,5 ²⁾	5	8 879	66 593
ostatní	0	0	0	0
CELKEM	-	-	-	164 205

¹⁾ Nátěr proti okusu je na jednotlivých majetcích dle odpovědí realizován zpravidla jednou ročně po dobu pěti let; ale při vyšším tlaku zvěře je to i dvakrát ročně v pětiletém období; aritmetickým průměrem obdržných diagramů tedy vychází násobnost v roce na hodnotu 1,25.

²⁾ Z důvodu skutečnosti, že je v důsledku různých stanovištních podmínek zpravidla potřeba uplatnění dvou opatření na útlum buřeně (ožínání, či postřiku) v prvních dvou – anebo třech – letech růstu kultur, což následně souhrnně činí 7, resp. 8 úkonů během pěti let, je v tabulce uvedena násobnost 1,5, která v pětiletém cyklu činí v průměr 7,5 úkonů coby průměr obou možných scénářů. Zároveň to koresponduje i s tím, že dle výsledků dotazníkového šetření se celková variabilita ochrany proti buření pohybuje v širším rozpětí od pěti zásahů (1 x ročně po dobu pěti let) po potřebu deseti zásahů (2 x ročně po dobu pěti let), v závislosti na konkrétních (stanovištích i dalších) podmínkách a okolnostech.

Tab. 5: Náklady schematické a kombinované pročistky provedené v mlazinách (tyčkovinách) přirozené obnovy realizované dle popisu v kapitole 4.6 při vyšší míře otevřenosti horní porostní clony; se zohledněním různé technologie provedení pěstebního zásahu.

schematický zásah		individuální zásah*		kombinovaný zásah	
technologie	Kč/ha	technologie	Kč/ha	varianta	celkem Kč/ha
křovinořez (SCH-KŘ)	22 985	křovinořez (KŘ)	3 343	SCH-KŘ + KŘ	26 328
-	-	JMP s výškou do 4m (JMP_DO_4)	4 848	SCH-KŘ + JMP_DO_4	27 833
-	-	JMP s výškou nad 4m (JMP_NAD_4)	5 851	SCH-KŘ + JMP_NAD_4	28 836

*Provedení a náklady výlučně samotného individuálního zásahu v této formě a intenzitě zásahu není uvažováno, neboť nedává pěstební smysl.

V případě plného uplatnění biologické automatizace, kdy není nutnost realizace pročistek popsaných v kapitole 4.6, je nákladovost přirozené obnovy nulová a rozdíl oproti umělé obnově na holé seči je roven plné výši uvedených nákladů umělé obnovy. Pěstební situaci, kdy je třeba z důvody nižší intenzity horní porostní clony realizovat schematický, nebo kombinovaný zásah tak, jak je uveden v kapitole 4.6 a jak byl provozně ověřen a testován, popisuje z pohledu ekonomické nákladovosti tabulka č. 5., ze které vyplývá, že se náklady schematické pročistky pohybují na úrovni 22.985 Kč/hektar a náklady kombinované pročistky se v závislosti na použité technologii realizace individuálního zásahu pohybují v rozmezí 26.328 Kč až 28.836 Kč na hektar obnovené plochy v cenách vztažených k roku 2023. Znamená to tedy zároveň, že i při potřebě realizovat v mlazinách přirozené obnovy pročistky z důvodu jejich zdárného vývoje při nedostatečné intenzitě horní porostní clony dochází k výrazné úspoře nákladů oproti umělé obnově na holé ploše, a to ve výši cca 135 – 141 tisíc Kč (bez DPH) na hektar obnovené plochy lesa v cenách vztažených k roku 2023 a při uvážení nákladů umělé obnovy do růstové fáze zajištěné kultury.

9. Dedikace

Metodika byla vypracována v rámci grantové podpory MZe projektu NAZV QK21020307 „Optimalizace pěstebních postupů pro adaptaci lesních ekosystémů na klimatickou změnu“.

