

Ekosystémy vzniklé sekundární sukcesí *Picea abies* v oblasti Medvědí hory (Šumava)¹

Jan Bednařík¹, Karel Matějka²

¹) FLD, Česká zemědělská univerzita v Praze

²) IDS, Na Komořsku 2175/2a, 143 00 Praha 4

Úvod

Rozsáhlé plochy s ekosystémem horského smrkového lesa na Šumavě byly v posledních dvou desetiletích opakovaně zasaženy několika disturbancemi. První významnější epizodou bylo přemnožení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) v oblasti Modravý po roce 1996, které následovalo po fázi vytváření jednotlivých ohnisek výskytu lýkožrouta od přelomu osmdesátých a devadesátých let minulého století (MATĚJKA 1999). Poté následoval klimaticky extrémní rok 2003 (MATĚJKA 2008; REBETEZ ET AL. 2006), který nastartoval druhou vlnu gradace lýkožrouta. V této situaci se vyskytla větrná kalamita na začátku roku 2007, která znamenala další rozvrat řady porostů a kumulaci mrtvé dřevní hmoty v lesních ekosystémech. Za této, pro horské smrkové porosty krajně nepříznivé situace se objevují v oblasti se skoro totálním rozvratem původního stromového patra enklávy, kde je smrk dosud vitální. Jednou takovou oblastí je část Roklanského lesa (Rachelwald) v okolí vrcholu Medvědí hory 1224 m n.m.).

Cílem této studie je popsat strukturu ekosystému, zvláště pak jeho stromového patra ve vybrané lokalitě (Obr. 1) a tím přispět k pochopení procesů, které jsou příčinou vysoké stability ekosystémů horského smrkového lesa.

Metodika

Lokalizace ploch a charakter území

Vrchol Medvědí hory (13° 25' 39" E, 48° 59' 40" N; Obr. 2) leží ve vrcholové části severozápadní části Šumavy, v regionu Modravý. Celé území má přibližně velikost 3 km². Většina tohoto území byla v 19. století zasažena pastvou a prakticky celá vykácena. Současný porost vznikl převážně spontánní sukcesí na extenzivních pastvinách s *Nardus stricta* a *Vaccinium myrtillus* (KLEČKA 1930).

Historie území

Pro pochopení procesů probíhajících v území je potřebné znát historii využití sledovaného území. Proto následující text (použity byly poskytnuté poznámky J. Koreše a P. Hubeného) rozsáhle informuje o celkové situaci.

Roklanský les (též Rachelwald či Kammerwald) - toto území dle plošných údajů tereziánského, josefinského katastru, tvořilo vždy samostatné katastrální území. Území bylo před Josefským katastrem, tj. v době zhruba 1780-1790 prakticky bez majitele. Po skončení měřicích prací Josefského katastru byl pozemek převzat zemskou komorou a byla na toto území vypsána dražba. Dle josefského katastru (1785) byla výměra komorního lesa 533 k.j. 515 sáhů, ve fassi je poznamenáno, že poloha nedovoluje řádné zužitkování lesa, pastva spočívá v brusině a borůvce, které dobytek může požívat jen v období nouze.

V Ehrenwerthově odhadu (cca 1790) je les zahrnut celý, tj. 534 k.j. a 3 k.j. močálů s hmotou 81 000 sáhů měkkých o délce polen 1 loket; z celkové hmoty odhaduje 1/5 jako přestárlou, blízkou zkáze, 1/5 mýtnou, ale již nepřirůstající, 3/5 střední a mladá; jedinými dřevinami je smrk a jedle.

V období 1815-1823 zakoupilo Prášílské panství v Kamerálního lesa dříví v hodnotě vyšší než 11 000 zl. a v pozdější době pak celková částka přesáhla 32 000 zl.

Roku 1821 provedl prácheňský krajský examinátor Lorenz Hermann se sušickým vrchním myslivcem Josefem Kolaříkem nový odhad lesa. Odhadci tu na ploše 530 k.j. 1 557 sáhů (6 k.j. močálů) našli 44 972 sáhů měkkého dřeva, vesměs 140 - 450 let starého.

Roku 1840 odhaduje les Roklan nadlesní města Kašperské Hory Antonín Koschin a železnorudský lesní Pavel Reusch, přičemž na ploše 536 k.j. 1557 s. vypočítávají zásobu na 34 799 s o 30 palcích délky polen, dřevina smrk, stáří 150 - 400 let. V odhadu uvádí, že je to prales těžbou dosud nedotčený, pozůstávající z přestárlých, shnilých a suchých stromů, částečně bez vrchů. Les je exponován do Bavor a od josefského katastru skoro bez těžby. Uvádí dále, že není pamětníka, že by se tu těžilo, že mnoho stromů tu leží a hnije a je proto těžba, aby vše nepřišlo nazmar - dříví co nejdříve vykáceti, již také proto, že les je ohrožován kůrovcem ze sousedních lesů Poschingerových. Doporučují, aby při tom nebylo přesně dbáno patentu z r. 1794 doporučujícího trvalost výnosu a dřevní zásoba tu byla vytěžena do 12 let. Upozorňují na Poschingerovo právo pastvy, které je v rozporu s obnovou lesa. V dalším doporučují zadati exploataci lesů Šimonu Maieru Löwimu, který ji má provést pod podmínkou, že nebude dělati holoseče a bude šetřiti nálet. Ze zápisů je patrné, že Maier Löwi koupil dřevo (za

¹ Tento text vznikl aktualizací a doplněním stejně pojmenovaného příspěvku Bednařík et Matějka (2010) na základě nově měřených a zpracovaných dat.

11 000 zl.) a Poschingerovi, uplatňujícím právo na užívání pozemku, byl pak tento (bez porostu) předán do trvalé držby za 1 zl./1 k.j. Další spisy nebo mapu o Roklanu nemáme. Víme pouze, že počínaje r. 1845 odkupuje panství Prášily dřevo z tohoto lesa k plavbě (r. 1845 celkem 3 800 s., r. 1846 celkem 4 937 s.).

O zásobách dřeva na tomto území pak hovoří zápis z roku 1847, který konstatuje na 1/4 plochy les smrkový a 3/4 jsou již vytěženy. V této době předává majitel Poschinger zbytek lesa Šimonu Mayerovi-Löwymu z Mnichova. Smlouva zní na dobu 12 let s odhadem hmoty cca 35 000 sáhů a s tím, že ... dříví řádně vytaháno, mladé kmeny se nechají stát, holiny budou zalesněny ... v době těžebních prací byla na území kamerálního lesa vybudována pila s hospodářskými budovami a tyto objekty byly v roce 1852 demolovány... Těžby byly prováděny, nebylo však zalesňováno. Panenská půda rychle zabuřeňovala a kolem roku 1850 bylo uvažováno s přeměnou celého území na pastviny.

Fytcenologické snímkování

Fytcenologické snímky byly zapisovány standardním postupem s použitím sedmičlenné Braun-Blanquetovy stupnice pro abundanci a dominanci (s použitím mezistupňů, např. 1-2, 3-4). Snímky byly převedeny do databáze DBreleve (MATĚJKA 2009). Klasifikace snímků a ploch proběhla podle složení bylinného patra pomocí Wardovy metody (Ward 1963) s kvadrátem euklidovské distance jako mírou nepodobnosti.

Terénní měření

Sběr dat pro analýzu porostní struktury probíhal na plochách B1-B4 a B6-B9, plochy B5 a B10 byly doměřeny a částečně zpracovány až v roce 2010. Výměra každé plochy činí 2500 m². Pro měření pozic stromů a jejich výšek bylo využito technologie Field-Map (www.fieldmap.cz), měření tloušťek bylo prováděno obvodovým pásmem. Byli zaměřeni všichni vitální jedinci s výškou větší než 1,3 m. U každého stromu byly zaznamenávány pozice, druh, výška, výčetní tloušťka, korunová projekce, rozdělení kmene a přítomnost chůdových kořenů. Dalším zjišťovaným prvkem porostní struktury byl výskyt souší, u nichž se zaznamenávala pozice, výška a výčetní tloušťka. Stejně charakteristiky se sledovaly i u pahýlů a pařezů, pouze tloušťka u prvků nižších než 1,3 m se měřila v jejich nejvyšší části kde byl dostatečně patrný tvar kmene.

