

Význam a funkce tlejícího dřeva v horských lesích v NP Šumava

Miroslav Svoboda ¹⁾, Václav Pouska ²⁾

¹⁾ Česká zemědělská univerzita, Fakulta lesnická a dřevařská, Katedra pěstování lesa, svobodam@fld.czu.cz

²⁾ Jihočeská univerzita, Přírodovědecká fakulta, Katedra botaniky

1. Úvod

Staré stromy a tlející dřevo ve všech svých formách jsou jedním ze základních strukturálních znaků původních lesů střední Evropy. Přítomnost starých živých, stojících rozpadajících se suchých stromů a tlejícího ležícího dřeva je na první pohled jedním z hlavních rozdílů mezi lesem původním a lesem hospodářským. Zatímco v původních lesích se nalézá v závislosti na fázi vývoje až několik stovek m³ tlejícího dřeva na hektar, v hospodářských lesích je objem tlejícího dřeva minimální. Podle výsledků inventarizace lesa se v ČR vyskytuje průměrně 6,7 m³ ležícího tlejícího dřeva (hroubí) na hektar. Převážná část tohoto tlejícího dřeva se vyskytuje v mladých porostech (slabá hmota) a v lesích na území národních parků nebo lesů ochranných.

Jedna z nejvíce diskutovaných funkcí tlejícího dřeva je jeho vztah k biologické diversitě různých druhů organismů v lesních ekosystémech. Podle nejrůznějších studií je 30-40 % všech organismů žijících v lese závislých na tlejícím dřevě ve všech jeho formách. Absence těchto základních strukturálních znaků v lese má za následek vymizení těchto skupin organismů z lesa a následně pokles biologické diversity. Nízké množství tlejícího dřeva a starých stromů v lesích není jen problém Česka. Obecně všechny lesnický rozvinuté země střední a západní Evropy mají s tímto fenoménem problém. Obecně je možno konstatovat, že čím vyspělejší lesní hospodářství v dané zemi, tím menší je množství tlejícího dřeva v lese. Souvisí to pravděpodobně s intenzitou a organizovaností lesního hospodářství, tradiční péčí o sanitární čistotu lesa jako jednoho z předpokladů úspěšného hospodaření a také vysokým konzervatismem lesního hospodářství v některých zemích.

Velmi důležitým faktem, který je nutno si uvědomit, je, že tradičně pojaté přírodě blízké hospodaření nezajistí z biologického hlediska dostatečné množství tlejícího dřeva v lese. Například ve Švýcarsku, které je tradičně považováno za jednu ze zemí z nejvyspělejších lesním hospodářství a kde je v lesním zákoně definován princip přírodě blízkého hospodaření se objem tlejícího dřeva v lesích pohybuje na stejné úrovni jako v Česku. Se zvyšujícím se významem ostatních funkcí lesa by přístupy přírodě blízkého hospodaření měly implementovat problematiku týkající se obecně biodiverzity a tlejícího dřeva. Zatímco ale v některých evropských zemích se začal tento problém řešit, v Česku jsme stále na začátku. Z tohoto důvodu je nutné udělat všechny kroky, které povedou ke zvýšení množství tlejícího dřeva a starých stromů v našich lesích. Tyto kroky by se měly lišit v závislosti na typu vlastnictví lesa (lesy státní versus soukromé) a hlavními cíli managementu (lesy hospodářské, ochranné a zvláštního určení). Zvláštní pozornost by měla být věnována lesům, které jsou v režimu ochrany přírody nebo spadají do sítě NATURA 2000.

Cílem této studie je upozornit na význam a funkci tlejícího dřeva v horských lesích střední Evropy, prezentovat dílčí výsledky týkající se tlejícího dřeva na území NP Šumava a oblasti Trojmezenského pralesa a diskutovat management, případně navrhnout některé zásady managementu tlejícího dřeva v NP Šumava. Z tohoto důvodu je tato studie rozdělena do několika částí. První část této studie prezentuje krátký souhrn současných znalostí o významu a dynamice tlejícího dřeva v lesích, v druhé části jsou prezentovány výsledky o charakteru tlejícího dřeva v Trojmezenském pralesi, v další části jsou prezentovány údaje o tlejícím dřevě v NP Šumava a je zde diskutován rozdíl v charakteru tlejícího dřeva mezi lesem hospodářským a lesem přírodním nebo pralesem a v poslední části je diskutován management tlejícího dřeva.