10. Literatura

10.1. Seznam publikací a výstupů, které předcházely metodice

- Bednář P. 2016. Dílčí aspekty přeměn a přestaveb sekundárních monokultur smrku ztepilého (*Picea abies*). ÚZPL LDF MENDELU v Brně, Disertační práce, 293 s.
- Bednář P., Souček J., Černý J. 2018. Growth and morphological patterns of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) juveniles in response to light conditions as a tool to enrich forest structure; 11th IUFRO Conference on Uneven-aged silviculture: challenges for increasing adaptability; Valdivia, Chile; 12. – 18. listopad 2018.
- Bednář P. 2018. Growth and morphological patterns of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) juveniles in response to light conditions as a tool to enrich forest structure; 11th IUFRO Conference on Uneven-aged silviculture: challenges for increasing adaptability; Valdivia, Chile; 13. listopad 2018.
- Bednář P., Bína J. 2018. 25 let přestavby stejnorodých a stejnověkových porostů smrku ztepilého a uplatnění principů Pro Silva na Kocandě. ISBN 978-80-7417-163-5; 59 s.
- Bednář P., Bína J. 2018. The transformation of Norway spruce monocultures to continuous cover forestry: results following the application of Pro Silva principles over 25 years in Kocanda forest district. ISBN 978-80-7417-162-8. 65s.
- Bednář, P. 2019. Conversion to Continuous Cover Forestry (CCF): An Adaptive Forest Management Strategy within the Context of Global Climate Change. University College Dublin, Dublin, Irsko, 29. duben 2019, veřejná přednáška.

- Bednář P., Bína J. 2020. Kocanda – an example of multifunctional forest management during forest stand transformation in: Krumm F., Schuck A., Rigling A. (eds): How to balance forestry and biodiversity conservation. A view across Europe. ISBN:978-3-905621-62-4 (print) DOI: 10.16904/envidat.196; 398 – 401 s.
- Bednář, P.; Souček, J.; Krejza, J.; Černý, J. 2022. Growth and Morphological Patterns of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) Juveniles in Response to Light Intensities. *Forests*, 13, 1804. <https://doi.org/10.3390/f13111804>.
- Bednář, P. 2022. Conversion of Continuous Cover Forestry in the era of Climate Change. *Pro Silva Ireland*, 10. května 2022, webinář – veřejná přednáška.
- Bednář, P. 2023. The Importance of the Forest Mixture and Structure for the Forest Resilience. Křtiny, 22. července 2023, přednáška pro University of Wisconsin – Stevens Point.
- Bednář, P. 2023. Historical Consequences of Application of Pure Coniferous Monocultures in the Central Europe and its Vulnerability for Forest Disturbances (not only) under Impacts of Global Climate Change. Shizuoka University, Shizuoka, Japonsko, 25. října 2023, veřejná přednáška.
- Bednář, P. 2023. Close-to-Nature Silviculture as an Adaptive Strategy for Forest Management in Response to the Impacts of Climate Change. Shizuoka University, Shizuoka, Japonsko, 1. listopadu 2023, veřejná přednáška.

10.2. Seznam použité literatury

AUSSENAC, G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, 57: 287–301.

BEDNÁŘ, P. 2016. Dílčí aspekty přeměn a přestaveb sekundárních monokultur smrku ztepilého (*Picea abies*). Disertační práce. Brno, MENDELU v Brně, ÚZPL LDF: 293 s.

CAMERON, A.D., HANDS, M.O.R. 2010. Developing a sustainable irregular structure: an evaluation of three inventories at 6-year intervals in an irregular mixed-species stand in Scotland. *Forestry* 83 (5): 469–475.

CANHAM, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade tolerant tree species. *Ecology*, 70: 548–550.

CLARK, J.S., BECKAGE, B., CAMILL, P., CLEVELAND, B., HILLE RIS LAMBERS, J. et al. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*, 86: 1–16.

CLAVEAU, Y., MESSIER, C., COMEAU, P.G., COATES, K.D. 2002. Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Canadian Journal of Forest Research*, 32: 458–468.

COATES, K.D., BURTON, P.J. 1999. Growth of planted tree seedlings in response to ambient light levels in northwestern interior cedar-hemlock forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 29 (9): 1374–1382.

COLLET, C., LANTER, O., PARDOS, M. 2001. Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Annals of Forest Science*, 58: 127–134.

COLLET, C., LE MOGUEDEC, G. 2007. Individual seedling mortality as a function of size, growth and competition in naturally regenerated beech seedlings. *Forestry*, 80 (4): 359–370.

COLLET, C., PIBOULE, A., LEROY, O., FROCHOT, H. 2008. Advance *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. *Forestry*, 81 (2): 135–150.

COOMES, D.A., GRUBB, P.J. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, 70 (2): 171–207.

CUTINI, A. 1996. The influence of drought and thinning on leaf area index estimates from canopy transmittance method. *Annals of Forest Science*, 53: 595–603.