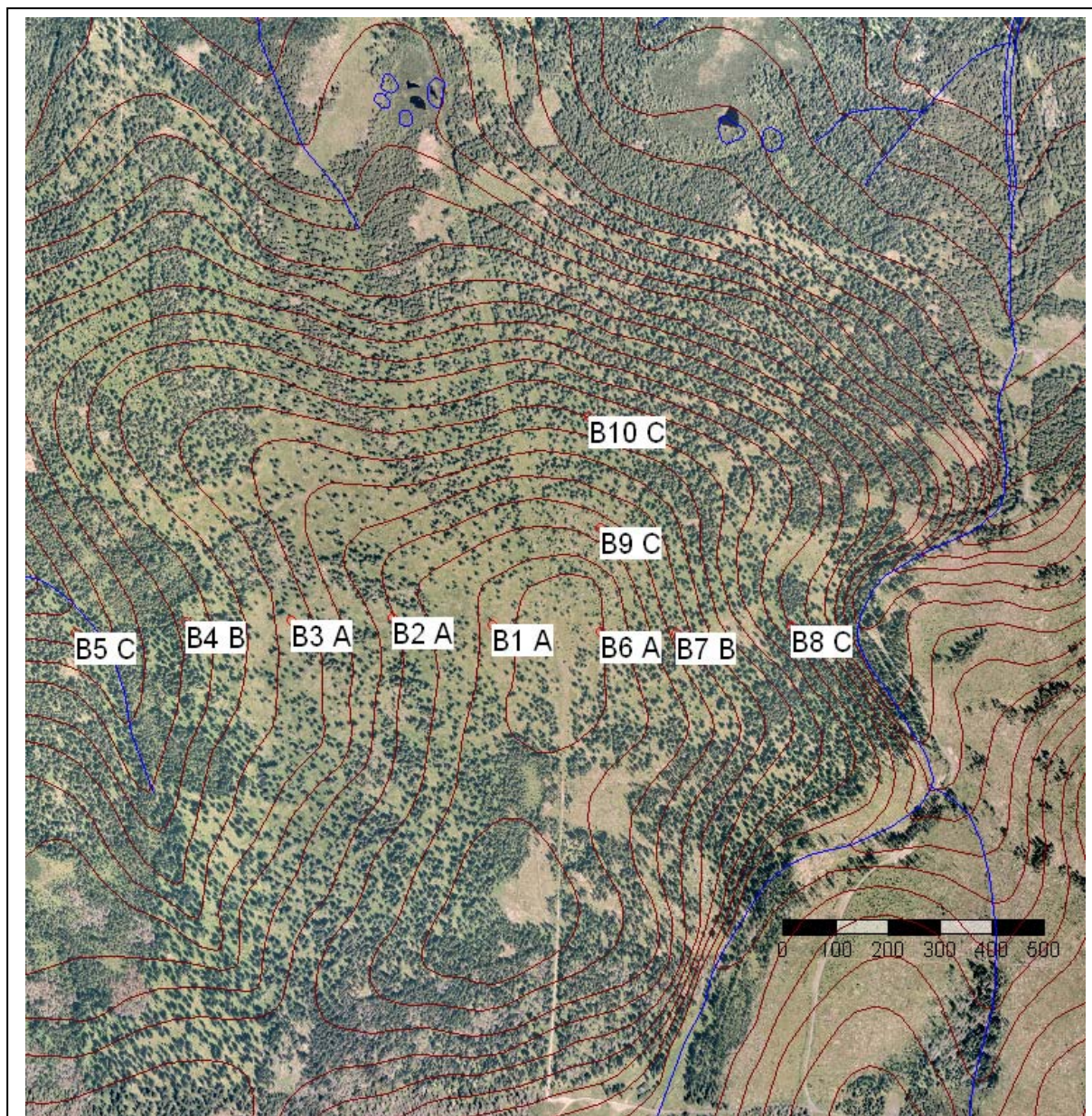


Obr. 1. Charakter ekosystému ve vrcholové části zkoumané lokality.

Diferenciace vegetace na mikrostanovištích

Variabilita vegetace na mikrostanovištích zřejmě závisí i na postupném rozrůstání smrku v průběhu sukcese. Proto bylo v roce 2010 vybráno 20 různě velkých stromů *Picea abies* a v jejich blízkosti bylo zapsáno vždy 10 fytcenologických snímků na ploše 1 m² charakterizujících danou mikrofytcenózu, které byly umístěny ve vzdálenostech 0, 2, 4, 6 a 8 m jižně od středu kmene a v týchž vzdálenostech severně od středu kmene (vzdálenost vždy bližšího okraje čtverce). Snímky byly zapsány v databázi DBreleve a klasifikovány hierarchickou aglomerativní metodou average linkage. Na základě výsledků klasifikace byly popsány typy mikrofytcenóz (Matějka 1992). Dále byla provedena jejich ordinace metodou DCA. Soubor snímků v okolí každého hodnoceného stromu byl charakterizován velikostí stromu (výška, výčetní tloušťka, průměrný poloměr koruny) a zastoupením jednotlivých typů mikrofytcenóz. Data o zastoupení typů mikrofytcenóz u všech hodnocených

stromů byla zpracována metodou hlavních komponent (PCA) a výsledky této analýzy byly korelovány s dendrometrickými údaji.



Obr. 2. Rozmístění výzkumných ploch ve sledovaném území na podkladu leteckého snímku z roku 2002. K označení plochy je připojeno písmeno značící příslušnost plochy ke klasifikační skupině podle druhového složení vegetace (Obr. 2). Zobrazeny jsou vrstevnice s intervalem 5 m.