2. Význam a funkce tlejícího dřeva v lesních ekosystémech

2.1 Význam tlejícího dřeva

Tlející dřevo je důležitou, ale často opomíjenou součástí terestrických a vodních ekosystémů (HARMON et al. 1986). Stojící suché stromy a ležící tlející dřevo na povrchu lesní půdy jsou přirozenou a důležitou součástí původních lesů. Mnohé studie ukázaly, že tlející dřevo hraje důležitou roli při vytváření biotopů pro různé druhy organismů v terestrických ekosystémech a tak významně ovlivňuje a udržuje jejich biodiverzitu (FRANKLIN et al. 1981; MASER & TRAPPE 1984; HARMON et al. 1986; MASER et al. 1988; HANSEN et al. 1991; OHLSON et al. 1997; KRUYSS et al. 1999; KRUYSS & JONSSON 1999). Množství tlejícího dřeva, jeho dynamika a struktura byly studovány v různých částech světa. Většina nejznámějších studií pochází z boreální zóny severní Evropy a temperátní a boreální zóny USA a Kanady. Množství studií pocházejících z jiných regionů světa ale neustále vzrůstá, např. Rusko (HARMON et al. 2000; KRANKINA et al. 2002) nebo Čína (HARMON & CHEN 1991). V oblasti střední Evropy je ale stále nedostatek informací o struktuře, dynamice, časových a prostorových znacích tlejícího dřeva. Nejsou dostatečně známé rozdíly v charakteru tlejícího dřeva v hospodářských a přírodních lesích střední Evropy (JONSSON 2000; SIITONEN et al. 2000, HOLEKSA, 2001).

Významem odumřelé dřevní hmoty v lesních ekosystémech se již zabývalo mnoho autorů a jednotlivé ekologické funkce tlejícího dřeva byly detailně analyzovány např. v práci STEVENS (1997). Podle velkého počtu různého druhu studií lze ekologický význam tlejícího dřeva v lesních ekosystémech rozdělit do několika základních funkcí:

- udržování produktivity lesních porostů,
- vliv na různorodost a strukturu biotopů a biodiverzitu lesního ekosystému,
- ovlivnění tvaru, funkce a struktury vodních toků a morfologie svahů v lesních porostech,
- ovlivnění dlouhodobého koloběhu uhlíku v lesních ekosystémech.

Význam jednotlivých funkcí tlejícího dřeva se samozřejmě liší podle typu a stavu lesního ekosystému, způsobu obhospodařování a klimatických podmínek. V následující části jsou detailněji rozebrány některé ekologické funkce, které může mít tlející dřevo v lesních porostech.

2.1.1 Vztah tlejícího dřeva a produktivity lesních porostů

V závislosti na klimatických podmínkách a na typu a stavu lesních ekosystémů, tlející dřevo může ovlivnit následujícím způsobem produktivitu lesních porostů:

- ovlivnění množství organické hmoty v půdě,
- ovlivnění množství a kvality organismů podílejících se na rozkladu organické hmoty,
- ovlivnění půdní vlhkosti (v suchých periodách může sloužit tlející dřevo jako útočiště pro půdní organismy),
- poskytnutí biotopu pro symbiotické a dusík vázající bakterie,
- významný zdroj živin pro lesní ekosystémy,
- důležitý substrát pro obnovu lesních dřevin,
- ovlivnění půdních procesů jako např. okyselování půd či podzolizace.