ČATER, M., SIMONČIČ, P. 2010. Root distribution of under-planted European beech (*Fagus sylvatica* L.) below the canopy of a mature Norway spruce stand as a function of light. *European Journal of Forest Research*, 129: 531–539.

ČATER, M., SCHMID, I., KAZDA, M. 2013. Instantaneous and potential radiation effect on underplanted European beech below Norway spruce canopy. *European Journal of Forest Research*, 132: 23–32.

ČATER, M., LEVANIČ, T. 2013. Response of *Fagus sylvatica* L., and *Abies alba* L. in different silvicultural systems of high Dinaric karst. *Forest Ecology and Management*, 289: 278–288.

ČATER, M., DIACI, J., ROŽENBERGAR, D. 2014. Gap size and position influence variable response of *Fagus sylvatica* L. and *Abies alba* Mill., *Forest Ecology and Management*, 325: 128 – 135.

ČSÚ. 2023. [webový portál] www.czso.cz

- DIACI, J., FIRM, D. 2011. Long-term dynamics of a mixed conifer stand in Slovenia managed with a farmer selection system. *Forest Ecology and Management*, 262: 931–939.
- DIACI, J., ROZENBERGAR, D., ANIC, I., MIKAC, S., SANIGA, M., KUCBEL, S. et al. 2011. Structural dynamics and synchronous silver fir decline in mixed old-growth mountain forests in Eastern and Southeastern Europe. *Forestry*, 84: 479–491.
- DUCHESNEAU, R., LESAGE, I., MESSIER, CH., MORIN, H. 2001. Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings. *Forest Ecology and Management*, 140: 215–225.
- FERLIN, F. 2002. The growth potential of understorey silver fir and Norway spruce for uneven-aged forest management in Slovenia. *Forestry*, 75 (4): 375–383.
- FINZI, A.C., CANHAM, C.D. 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology Management*, 131 (1–3): 153–165.
- GIVNISH, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 63–92.
- GRASSI, G., BAGNARESI, U. 2001. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* sapling along a natural light gradient. *Tree Physiology*, 21: 959–967.
- GRASSI, G., MINOTTA, G., TONON, G., BAGNARESI, U. 2004. Dynamics of Norway spruce and Silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 141–149.
- GRASSI, G., GIANNINI, R. 2005. Influence of light and competition on crown and shoot morphological parameters of Norway spruce and silver fir saplings. *Annals of Forest Science*, 62: 262–274.
- GRAVEL, D., CANHAM, C.D., BEAUDET, M., MESSIER, C. 2010. Shade tolerance, canopy gaps and mechanism of coexistence of forest trees. *Oikos*, 119: 475–486.
- GSPALTL, M., BAUERLE, W., BINKLEY, D., STERBA, H. 2013. Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *Forest Ecology and Management*, 288: 49–59.
- HARCOMBE, P.A. 1987. Tree life tables: simple birds, growth, and death data encapsulate life histories and ecological roles. *Bioscience*, 37: 557–568.
- HUNZIKER, U., BRANG, P. 2005. Microsite patterns of conifer seedlings establishment and growth in a mixed stand in the Southern Alps. *Forest Ecology and Management*, 210: 67–79.
- CHEN, H.Y.H. 1997. Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia: survival, growth, allometric patterns, and specific leaf area. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1383–1393.
- CHEN, H.Y.H., KLINKA, K. 1997. Light availability and photosynthesis of *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in the open and forest understory. *Tree Physiology*, 17: 23–29.
- CHRMES, D., NILSON, K. 2005. Overstorey density influence on the height of *Picea abies* regeneration in northern Sweden. *Forestry*, 78 (4): 433–442.
- JAĎUĎ, J., PITTNER, J., SNOPOKOVÁ, Z. 2014. Vplyv klimatických a svetelných faktorov na klíčenie a prežívanie semenáčikov jedle bielej (*Abies alba* Mill.) a smreka obyčajného (*Picea abies* L. KARST.) vo výberkovom lese. *Zprávy lesníckého výzkumu*, 59 (3): 167–174.