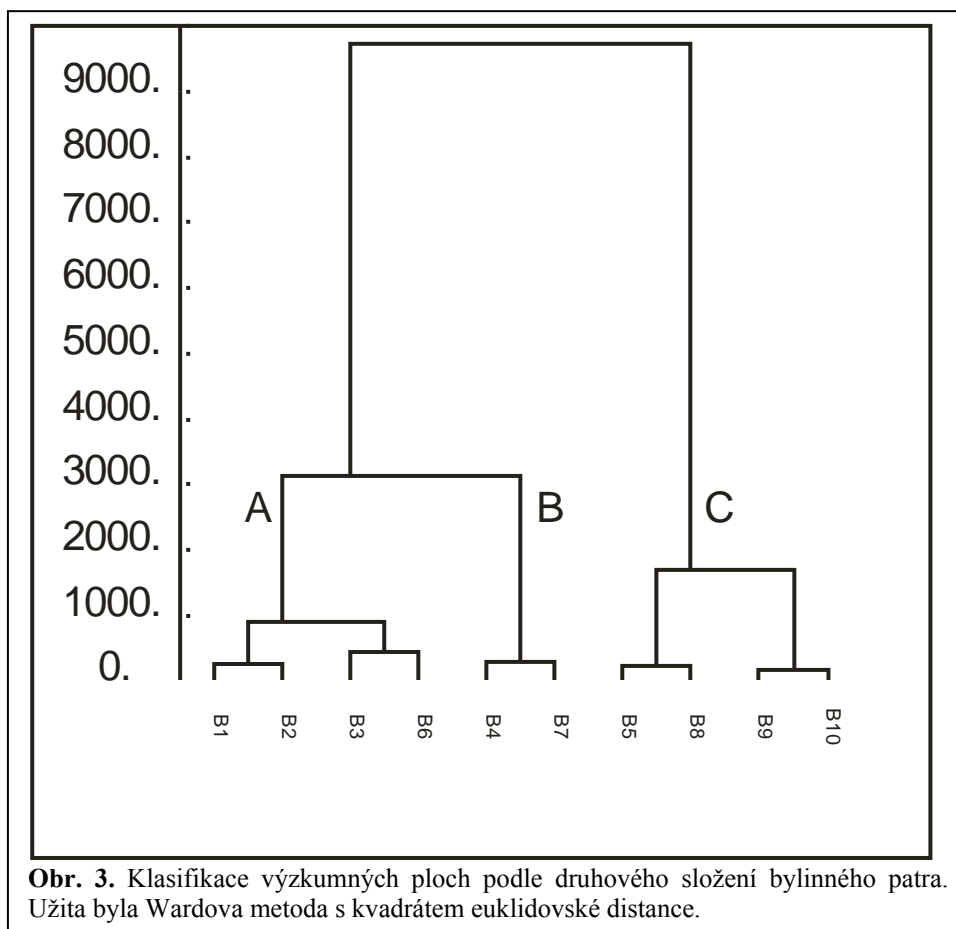
Výsledky

Složení rostlinných společenstev

Rostlinná společenstva ve sledované oblasti lze rozčlenit do tří typů, které se liší jak druhovým složením, tak podmínkami prostředí (Obr. 3, Tabulka 1). Nejvýznamnějšími druhy jsou *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* a *Nardus stricta* - vše jsou druhy, které se běžně vyskytují v subalpínských trávnících (svaz *Nardion strictae* Br.-Bl. 1926; CHYTRÝ 2007). Některé typické lesní druhy (například *Oxalis acetosella*, *Dryopteris dilatata*, *Maianthemum bifolium*) využívají příhodné podmínky zástínu v okruhu korun stromů, kde jsou více soustředěny.

Společenstva klasifikační skupiny A jsou vyvinuta na nejextrémnějších vysýchavých stanovištích na vrcholu Medvědí hory. Stromový porost je zde pouze sporadický, rozmístění v několika málo skupinách, vzniklý sponzánní sukcesí. Obdobně stromový porost vznikl sukcesí na místě původně paseném i v rámci společenstva klasifikační skupiny B, přičemž však půdy zde jsou výrazně vlhké, což zřejmě umožňuje úspěšnější sukcesí

dřevin. Plochy se společenstvem klasifikační skupiny C leží v místech, kde již v minulosti pastva zřejmě nebyla přítomna vůbec nebyla tak intenzivní a lesní porost zde pravděpodobně souvisle přetrvával.



Tabulka 1. Průměrné složení rostlinného společenstva (pokryvnost jednotlivých druhů v %) na výzkumných plochách podle provedené klasifikace (Obr. 3).

Klasifikační skupina	A	B	C
Počet snímků	4	2	4
E ₃ :			
<i>Picea abies</i> (L.) Karsten	9.5	18	25
<i>Sorbus aucuparia</i> L.			0.075
E ₂ :			
<i>Picea abies</i> (L.) Karsten	0.5	1	1.5
E ₁ :			
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer	17	5.3	9.9
<i>Calamagrostis villosa</i> (Chaix) J. F. Gmelin	30	58	18
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	13	13	51
<i>Nardus stricta</i> L.	15	0.29	0.89
<i>Galium saxatile</i> L.	4.2	0.53	0.34
<i>Luzula sylvatica</i> (Huds.) Gaudin	8.5	2.6	0.79
<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray	0.12	1.4	0.26
<i>Oxalis acetosella</i> L.	0.18	0.53	0.098
<i>Soldanella montana</i> Willd.	0.028	0.046	0.098
<i>Trientalis europaea</i> L.	0.18	0.53	0.36
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	0.018		0.13
<i>Picea abies</i> (L.) Karsten	0.39	1.4	0.78
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	0.17	0.34	0.27
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichardt	0.08	0.23	0.11
<i>Juncus filiformis</i> L.	0.052	0.23	0.55
<i>Hieracium laevigatum</i> Willd.	0.072		

Klasifikační skupina	A	B	C
<i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All.	0.028		
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	0.028		
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	0.028	0.23	
<i>Rubus idaeus</i> L.	0.018	0.14	
<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth		0.046	
<i>Carex canescens</i> L.		0.23	
<i>Viola palustris</i> L.		0.046	
<i>Carex echinata</i> Murray		0.23	0.11
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. B.		0.046	0.11
<i>Juncus effusus</i> L.		0.046	0.11
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.			0.55
<i>Homogyne alpina</i> (L.) Cass.			0.11
<i>Lycopodium annotinum</i> L.			0.11
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.			1.1

Struktura porostu dřevin

Hektarové počty živých stromů, souší, pařezů, pahýlů a vývrátů na jednotlivých výzkumných plochách jsou zobrazeny v Tabulce 2. Jejich součty se pohybují od 56 ha⁻¹ na ploše B1, po 1 012 ha⁻¹ na ploše B5. S výjimkou ploch B4 a B6, je nejpočetnější kategorie živých stromů, zahrnující všechny jedince s výškou alespoň 1,3 m a středem kmene uvnitř plochy. Nejméně jich bylo zaznamenáno na ploše B1 (32 ha⁻¹), nejvíce na ploše B5 (692 ha⁻¹), která zasahuje do rašeliniště. Na ostatních plochách jejich výskyt kolísá v rozmezí 116-372 ha⁻¹. Pouze na ploše B4, která měla do kůrovcové disturbance ve druhé polovině 90. let 20. stol. charakter zapojeného lesa, převyšuje počet souší o 20 ha⁻¹ množství živých stromů. Na ostatních plochách se souše vyskytují omezeně v počtu nepřesahujícím 28 ha⁻¹ koromě plochy B5 (216 ha⁻¹), na ploše B1 kde smrky zavětvené až k zemi rostou pouze v několika bioskupinách, se nevyskytují vůbec. Souborná kategorie pahýlů zahrnuje kromě bazálních částí rozlámaných souší z poslední doby také zbytky pahýlů nebo pařezů ve stáří několika desítek let, z nichž jsou často patrné pouze kruhovitě uspořádané části kořenových náběhů. Jsou zastoupeny na všech výzkumných plochách v rozmezí 16 ha⁻¹ na ploše 3 až 148 ha⁻¹ na ploše 6, kde dokonce převyšují počet živých stromů a tvoří více než 50 % podíl ze všech sledovaných porostních složek. Pařezy se vyskytující na plochách B2, B4, B5 B7, B9 a B10 v počtech 4-40 ha⁻¹.

Tabulka 2. Zastoupení sledovaných porostních složek (v ha⁻¹) na výzkumných plochách.

výzkumná plocha	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10
živý strom	32	132	176	116	692	116	136	180	372	192
souše	0	20	8	136	216	16	16	8	4	28
pahýl	24	20	16	28	100	148	48	68	104	104
pařez	0	4	0	40	0	0	28	0	4	4
vývrát	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4
suma	56	176	200	320	1012	280	228	256	484	332

Zastoupení živých stromů na výzkumných plochách se odráží také v hodnotách zápoje, což je patrné z tabulky 3. Zápoj je vyjádřen jako podíl sumy korunových projekcí clonících výzkumnou plochu (do výpočtu byly zahrnuty i části korunových projekcí stromů jejichž středy se nacházely mimo plochu) a její rozlohy (2 500 m²). Zápoj na většině ploch nedosahuje 30 %, na ploše B1 s minimem živých stromů má hodnotu pouze 3,8 %. Maxima dosáhl na ploše B10 (51 %). Hranici 30 % překračují plochy B5, B8, a B9 kde se nalézá nejvíce živých stromů, které kromě plochy B8 dosahují menších dimenzí než jedinci na ostatních plochách, jak je patrné z tabulky 4.