Akumulace a rozklad tlejícího dřeva na půdním povrchu a v půdním profilu jsou těsně spjaty s cyklem živin (GREEN et al., 1993). Omezený výskyt nebo nedostatek tlejícího dřeva v lesních porostech může přirozený cyklus živin výrazně narušit. Některé druhy půdních organismů podílejících se na rozkladu organické hmoty jsou na výskytu tlejícího dřeva značně závislé. Nedostatek tlejícího dřeva v lesních porostech může způsobit jejich vymizení a negativně tak ovlivnit cyklus živin (SANIGA a SCHUTZ, 2001). Akumulace velkého množství tlejícího dřeva v původních lesích je jednou z hlavních příčin odlišného cyklu živin v hospodářských lesích v porovnání s lesy původními (FRANKLIN et al., 1981). Biologická aktivita, vodní režim a sorpční komplex (obsah organické hmoty v půdě) lesních půd jsou výrazně ovlivněny s klesajícím množstvím tlejícího dřeva v lesních ekosystémech. Význam tlejícího dřeva pro přirozenou obnovu lesních dřevin je také obrovský. Především v horských lesích na některých stanovištích je obnova smrku ztepilého vázána převážně na tlející dřevo (SVOBODA a POUŠKA, 2008). Význam rozkládajícího se tlejícího dřeva pro vývoj kořenů a ektomykorhiz semenáčků byl řešen v rámci projektu probíhajícího na území NP Šumava (LEPŠOVÁ 2001). Biologická rozmanitost ektomykorhizních hub v lesních půdách je zmiňována ve vztahu k zdravotnímu stavu lesních ekosystémů (STEVENS 1997). Ačkoli nebyl prokázán přímý vztah mezi zhoršeným zdravotním stavem lesních ekosystémů a sníženou ektomykorhizní aktivitou, zdravé lesní porosty obvykle vykazují vyšší rozmanitost druhů ektomykorhizních hub v lesních půdách.

2.1.2 Biologická diversita a různorodost stanoviště ve vztahu k výskytu tlejícího dřeva v lese

Závislost biologické rozmanitosti rostlin a živočichů na tlejícím dřevě patří pravděpodobně k nejznámější a některými autory považovanou za nejvýznamnější funkci tlejícího dřeva. V původních lesích se vyvinula během jejich fylogenetického vývoje široká škála ekologických vztahů, kdy jednotlivé části lesního ekosystému jsou vzájemně závislé. Tlející dřevo je toho příkladem.

Pokles zastoupení tlejícího dřeva v lesních porostech může vést k vymizení velkého množství organismů z lesních ekosystémů. Dřevní hmota padlých kmenů, která zůstává v přírodních lesích na půdním povrchu, kde dochází k její dekompozici a tím ke značnému ovlivnění biotopu, v hospodářských lesích chybí. Výsledkem akumulace tlejícího dřeva v přírodních lesích je vytváření nejrůznějších typů biotopů značné diversity, což je přirozený dynamický proces, směřující proti vytváření homogenních stanovišť. Tak vzniká velká druhová diversita a vytváří se mozaikovitá struktura, v nichž jsou nejrůznější životní podmínky pro značné množství organismů s různými ekologickými nároky. Tyto přírodní procesy jsou však v hospodářských lesích téměř nebo zcela zastaveny. OHLSON et al. (1997) uvádí, že přítomnost a množství tlejícího dřeva v lese byl nejdůležitější faktor ovlivňující biodiverzitu lesů ve Švédsku. Výskyt velkého množství druhů vyšších rostlin, mechů, lišejníků a hub byl přímo závislý na množství a přítomnosti tlejícího dřeva v lese. Význam tlejícího dřeva pro existenci a přežívání velkého množství druhů menších savců, ptáků a členovců v lesních ekosystémech byl také prokázán v mnoha studiích (STEVENS 1997; SPETICH, 2002; FRANKLIN et al., 1981). V hospodářských lesích je výskyt a přežívání některých druhů hmyzu a nižších organismů (půdní bakterie, aktinomycety a houby) umožněn a přímo závislý na přítomnosti tlejícího dřeva.

2.1.3 Vztah tlejícího dřeva a geomorfologie povrchu lesních půd a malých vodních toků

Mechanické a fyzikální vlastnosti tlejícího dřeva velkých dimenzí významným způsobem ovlivňují geomorfologii lesních půd a malých vodních toků v lesních ekosystémech (STEVENS, 1997). Na povrchu lesních půd odumřelá dřevní hmota přispívá k:

- zvýšení stability svahů,
- zvýšení stability půdního povrchu, prevence půdní eroze a kontrola povrchového odtoku,
- ovlivnění charakteru malých vodních toků v lesních porostech,
- obzvláště na prudkých svazích může mít tlející dřevo velký význam při stabilizaci půdy, kontrole povrchového odtoku unášející půdní částice a organickou hmotu na půdním povrchu.