- JALOVIAR, P., SANIGA, M., KUCBEL, S. 2013. Importance of light conditions for the height growth of underplantings in Norway spruce stands in the Oravské Beskydy Mts. *Beskydy*, 6 (1): 53–58.
- JARČUŠKA, B. 2009. Growth, survival, density, biomass allocation and morphological adaptations of natural regeneration of *Fagus sylvatica*. A review. *Dendrobiology*, 61: 3–11.
- KATHKE, S., BRUELHEIDE, H. 2010. Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*. *Forest Ecology and Management*, 259: 1597–1605.
- KELLOMAKI, S., OKER-BLOM, P. 1983. Canopy structure and light climate in a young Scots pine stand. *Silva Fennica*, 17: 1–17.
- KENK, G., GUEHNE, S., 2001. Management of transformation in Central Europe. *Forest Ecology and Management* 151, 107–119.
- KIMMINS, J.P. 1997. *Forest ecology – a foundation for sustainable management*. Upper Saddle River, Prentice Hall: 596 s.
- KOBE, R.K., PACALA, S.W., SILANDER, J.A., CANHAM, C.D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Application*, 5 (2): 517–532.
- KOBE, R.K., COATES, K.D. 1997. Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 227–236.
- KUPFERCHMID, A.D., BUGMANN, H. 2005. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 205: 251–265.
- KUPKA, I. 1999. Reálné možnosti změn druhové skladby lesů ČR. *Lesnická práce*, 68: 546–549.
- KVĚTOŇ, V., VOŽENÍLEK, V. 2011. *Klimatické oblasti Česka. Klasifikace podle Quitta*. Olomouc, Univerzita Palackého v Olomouci: 20 s.
- LIEFFERS, V.J., MESSIER, C., STADT, K.J., GENDRON, F., COMEAU, P.G. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 796–811.
- LÖF, M., KARLSSON, M., SONESSON, K., WELANDER, T.N., COLLET, C. 2007. Growth and mortality in underplanted tree seedlings in response to variations in canopy closure of Norway spruce stands. *Forestry*, 80 (4): 371–384.
- LUNDQVIST, L., FRIDMAN E. 1996. Influence of local stand basal area on density and growth of regeneration in uneven-aged *Picea abies* stands. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 11 (1–4): 364–369.
- MASON, B., KERR, G. 2004. *Transforming even-aged conifer stands to continuous cover management*. Edinburgh, Forestry Commission: 8 s.
- MESSIER, C., PARENT, S., CHENGAOU, M., BEAULIEU, J. 1999. Juvenile growth and crown morphological plasticity of eastern white pines (*Pinus strobus* L.) planted along a natural light gradient: Results after six years. *The Forestry Chronicle*, 75 (2): 275–279.
- MONTEITH, J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9 (3): 747–766.
- NIINEMETS, U., KULL, O. 1998. Stoichiometry of foliar carbon constituents varies along light gradients in temperate woody canopies: implications for foliage morphological plasticity. *Tree Physiology*, 18: 467–479.