Tabulka 3. Velikost částí výzkumných ploch cloněných korunovými projekcemi a zápoj.

výzkumná plocha	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10
nezacloněná plocha (m ²)	2403,9	1939,6	1977,3	2157,6	1361,5	2059,9	1801,2	1652	1690,5	1226,1
zacloněná plocha (m ²)	96,1	560,4	522,7	342,4	1138,5	440,1	698,8	848	809,5	1273,9
zápoj (%)	3,8	22,4	20,9	13,7	45,5	17,6	28	33,9	32,4	51,0

Z hlediska průměrné výšky dosahují největších dimenzí stromy na plochách B8 a B10 (průměrná výška 19,2, resp. 20,3 m, maximální hodnota 28,3 m však byla zjištěna na ploše B4, kam zasahuje část zapojeného lesa.

Naproti tomu na plochách B1, B3, B6 a B9, které mají charakter smrkové řediny a vyskytuje se zde větší množství mladších a menších jedinců (Obr. 4-6), nedosahuje průměrná výška ani 10 m. Průměrné tloušťky se pohybují v rozmezí 19,7-48,0 cm. Reflektují především vyšší zastoupení starších a tlustších jedinců rostoucích jako solitéry, jako v případě plochy B10, kde průměrná tloušťka dosahuje nejvyšší hodnoty. Přítomnost stromů poměrně značných dimenzí na všech sledovaných plochách prezentují maximální tloušťky, které se pohybují v intervalu 55,6-99,7 cm. Na tyto hodnoty má kromě solitérního růstu vliv také výskyt stromů s více kmeny, které se sice v řadě případů rozdělily pod výškou měřiče 1,3 m, ale vzhledem k jejich srůstu nebylo možné je obvodovým pásmem změřit zvlášť. Průměrná velikost korunové projekce se pohybuje od 7,4 m² na ploše B5 do 33,8 m² na ploše B10. Stejně jako průměrná tloušťka vypovídá o vysokém zastoupení starých solitér především na plochách B2, B7, B8 a B10, kde dosahuje hodnot 20 m² a více. Že jsou osamoceně rostoucí stromy velkých dimenzí přítomny na každé ploše, dokazují také maximální velikosti korunových projekcí. Nejmenší maximální hodnota byla zaznamenána na ploše B5, 38,9 m², největší na ploše B9, 87,7 m². K velikosti KP 80 m² se blíží také solitéry na plochách B2 a B3. Dalším sledovaným prvkem byla přítomnost rozdělení kmene, většinou na dvojáky a trojáky, pouze ve výjimečných případech rostlo z jednoho bodu také 4 nebo 5 kmenů. Smrky s více kmeny se vyskytují na každé ze sledovaných ploch, nejméně na ploše B1 (12 ha⁻¹), nejvíce na ploše B7 (64 ha⁻¹). Na ostatních plochách jsou jejich počty velmi variabilní a pohybují se v rozmezí 20-56 ha⁻¹. Mezi zjišťované charakteristiky patřila také přítomnost chůdových kořenů, značící vývoj stromu na mrtvém dřevě. Kromě plochy B6 byly zaznamenány na každé ploše, na B1 a B9 pouze v nízkém počtu 4 ha⁻¹, relativně málo byly zastoupeny také na plochách B2, B7 a B8 ale na plochách B3, B4, B5 a B10 to bylo 44 ha⁻¹, což je v případě prvních dvou jmenovaných ploch 25% resp. 38% podíl ze všech živých stromů.

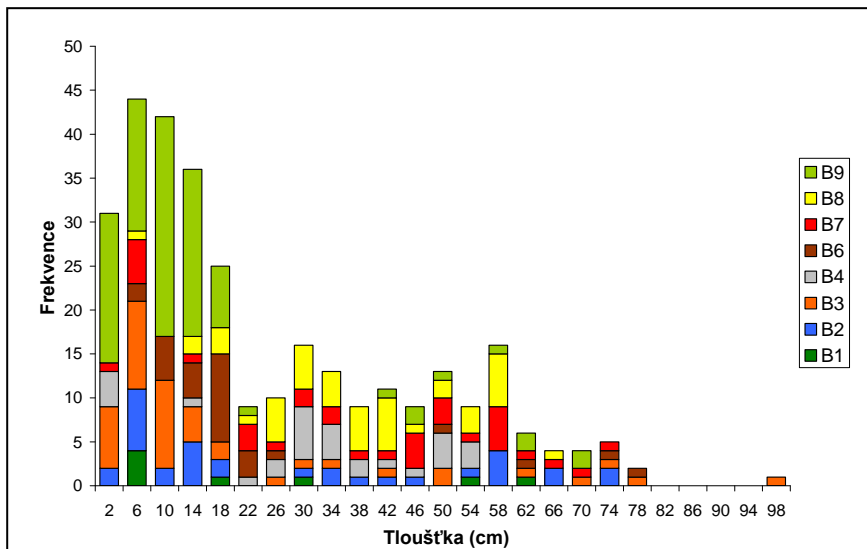
Tabulka 4. Vybrané charakteristiky živých stromů.

výzkumná plocha	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10
výška (m) - průměr	9,2	11,1	7,5	17,5	12,2	8,8	16,9	19,2	6,5	20,3
- směrodatná odchylka	6,4	6,9	6,6	8,0	6,6	3,6	7,1	4,8	4,3	3,9
- maximum	19,6	21,4	23,7	28,3	24,0	17,5	23,7	25,1	19,5	24,7
tloušťka (cm) - průměr	23,5	29,2	19,7	32,5	22,1	22,9	38,3	37,5	13,8	48,0
- směrodatná odchylka	22,7	24,2	24,5	16,1	14,5	18,7	21,0	14,3	15,1	13,8
- maximum	60,2	74,5	99,7	55,6	68,0	77,0	74,6	64,4	70,3	68,6
plocha korunové projekce (m ²) - průměr	13,7	25,5	14,2	14,4	7,4	15,2	23,0	19,9	10,0	33,8
- směrodatná odchylka	13,7	24,9	20,2	9,8	6,7	16,7	18,2	13,2	14,7	16,7
- maximum	40,7	79,2	77,7	45,2	38,9	69,9	67,7	51,6	87,7	71,8
počet stromů s více kmeny (ha ⁻¹)	12	20	32	16	56	40	64	40	56	44
počet stromů vyrostlých na mrtvém dřevě (ha ⁻¹)	4	8	44	44	44	0	16	12	4	44

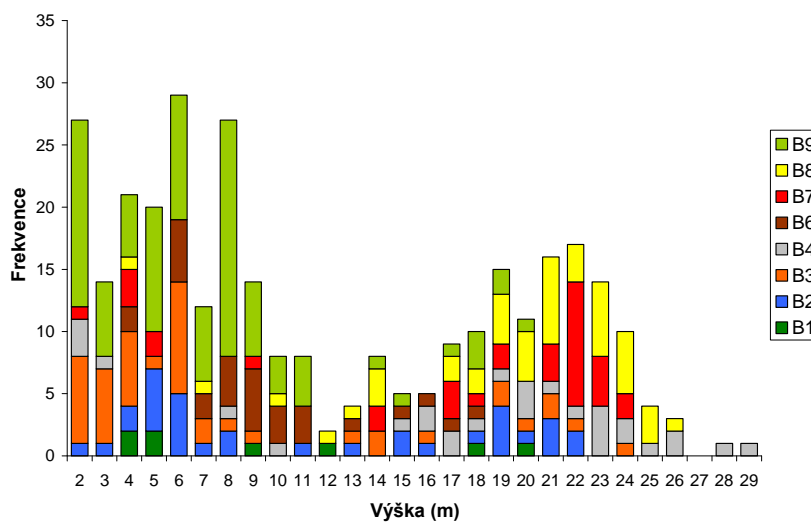
Tabulka 5. Počet shluků na ploše a průměrný počet stromů v nich rostoucích.