2.2 Dynamika tlejícího dřeva - popis systému

2.2.1 Mortalita živých stromů - zdroj tlejícího dřeva v ekosystému

Vznik tlejícího dřeva v ekosystému začíná mortalitou živých stromů. Mortalita živých stromů je závislá na stavu a struktuře daného lesního porostu a disturbancích, které způsobují mortalitu živých stromů. V porostech, které se nachází v ranných fázích sekundární nebo cyklické sukcese bude mortalita živých stromů způsobena především kompeticí odrůstajícího stromového patra. V porostech v pozdních fázích sekundární nebo cyklické sukcese budou mít největší vliv na mortalitu stromů hlavního stromového patra různé druhy disturbancí. V závislosti na fázi vývoje daného porostu se budou také lišit dimenze tlejícího dřeva, které vstupuje do ekosystému. V případě raných fází sekundární a cyklické sukcese jsou to především stromy slabších dimenzí, které odumírají a vytvářejí tlející dřevo ve formě stojících souší nebo ležícího tlejícího dřeva. Tlející dřevo ve formě souší a ležícího tlejícího dřeva silných dimenzí vstupuje do ekosystému v pozdějších fázích vývoje, kdy současné hlavní stromové patro dosahuje objemového maxima.

Na převládajícím režimu disturbancí v konkrétním daném porostu závisí forma a charakter přítomného tlejícího dřeva. V ekosystémech, kde je hlavním faktorem narušení vítr, bude tlející dřevo v závislosti na převládající dřevině, vývojové fázi porostu, charakteru stanoviště (půdní podmínky, topografie atd.), síle a typu větru tvořeno vývraty případně zlomy. V případě, že hlavními narušujícími faktory jsou houby nebo hmyz, charakter a forma tlejícího dřeva vytvářeného v porostu se bude lišit. Mortalita stromů způsobená expanzí některého druhu hmyzu vytváří v ekosystému v závislosti na intenzitě narušení velké množství stojících souší soustředěných na jedné lokalitě. Tyto stojící souše jsou současně nebo následně osidlovány dřevo-rozkladnými houbami, které způsobí lámání souší a vznik ležícího tlejícího dřeva. Na rozdíl od vývratů ale má takto vzniklé ležící tlející dřevo jiné kvalitativní vlastnosti, protože např. kůra a většina jemné větve z koruny opadaly v době kdy strom stál jako souše. Rozdílné kvalitativní vlastnosti má i tlející dřevo vzniklé po odumření stromu v důsledku ataku nějakého druhu houbového patogena. Některé druhy hub způsobí pouze oslabení stromu v kořenové, bazální nebo korunové části. Strom poté následně snadněji podlehne působení větru a láme se nebo vyvrací podle toho, která část stromu byla napadena. Některé druhy hub ale mohou způsobit přímo odumření stromu a vytvářet tak tlející dřevo ve formě stojících souší. Interakce mezi jednotlivými typy disturbancí je dalším důležitým faktem, který je nutno vzít v úvahu při posuzování a studování procesu vytváření tlejícího dřeva v ekosystému. Spolupůsobení mezi jednotlivými typy narušení při vytváření tlejícího dřeva je charakteristickým znakem mnoha ekosystémů. Např. interakce mezi narušením větrem a poškozením kořenů, kmene nebo koruny dřevo-rozkladnými houbami je typickým příkladem.

Znalost způsobu a procesu jakým dochází ke vstupu a vytváření tlejícího dřeva v ekosystému je nezbytným předpokladem k porozumění všech zásadních funkcí, které tlející dřevo má v lesním ekosystému. Zejména v případě vztahu tlející dřevo - biologická diverzita je znalost procesu vytváření kvalitativních a kvantitativních charakteristik tlejícího dřeva nezbytná pro pochopení funkce tlejícího dřeva jako substrátu nutného pro přežívání všech druhů organismů na tlejícím dřevě závislých. U mnoha druhů organismů totiž nezáleží pouze na množství tlejícího dřeva, ale také na jeho formě.