- NIINEMETS, U. 1999. Energy requirement for foliage formation is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *The New Phytologist*, 141: 459–470.
- NOVOTNÝ, G., HORÁK, K. 1968. Historický průzkum lesa. Brandýs nad Labem, ÚHUL, pobočka Hradec Králové: 116 s.
- O'CONNELL, B., KELTY, M.J. 1993. Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) saplings. *Tree Physiology*, 14: 89–102.
- O'HARA, K.L. 2006. Multiaged forest stands for protection forests: concepts and applications. *For. Snow Landsc. Res.* 80,1: 45–55.
- OLIVER, C.D., LARSON, B.C. 1996. *Forest stand dynamics*. New York, Wiley: 520 s.
- PAGE, L.M., CAMERON, A.D., CLARKE, G.C. 2001. Influence of overstory basal area on density and growth of advance regeneration of Sitka spruce in variably thinned stands. *Forest Ecology and Management*, 151: 25–35.
- PARVIAINEN, J., 2005. Virgin and natural forests in the temperate zone of Europe. *For. Snow Landsc. Res.* 79, ½: 9–18.
- PETRÍK, M., HAVLÍČEK, V., UHRECKÝ, I. 1986. *Lesnícka bioklimatologia*. Bratislava, Príroda: 352 s.
- PETRITAN, A.M., VON LÜPKE, B., PETRITAN, I.C. 2007. Effects of shade on growth and mortality of maple (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) saplings. *Forestry*, 80: 397–412.
- PETRITAN, A.M., VON LÜPKE, B., PETRITAN, I.C. 2009. Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica*), maple (*Acer pseudoplatanus*) and ash (*Fraxinus excelsior*) saplings. *European Journal of Forest Research*, 128: 61–74.
- PETRITAN, A.M., VON LÜPKE, B., PETRITAN, I.C. 2010. A comparative analysis of foliar chemical composition and leaf construction costs of beech (*Fagus sylvatica* L.), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings along a light gradient. *Annals of Forest Science*, 67: 610.
- PETRITAN, I.C., VON LÜPKE, B., PETRITAN, A.M. 2012. Response of planted beech (*Fagus sylvatica* L.) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) saplings to herbaceous and small shrubs control on clearcuts. *Journal of Forest Science*, 17: 164–174.
- PLÍVA, K. 1987. Typologický klasifikační systém ÚHUL. Brandýs nad Labem, ÚHUL: 52 s.
- PROCHÁZKA, S., MACHÁČKOVÁ, I., KREKULE, J., ŠEBÁNEK, J. 2003. *Fyziologie rostlin*. Praha, Academia: 484 s.
- QUITT, E. 1974. *Klimatické oblasti Československa*. Brno, ČAV – GÚ: 73 s.
- RANDUŠKA, D., VOREL, J., PLÍVA, K. 1986. *Fytocenológia a lesnická typológia*. Bratislava, Príroda: 344 s.
- ROBAKOWSKI, P., WYKA, T., SAMARDAKIEWICZ, S., KIERZKOWSKI, D. 2004. Growth, photosynthesis, and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings under different canopies. *Forest Ecology and Management*, 201: 211–227.
- ROZENBERGAR, D., MIKAC, S., ANIĆ, I., DIACI, J. 2007. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech-fir forest reserves in South East Europe. *Forestry*, 80 (4): 431–443.

- SAMPSON, D.A., SMITH, F.W. 1993. Influence of canopy structure on light penetration in lodgepole pine (*Pinus cordata* var. *latifolia*) forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 64: 63–79.
- SCHÜTZ, J.P. 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry*, 72 (4): 359–366.
- SCHÜTZ, J.P. 2002. Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry*, 75 (4): 329–337.
- SOUČEK, J., TESAŘ, V. 2008. Metodika přestavby monokultur na stanovištích přirozených smíšených porostů. Strnady, VÚLHM: 37 s.
- SPIECKER, H., 2000. Growth of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) under changing environmental conditions in Europe. In: Klimo, E. et al. (eds.) 2000. Spruce monocultures in Central Europe – problems and prospects. Joensuu, EFI: 208 s. EFI Proceedings, No. 33.
- STANCIOIU, P.T., O'HARA, K.L. 2006. Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forest in Romania. *European Journal of Forest Research*, 125: 151–162.
- SZYMURA, T.H. 2005. Silver fir sapling bank in seminatural stand: Individuals architecture and vitality. *Forest Ecology and Management*, 212: 101–108.
- TESAŘ, V. et al. 2004. Dlouhodobá přestavba jehličnatého lesa na Hetlíně – kutnohorské hospodářství. Brno, Mendelova univerzita: 60 s.
- UHER, P. 2003. Přirozená obnova na Vysočině. Diplomová práce. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně. 86 s.
- VRŠKA, T., HORT, L., ADAM, D., ODEHNALOVÁ, P., HORAL, D. 2002. Dynamika vývoje pralesovitých rezervací v České republice. Svazek I – Českomoravská vrchovina – Polom, Žákova hora. Praha, Academia: 341 s.
- WILLIAMS, H., MESSIER, C., KNEESHAW, D.D. 1999. Effects of light availability and sapling size on the growth and crown morphology of understory Douglas-fir and lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 222–231.
- WRIGHT, E.F., COATES, K.D., CANHAM, C.D., BARTEMUCCI, P. 1998. Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 28 (6): 871–886.
- Zpráva, 2013. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2012. Praha, Ministerstvo zemědělství: 132 s.

11. Obrazová příloha



Obr. P1: V důsledku variability mikrostanovištních podmínek proměnlivých v prostoru i čase se přirozená obnova smrku ztepilého formuje utvářením charakteristické mozaiky.



Obr. P2: VLEVO: Počáteční prostorová mozaika formující se přirozené obnovy může být průběžně doplňována, až vznikne obnova zcela kompaktní, frontální. VPRAVO: Přirozená obnova smrku se skrze svoji foto-morfologickou a růstovou plasticitu výrazně aklimuje na konkrétní podmínky porostního světla.