výzkumná plocha	B1	B2	B3	B4	B6	B7	B8	B9
počet shluků	2	4	4	5	6	5	5	12
průměrný počet stromů ve shluku	2,5	6,3	6,8	5,0	3,0	3,0	6,6	2,9

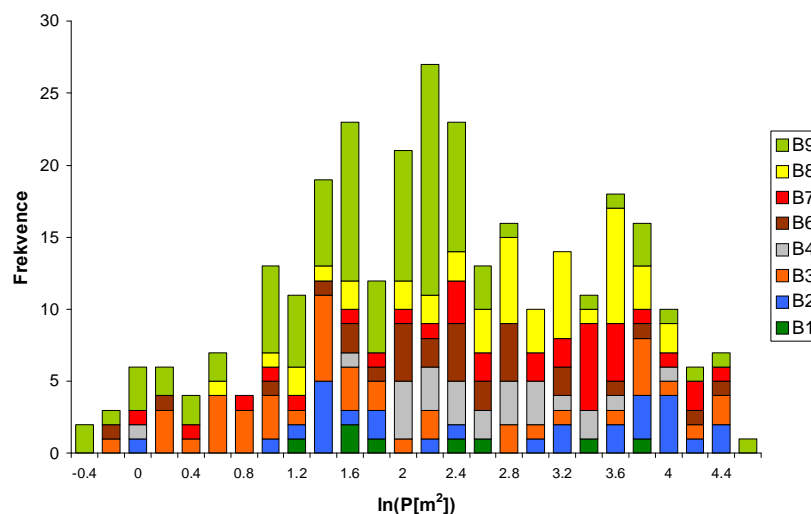
Na všech plochách se nacházely různě velké shluky stromů. Počet shluků a průměrný počet stromů v nich rostoucích zobrazuje se na jednotlivých plochách lišil (Tabulka 5), plochy z větší části zapojené (B5 a B10) hodnoceny nebyly. Při vyhodnocení bylo za shluk považováno uskupení minimálně dvou živých stromů rostoucích v takové blízkosti, že dochází nejenom k dotyku, ale také k vzájemnému prolínání jejich korun a všichni jedinci rostoucí ve shluku mají pozici středu kmene uvnitř výzkumné plochy. Počet hlouček na ploše odpovídá celkovému množství stromů, takže minimum shluků (2) i průměrný počet stromů v nich rostoucích (2,5) se nachází na ploše B1. Na ploše B9 je shluků nejvíce (12), ale průměrný počet stromů ve shluku dosahuje druhé nejmenší hodnoty - 2,9. Na ostatních plochách je počet shluků relativně vyrovnaný, od 4 do 6 a průměrné počty stromů ve shluku se pohybují od 3 na ploše B6 do 6,8 na ploše B3. Shluky na plochách bez zapojeného lesa bývají tvořeny jednou až dvěma solitéry, na jejichž obvodu, tam kde díky silnému zástinu ztrácí přizemní vegetace svou konkurenceschopnost, odrůstá několik slabých jedinců s jednostrannými korunami.



Obr. 4. Histogram tloušťkových stupňů.



Obr. 5. Histogram počtu jedinců podle výšky.

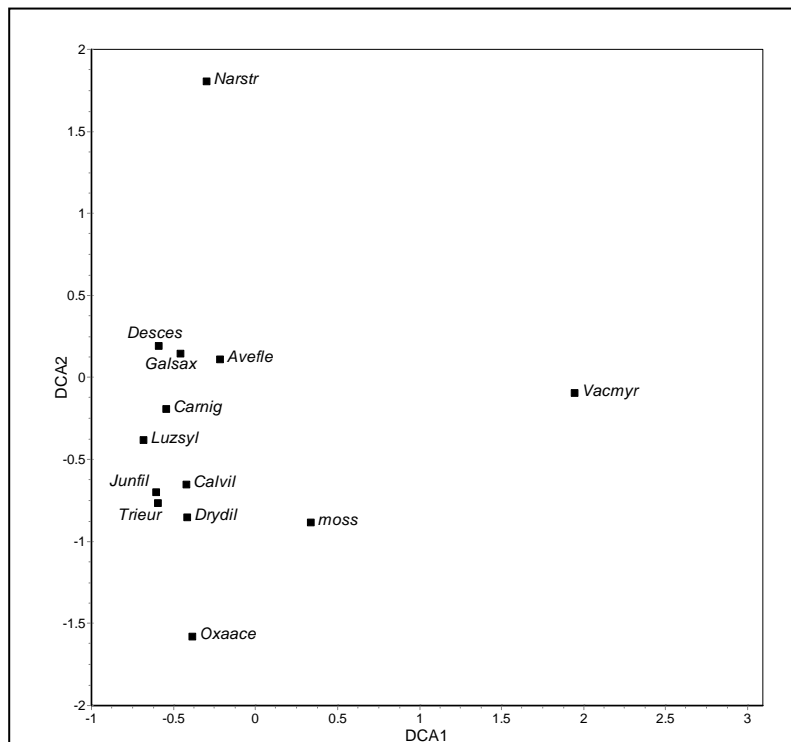


Obr. 6. Histogram počtu jedinců podle logaritmu plochy korunové projekce.

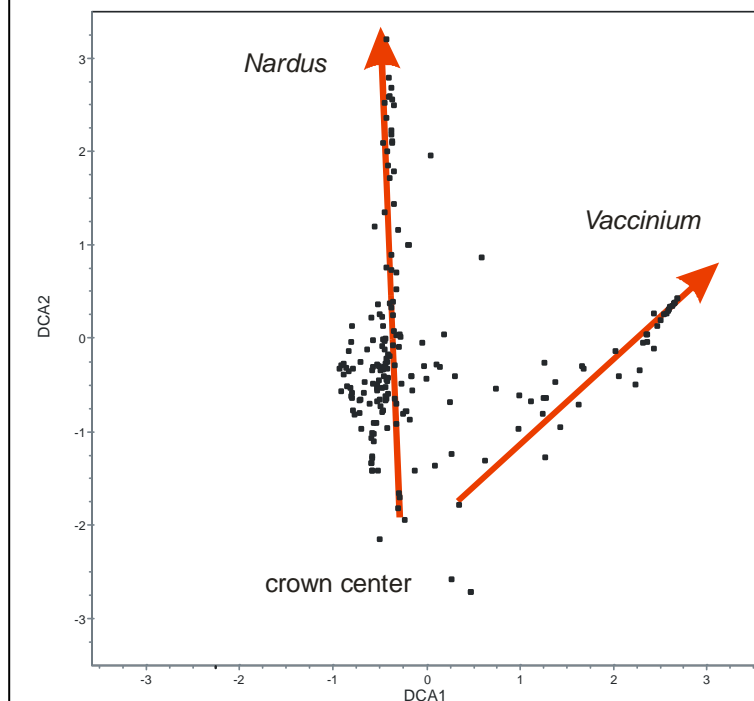
Na Obr. 4 je znázorněna četnost tloušťkových stupňů (stupně jsou odstupňovány po 4 cm a reprezentovány střední hodnotou). Na histogramu je patrné vysoké zastoupení nejnižších stupňů, zahrnujících jedince s výčetní tloušťkou do 20 cm. Nejvíce jsou zastoupeny stupně 6 (44 ks), 10 (42 ks) a 14 (36 ks). Jedinci do nich zahrnutí se z velké části vyskytují na ploše 9 a 3 a představují většinu živých stromů na těchto plochách rostoucích. Slabší smrky se ve větší míře vyskytují ještě na ploše 6 a 2. Minimálně se zde vyskytují jedinci z plochy 8, kteří jsou relativně rovnoměrně zastoupeni ve stupních 26-58. Zastoupení jedinců větších dimenzí na všech plochách je poměrně vyrovnané.