2.2.2 Model tlejícího dřeva na úrovni porostu a krajiny

Cyklus tlejícího dřeva na úrovni porostu a krajiny přímo souvisí s dynamikou stromového patra daného lesního ekosystému. Existují dva základní modelové příklady dynamiky lesa a tedy i cyklu tlejícího dřeva v ekosystému. (A) První model popisuje stav, kdy se lesní ekosystém i na relativně malých plochách (řádově desítky hektarů) nalézá v relativně rovnovážném stavu (stav autoregulace). Rovnovážný stav znamená, že procesy odumírání hlavního stromového patra a procesy dorůstání nové generace stromů jsou v rovnováze i na malých plochách (desítky hektarů). K rozpadu hlavního stromového patra dochází na malých ploškách (max. 1 až 2 ha v závislosti na typu lesa) a v rámci celého porostu jsou jednotlivé růstové fáze vývoje lesa v rámci sekundární nebo cyklické sukcese v rovnováze. V takovémto typu ekosystému množství tlejícího dřeva na jedné lokalitě kolísá v závislosti na typu růstové fáze, ale už na ploše několika desítek hektarů se cyklus tlejícího dřeva nachází v rovnováze; tzn. množství tlejícího dřeva mírně kolísá kolem určité stabilní hranice. Ve střední Evropě byl tento typ modelu dynamiky lesního ekosystému popsán v práci např. KORPELA (1995).

(B) Druhý model popisuje naopak stav, kdy se lesní ekosystém nenachází v rovnováze na plochách ani řádově několika desítek nebo stovek hektarů. Různé typy disturbancí působí na lesní ekosystém s takovou intenzitou (měřítko prostorové a časové), že nedovolí danému ekosystému tohoto rovnovážného stavu (stavu autoregulace) dosáhnout. Cyklus tlejícího dřeva v rámci porostu potom bude pevně spjat cyklem růstových fází vývoje lesa v rámci sekundární sukcese. Charakter tlejícího dřeva (množství a dimenze) bude ovlivněn charakterem stromového patra na konkrétní lokalitě. Podobně jako v případě stromového patra, i v případě tlejícího dřeva nebude dosaženo rovnovážného stavu a množství a charakter tlejícího dřeva se bude výrazně měnit v rámci daného lesního ekosystému i krajiny v závislosti na převažujícím typu růstové fáze vývoje lesa. Cyklus tlejícího dřeva by potom v takovémto typu lesního ekosystému byl výrazně variabilní a silně by závisel na režimu narušení a stavu aktuálního lesního porostu. Rovnovážného stavu v charakteru a množství tlejícího dřeva by potom nebylo dosaženo na úrovni porostu, ale až na úrovni krajiny, ve které by byly zastoupeny všechny růstové fáze vývoje lesa s charakteristickým stavem tlejícího dřeva. Tyto dva prezentované modely cyklu tlejícího dřeva v rámci lesního ekosystému představují dva teoretické protichůdné modely. Dynamika konkrétního lesního ekosystému v podmínkách střední Evropy bude pravděpodobně mnohem složitější a bude zahrnovat kombinaci obou modelů v závislosti na charakteru lesního ekosystému, charakteru stanoviště a režimu narušení.

Znalost přirozeného cyklu tlejícího dřeva v přírodním ekosystému na úrovni porostu a krajiny je opět nutným předpokladem k porozumění role tlejícího dřeva v lesním ekosystému. Tlející dřevo, které slouží jako substrát pro existenci různých druhů organismů je silně dynamickou složkou lesního ekosystému. Existují různé strategie pomocí kterých se organismy vyrovnaly s touto časoprostorovou proměnlivostí v charakteru a množství tlejícího dřeva. Přesto pokud dojde k narušení přirozeného cyklu tlejícího dřeva v konkrétním typu ekosystému, může to pro mnohé druhy znamenat vážné ohrožení jejich existence.

2.2.3 Rozklad tlejícího dřeva

Proces rozkladu tlejícího dřeva je závislý na několika faktorech:

- dřevina, rozměry (délka a průměr), třída rozkladu a forma tlejícího dřeva,
- příčina odumření stromu (různé typy disturbancí, forma mortality - vývrat nebo zlom),
- množství biologické aktivity na lokalitě a v tlejícím dřevě,
- lokálních stanovištních a klimatických podmínkách,
- režimu narušení.