Histogram výšek (Obr. 5) ukazuje dva vrcholy četností. První představuje výška 6 m, druhý výška 22 m. Podobně jako v případě výčetní tloušťky, menších dimenzí dosahovali jedinci především z ploch 3, 6 a 9, zatímco větších výšek dorůstaly stromy na plochách 4, 7 a 8, především díky části stromů rostoucích v zápoji. Na plochách kde stromy odrůstaly jako solitéry jejich výšky nepřekračovaly 22 m. Plocha korunové projekce (P) má log-normální rozdělení (Obr. 6). Nejvíce stromů (téměř jedna třetina) má plochu $P \leq 5 \text{ m}^2$. Existují však významné rozdíly mezi plochami. Především jedinci na plochách B3 a B9, kde se nachází nejvíce mladých stromů, mají plochu korunové projekce nízkou. Jedinci jejichž koruny cloní více jak 60 m^2 zcela chybí na plochách B1, B4 a B8, na ostatních rostou jen ve velmi nízkém počtu.

Prostorová struktura vegetace



Obr. 7. Poloha druhů v ordinačním prostoru prvních dvou os DCA.



Obr. 8. Poloha ploch v ordinačním prostoru prvních dvou os DCA s vyznačením směrů rozvoje dvou typů mikrofytoocenóz, jejichž reprezentativnost vrůstá se vzdáleností od kmene stínícího stromu.

Vzhledem k tomu, že nové zmlazení *Picea abies* bylo pozorováno pouze v blízkosti kmene jediného vzrostlého jedince smrku, které byly jinak kompletně bez bylinné a mechové vegetace, bylo potřeba tyto ojedinělé plochy vyloučit z DCA ordinace. První ordinační osa odlišuje plochy s přítomností *Vaccinium myrtillus*. Druhá osa zřejmě souvisí s mírou zástiny – oslunění stanoviště, přičemž na tento faktor nejvýrazněji reaguje *Nardus stricta* jako typický druh bezlesí. Na nejvíce zastíněných místech je nalézán často pouze *Oxalis acetosella*. Výrazně odlišné skóre podél třetí ordinační osy má *Juncus filiformis*, druh indikující zamokřené mikrostanoviště.

Na základě hierarchické klasifikace metodou average linkage bylo rozlišeno následujících 8 typů mikrofytoocenóz (Tabulka 6):

- Typ *Avenella flexuosa-Calamagrostis villosa* (klasifikační skupina A0) se vyskytuje jak na místech částečně stíněných korunou stromů, tak mimo tento zákryt. Porost je však většinou nezapojený a relativně druhově bohatý. Půda je vlhká až mírně zamokřená.
- Typ *Avenella flexuosa* (A1) je typický vysokou dominancí tohoto druhu. Vyskytuje se mimo zaclonění korunou.
- Typ *Oxalis acetosella* (B0) se běžně vyskytuje pod silným zakrytím korunou stromu, takže bylinné patro je tvořeno pouze jednotlivými drobnými rostlinami nebo může úplně chybět. Na lokalitě se tento typ vytvořil až po vzrůstu smrku.
- Typ *Avenella flexuosa-Vaccinium myrtillus* (B1) tvoří přechod mezi typy A1 a F. Typ nebyl zjištěn u stromů nejmenšího vzrůstu, zdá se tedy, že je vázán na sukcesní procesy obdobně jako typ B0.
- Typ *Nardus stricta* (C) Tyto mikrofytoocenózy rostou na místech maximálně osluněných v dostatečné vzdálenosti od korun stromů.
- Typ *Calamagrostis villosa* (D)

byl zachycen nejméně často. Plocha je často částečně kryta korunou stromu v blízkosti plochy a současně nebyl tento typ nalezen v blízkosti nejmenších stromů.

- Typ *Luzula sylvatica* (E) je vázán na vlhčí půdy (mimo vrcholovou oblast lokality). Plocha může být částečně stíněna blízkým stromem.
- Typ *Vaccinium myrtillus* (F) je často nacházen při osluněné části obvodu koruny stromu, případně v blízkosti menších stromů.

Tabulka 6. Průměrné složení rozlišených typů mikrofytocenóz. DCA1 až DCA3 jsou průměrnými hodnotami ordinačního skóre.

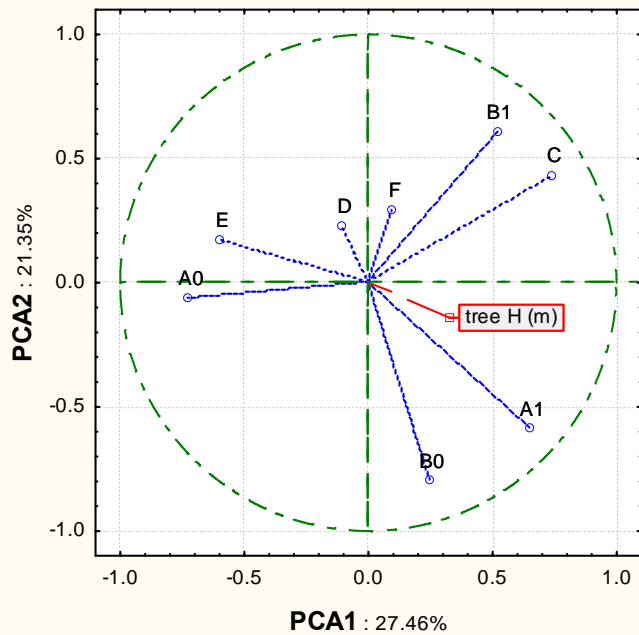
Typ mikrofytocenózy	A0	A1	B0	B1	C	D	E	F
počet snímků	57	25	30	14	19	9	25	21
DCA1	-0.45	-0.27	0.32	0.91	-0.32	-0.54	-0.79	2.39
DCA2	-0.32	0.34	-0.98	-0.72	2.26	-1.21	-0.50	0.10
DCA3	-0.65	0.16	-0.18	0.85	0.16	-0.99	1.36	-0.13
vzdálenost od okraje koruny (m)	3.4	3.5	-2.5	2.3	3.7	2.0	2.7	1.4
zakrytí korunou	11	3.8	92	15	0	9.4	5.6	21
pokryvnost mechorostů	0.7	0.28	1.1	0.5	0	2.9	0.12	1
<i>Nardus stricta</i>	2.5	9.8		2.1	51		0.65	0.9
<i>Avenella flexuosa</i>	39	70	2.4	34	31	7.8	6	4.4
<i>Calamagrostis villosa</i>	28	5.1	7.1	9.3	2.6	65	21	1.6
<i>Luzula sylvatica</i>	7.3	3.6	0.19	3.1	0.66	4.5	56	0.32
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.72	2.6	5.6	37	2.4	0.09	0.16	76
<i>Galium saxatile</i>	10	1.9	0.34	0.99	6.2	3.1	3.7	0.23
<i>Carex nigra</i>	0.55	0.09			0.02		0.49	
<i>Oxalis acetosella</i>	0.22		0.79			0.08	0.11	
<i>Trientalis europaea</i>	0.01						0.01	
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0.01						0.01	
<i>Juncus filiformis</i>	0.01							
<i>Dryopteris dilatata</i>	0.01							
<i>Picea abies</i>				0.05				

Zastoupení rozlišených typů mikrofytocenóz v blízkosti jednotlivých stromů bylo hodnoceno metodou hlavních komponent (Obr. 9) s cílem zjistit vzájemnou vazbu jednotlivých typů. Ukazuje se, že typy *Avenella flexuosa* a *Oxalis acetosella* se ve zvýšené míře nacházejí v blízkosti těchto stromů, přestože jeden z těchto typů nalézáme mimo krytí korunou stromu a druhý se nachází přímo pod korunou. Výskyt obou typů je slabě korelován s velikostí stromu. Zvýšenou vlhkost stanoviště vyhledávají oba typy *Avenella flexuosa*-*Calamagrostis villosa* a *Luzula sylvatica*, které nalézáme u těchto stromů. Na opačné straně vlhkostního spektra půdy leží typy *Avenella flexuosa*-*Vaccinium myrtillus* a *Nardus stricta*. I v tomto posledním případě se jedná zřejmě o diferenciaci obou typů mikrofytocenóz v závislosti na poloze stromu.

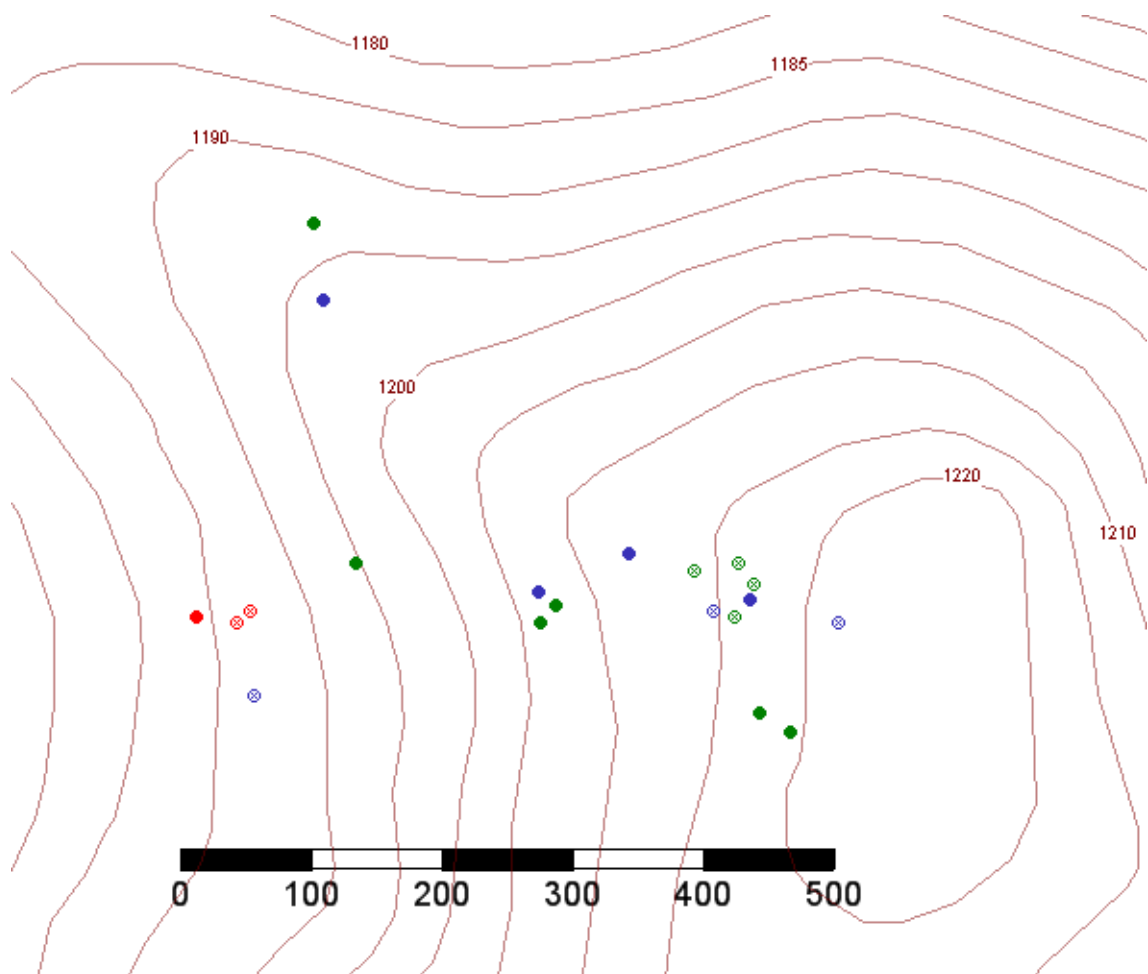
Vzhledem k rozmístění proměnných určujících počet jednotlivých typů mikrofytocenóz v blízkosti stromů (Obr. 9) byl konstruován index C + B1-A0, který dostatečně vystihuje rozdílný charakter vegetace v blízkosti sledovaných stromů. Tento index byl použit pro rozdělení stromů do tří základních tříd (Obr. 10). Ukazuje se, že existuje zákonitě rozmístění rozlišených tříd (a tedy i mikrofytocenóz) v terénu.

Byla též vypočítána pravděpodobnost, že dva typy se budou nacházet v geografickém prostoru vedle sebe a tato pravděpodobnost byla srovnána se skutečně zaznamenaným takovým přechodem. Bylo zjištěno, že některé typy mají agregovaný výskyt, což se týká zvláště typů *Oxalis acetosella* (počet výskytu 16, což je o 11,6 více oproti očekávání), *Luzula sylvatica* (počet výskytu 11, což je o 8,2 více oproti očekávání), *Avenella flexuosa*-*Calamagrostis villosa* (počet výskytu 19, což je o 4,9 více oproti očekávání) a méně zaznamenaných typů *Nardus stricta* (počet výskytu 4, což je o 2,6 více oproti očekávání) a *Calamagrostis villosa* (počet výskytu 3, což je o 2,8 více oproti očekávání). Tento fakt je dán skutečností, že zmíněné typy jsou vázány na určité vlastnosti stanoviště, které se mění v prostoru pomaleji, nežli odpovídá kroku snímkování. Dále byla zjištěna agregace dvou typů ve vzájemné blízkosti, což se týká přechodů *Avenella flexuosa*-*Vaccinium myrtillus* – *Vaccinium myrtillus* (počet výskytu 7, což je o 4,2 více oproti očekávání) a *Avenella flexuosa*-*Vaccinium myrtillus* – *Nardus stricta* (počet výskytu 6, což je o 3,5 více oproti očekávání).

Pokud sledujeme vztah zastoupení jednotlivých typů mikrofytocenóz v okolí jednotlivých stromů a velikostních charakteristik těchto stromů (výška, výčetní tloušťka, průměr koruny), můžeme nalézt statisticky průkazné vztahy k zastoupení jediného typu, kterým je typ *Oxalis acetosella* (korelační koeficienty pro jednotlivé dendrometrické charakteristiky kolísají mezi 0,81 a 0,85), protože jedině tento typ se nachází pouze přímo v prostoru krytém korunou stromů.



Obr. 9. Výsledky metody hlavních komponent (PCA) pro výskyt rozlišených typů mikrofytocenóz v blízkosti jednotlivých stromů. Vyznačena je slabá korelace s velikostí stromu (tree H)



Obr. 10. Rozmístění jedinců *Picea abies* u nichž probíhalo šetření mikrofytocenóz ve vrcholové oblasti Medvědí hory. Značky ⊗ jedinci do 6 m výšky; ● jedinci nad 6 m výšky. Barva podle indexu zastoupení typů mikrofytocenóz: červená -8 až -3, zelená -2 až +2, modrá +2 až +8.

Diskuse

Výše prezentované výsledky potvrzují, že struktura ekosystému se odlišuje od okolních lesů, což je patrné už z hustoty stromů. Na Šumavě se v pásmu přirozeného rozšíření smrku hustota stromů v lesním ekosystému klimaxové smrčiny pohybuje v intervalu 240-565 ha⁻¹ (Vacek et al. 2009), což je v porovnání s množstvím živých jedinců zaznamenaných na ploše B1 řádový rozdíl. Nízký počet vitálních stromů na této lokalitě je zřejmě zapříčiněn kombinací několika faktorů. Jednak porost vznikl spontánní sukcesí na dřívě pasené lokalitě (travní porost tehdy měl původ v systematické pastvě na bývalé pasece; Klečka 1930), přičemž na několika místech byl porost doplňován prosadbami. Sukcese je zřejmě brzděna silnou konkurencí přízemní vegetace, kdy je tvořen hustý drn, který je těžko proniknutelný pro klíčící semenáčky. Drsné klimatické podmínky okolo vrcholu, nepříznivé půdní podmínky, vysychavost stanoviště ve vrcholových partiích a současný tlak spárkaté zvěře lze považovat za další faktory brzdící sukcesí.