Výsledný proces rozkladu tlejícího dřeva je výsledkem několika dílčích procesů jako je respirace, biologická transformace, vyplavování, fragmentace a zvětrávání. Během respirace mikroorganismy transformují uhlík vázaný ve dřevě do oxidu uhličitého. Dřevo-rozkladné houby zároveň rozkládají celulózu a lignin. Během biologické transformace mikroorganismy a bezobratlí využívají pro své metabolické procesy organické látky vázané ve dřevě. Voda ve formě srážek dopadá na povrch tlejícího dřeva, prochází jím a vyplavuje ve vodě rozpustné látky. Fragmentaci lze rozdělit na dvě části. K fyzikální fragmentaci dochází během nebo po pádu souše na půdní povrch, v důsledku pádu dalších souší a během cyklu zmrznutí a rozmrzání, který vytváří praskliny v tlejícím dřevě. K biologické fragmentaci dochází v důsledku činnosti mikroorganismů, hub, hmyzu, obratlovců, ale i kořenů rostlin, které obsazují nově vznikající substrát. Konečně proces zvětrávání tlejícího dřeva je výsledkem působení látek, které jsou transportovány atmosférou a reagují s povrchem tlejícího dřeva.

Intenzita rozkladu tlejícího dřeva je většinou vyjádřena pomocí jednoduchého negativního exponenciálního modelu. Konstanta intenzity rozkladu k může být odvozena pomocí různých technik, jejichž cílem je zjistit změny v objemu a hustotě dřeva. Model většinou předpokládá, že intenzita rozkladu se v čase nemění a tlející dřevo je homogenní po celé své délce. Ve skutečnosti, se ale intenzita rozkladu v čase mění a záleží na:

- klimatu,
- dřevině,
- rozměrech tlejícího dřeva (délka, průměr),
- třídě rozkladu,
- pozici (dotyk s půdou),
- hlavním procesem rozkladu (fragmentace, respirace, vyplavování),
- stanovištních podmínkách.

Reálný model rozkladu tlejícího dřeva by musel vzít v úvahu všechny tyto faktory a složitější statistické nebo matematické modely by musely být použity k modelování reálného průběhu rozkladu tlejícího dřeva. Ke zjištění intenzity rozkladu se používají různé metody. Mezi nejznámější patří metody založené na dendrochronologickém přístupu, metody časové posloupnosti, časové řady s opakovaným měřením a dlouhodobý monitoring. Dendrochronologický přístup je založený na exaktním stanovení stáří (doby odumření) tlejícího dřeva. Stáří tlejícího dřeva se poté vztahuje k různým parametrům, jako je např. třída rozkladu, dřevina, rozměry atd. Metoda časové posloupnosti a srovnávání používá porovnání několika lokalit, na kterých se charakterizuje stav tlejícího dřeva (kvantita a kvalita) a tyto lokality se pak porovnají mezi sebou. V případě této metody je ale nutné znát přesnou dobu, kdy došlo k působení dané disturbance a ke vzniku tlejícího dřeva. Pomocí časových řad se sledují změny v objemu a hustotě během kratšího období a vztahují se k jednotlivým třídám rozkladu. Tato metoda

většinou podhodnocuje konstantu rozkladu k , protože nezachycuje procesy fragmentace a biologické transformace. V rámci dlouhodobého monitoringu se sledují změny v objemu nebo hustotě dřeva delší období (desítky let) na několika různých lokalitách v různých stanovištních podmínkách. Opakované měření různých charakteristik tlejícího dřeva následně umožní výpočet změn objemu nebo hustoty v různou dobu a zároveň zahrnuje vliv všech faktorů, jako je např. dekompozice různých částí stromu (kůra, běl, jádro) nebo změny v charakteru tlejícího dřeva díky fragmentaci. K výpočtu změn objemu (hustoty) tlejícího dřeva se používá následující vztah:

$$V_t = V_0 e^{-kt},$$

kde V_0 je počáteční objem (hustota), V_t je objem (hustota) v čase t a k je konstanta rozkladu dřeva.