Na níže položených plochách již hektarové počty nedosahují tak výrazně snížených hodnot. Největší jedinci, kteří zde rostou, pocházejí pravděpodobně ze zbytků původního lesa, které se nevyplatilo vytěžit, nebo až z doby, kdy se pařezy a těžební zbytky, které na lokalitě zůstaly, dostatečně rozložily a staly se tak vhodným substrátem ke vzházení a odrůstání semenáčků (kromě plochy B6 se chůdovité kořeny objevují na všech plochách). Vzhledem ke konkurenční výhodě vůči přízemní vegetaci a dlouhotrvající sněhové pokrývce (vyplývající z vyvýšeného postavení) a dostatku živin z rozkládajícího se dřeva, odrůstalo na poměrně malé ploše i několik jedinců najednou, což vedlo k tvorbě hloučků tvořených stromy s jednostrannou korunou a často srostlými bázemi kmenů. Plochy B4 a B5 se však zřejmě vyvíjely odlišně od ostatních, totiž jako zapojený les, což je patrné už z hustoty živých stromů, souší, pařezů a pahýlů a v případě plochy B4 také z výšek stromů, které zde dosahovaly největších hodnot, ale zároveň spíše středních tloušťek i ploch korunových projekcí.

Průměrné tloušťky, výšky i korunové projekce jsou velmi variabilní. To je způsobeno rozdílným počtem stromů a zastoupením mladých jedinců na sledovaných plochách (Obr. 4-5). Obecně lze říci, že průměrná tloušťka v poměru k průměrné výšce (štíhlostní koeficient) dosahuje neobvykle vysokých hodnot, což je způsobeno jak solitérním růstem většiny stromů, tak podobností přírodních podmínek s podmínkami v blízkosti horní (alpínské) hranice lesa. Zřejmě ze stejné příčiny, díky absenci opory v okolních jedincích, dochází v nejrůznějších fázích vývoje smrků během zimy ke zlomům terminálů, které způsobují dělení na více kmenů.

Naznačen pravděpodobně různý původ stromů, které se začaly vyvíjet v různých dobách - fázích vývoje ekosystému. To je nejlépe patrné na dvouvrcholovém rozdělení výšek (Obr. 5). Lze tedy předpokládat, že současné porosty se obnovovaly ve dvou vlnách. Hypotéza o vzniku starší generace lesa, následující po vytěžení původního porostu je popsána výše. Pravděpodobně se tímto způsobem se obnovily solitéry velkých dimenzí s výčetní tloušťkou převyšující 40 cm, výškou v intervalu 17-24 m a plochou korunové projekce nad 30 m². Na vzniku mladší generace lesa, zastoupené zejména na ploše B9, se pravděpodobně podílely i podsadby z druhé poloviny 20. století, které ale nebyly příliš úspěšné, neboť docházelo k velké mortalitě sazenic (Zatloukal, ústní sdělení). Jakou měrou se na zastoupení jedinců s výčetní tloušťkou do 20 cm podílejí právě podsadby a z jaké části přirozená obnova, nebude již zřejmě možné rozlišit.

Pro strukturu takto sukcesí vznikajícího lesního ekosystému je typická značná variabilita mikrostanovišť, která má souvislost s diferenciací různých mikrofytocenóz. Z tohoto hlediska je důležité nerovnoměrné clonění půdního povrchu korunami vzrostlých stromů. K diferenciaci přispívá též druhý významný faktor, kterým je přítomnost starých zbytků rozkládajícího se dřeva (často ve formě dlouhodobě zarostlých pařezů jako zbytků po původním porostu).

Závěr

Spontánní sukcesí může vzniknout v oblasti středoevropských klimaxových smrčín lesní ekosystém, který je značně stabilní a to nejen ve vztahu k nepříznivým klimatickým podmínkám (především opakující se silný vítr), ale jeho stromový porost je silně odolný i za podmínek přemnožení lýkožrouta smrkového. Zdá se, že podmínkou je nezapojenost stromového patra, při níž smrk vykazuje specifický habitus se zavětvením kmene až k blízkosti půdního povrchu. Za těchto podmínek má bylinné patro specifické druhové složení, které se podobá společenstvům subalpínských trávníků. Tyto výsledky jsou v souladu s poznatky o vysoké stabilitě druhového složení rostlinných společenstev v blízkosti alpínské hranice lesa (MATĚJKA 2009b; MATĚJKA ET VACEK 2007; MATĚJKA ET MÁLKOVÁ 2010).

Literatura

CHYTRÝ M. (Ed.) (2007): Vegetace České republiky. 1. Travná a keříčková vegetace. Vegetation of the Czech Republic. 1. Grassland and heathland vegetation. - Academia, Praha, 526 p.

KLEČKA A. (1930): Studie o smilkových porostech na pastvinách šumavských. - Sborn. Čs. Akad. Zeměd., Praha, 5: 101-138.

- MATĚJKA K. (1992): Some aspects of the theory of the ecosystem spatial structure. I. Theory. - *Ekológia ČSFR*, 11: 369-377.
- MATĚJKA K. (1999): Monitoring stavu lesů v Národním parku Šumava - zpracování dat do roku 1999. Ms. [Depon in: IDS Praha & IFER Jílové u Prahy; www.infodatasys.cz] 31p. + append.
- MATĚJKA K. (2008): Vývoj počasí na Šumavě. - URL: <http://www.infodatasys.cz/sumava/klima.htm>.
- MATĚJKA K. (2009a): Nápopěda k programu DBreleve / DBreleve program help. - URL: http://www.infodatasys.cz/software/hlp_dbreleve/dbreleve.htm
- MATĚJKA K. (2009b): Long-term vegetation dynamics in the mountain forests of the Czech Republic. - URL: http://www.infodatasys.cz/presentation_en/Zurich2009.htm
- MATĚJKA K., MÁLKOVÁ J. (2010): Long-term dynamics of plant communities in subalpine and alpine zone of the Eastern Giant Mountains. - *Opera Corcontica* 47, Suppl. 1: 123-138.
- MATĚJKA K., VACEK S. (2007): Příklady dynamiky lesních ekosystémů a jejich hodnocení. In: Křižová E., Ujházy K. (eds.), *Dynamika, stabilita a diverzita lesných ekosystémov*. - TU vo Zvolene, Zvolen, p. 7-13.
- REBETEZ M., MAYER H., DUPONT O., SCHINDLER D., GARTNER K., KROPP J. P., MENZEL A. (2006): Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis. - *Ann. For. Sci.* 63: 569-577.
- VACEK S., KREJČÍ F., MATĚJKA K., PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., ULBRICOVÁ I., ZATLOUKAL V., SIMON J., MINX T., JANKOVSKÝ L., TURČÁNI M., LEPŠOVÁ A., STARÝ J., VIEWEGH J., BEDNAŘÍK J., MALÍK K., BÍLEK L., ŠTÍCHA V., SEMELOVÁ V., VOKOUN J., MIKESKA M., PRAUSOVÁ R., EŠNEROVÁ J., MÁNEK J., KUČERA A., VOJTĚCH O., JAKUŠ R., KOZEL J., MALÍK V., VOJTÍŠEK R., BALÁŠ M. (2009): *Lesní ekosystémy v Národním parku Šumava a jejich management. Druhé, aktualizované vydání* - Lesnická Práce, Kostelec nad Černými Lesy, 512 p.
- WARD J. H. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. - *Journal of the American Statistical Association*, 58(301): 236-244.