2.2.4 Rozklad tlejícího dřeva působením dřevo-rozkladných hub

Rozklad dřeva obvykle probíhá tak, že parazitické houby napadají živé stromy a některé pak mohou v odumřelém stromě dál žít jako saproparazité, dokud nevyčerpají dostupné živiny, nebo nejsou vytlačeny dalšími specializovanými houbami. Pokud strom uschne bez přičinění parazitů, je proces velmi podobný. V živých stromech jsou často přítomné vřeckovýtrusé endofytní houby. Jejich rozvoj začíná až se stárnutím, zastíněním, nebo jiným poškozením listů nebo větví, takže se chovají jako parazité až v odumírajících částech a podílí se na jejich odpadávání. Ve zdravých stromech mají spíše roli symbiontů, protože brání vstupu agresivních parazitů (KOWALSKI et KEHR 1997). Houby osidlující dřevo v prvním sledu již během odumírání stromů využívají snadno dostupné látky z cytoplasmy buněk. Tyto druhy jsou vystřídány houbami, které rozkládají především buněčné stěny, což se děje činností specifických do dřeva vylučovaných enzymů hydrolytické nebo oxidázové povahy. Tyto houby, nejčastěji stopkovýtrusé, se podle způsobu výživy rozdělují na lignivorní, způsobující rozkladem dřeva bílou hnilobu, a celulózovorní, způsobující hnědou hnilobu (RYPÁČEK 1957). Houby znatelně mění nejen chemické složení dřeva, ale celou jeho vnitřní strukturu. Ve dřevě rozkládaném těmito dvěma skupinami hub jsou nápadné rozdíly. Vřeckovýtrusé houby způsobují měkkou hnilobu (RAYNER et BODDY 1988). Podrobný přehled všech typů hnilob dřeva podává např. SCHWARZE et al. (2000).

Množství tlejícího dřeva závisí na jeho přísunu z odumírajících stromů a na rychlosti, s jakou se stává součástí půdy. V boreálních lesích se roční úbytek hmotnosti smrkového dřeva pohybuje mezi 0,5 a 5,9 % (TARASOV et BIRDSEY 2001, NÆSSET 1999a). Práce se však rozcházejí v závěru o rychlosti rozkládání v závislosti na průměru dřeva. HARMON et al. (2000) udávají, že rychlost rozkladu dřeva v mnoha případech neroste s teplotou a liší se podle dalších vlivů klimatu, zejména vlhkosti. Velké srážky v teplejších oblastech mohou způsobit pokles rozkladu smrkového dřeva (HARMON et al. 1986). Na počátku rozkladu je u smrku lagová fáze, která trvá jeden až tři roky (TARASOV et BIRDSEY 2001) nebo pět let (NÆSSET 1999b, HARMON et al. 2000) a o dalším rozkladu se předpokládá, že biomasa ubývá exponenciálně a relativní rychlost rozkladu se nemění. HARMON et al. (2000) uvádějí, že v závěrečné fázi (která trvá několik desítek let) rozklad pravděpodobně plynule pokračuje, pokud je způsobován houbami bílé hniloby, nebo se zpomalí (k asymptotě), když dřevo podlehló hnědé hnilobě.

V případě smrku, kmen o průměru 20-40 cm ztratí 85 % hmotnosti za 60 let (TARASOV et BIRDSEY 2001). Rozklad smrkových kmenů v Tatrách trvá více než 100 let (ZIELONKA et NIKLASSON 2001). V Krkonoších VACEK (1982) zjistil stáří u vývratů až 145 let, u zlomů v patě až 80 let a u kmenových zlomů až 35 let. Ve většině případů, kromě vývratů, však rozklad před zlomením už nějakou dobu probíhal.

Kůra (borka) dlouho odolává rozkladu, zejména pokud je celistvá, např. při vyvrácení živého stromu. Rozklad vnitřní lýkové části probíhá mnohem rychleji než rozklad vnější korkové vrstvy. Souvislé, téměř nedotčené pláty kůry mohou vydržet až 55 let (VACEK 1982). RENVALL (1995) uvádí, že kůra vydržela na smrkových ležících kmenech dlouho přes 30 let. 85 % hmotnosti ztratí kůra za 112 let (TARASOV et BIRDSEY 2001). Rozkladu kůry brání hlavně obsah tříslovin, suberinu a některých dalších látek (RYPÁČEK 1957). Lišejníky do určité míry brání rozkladu kůry i vrchní vrstvy dřeva, protože některé jejich metabolity působí na růst hub alelopaticky (Rypáček 1957). U stromů smrku napadených lýkožroutem smrkovým je však situace značně odlišná, protože kůra může začít opadávat už od prvního roku po napadení, kdy je Jehličí ještě zelené.

2.2.5 Důležitost a biologická diversita hlavních druhů hub podléjících se na rozkladu tlejícího dřeva

Tlející dřevo je jedním z klíčových faktorů biologické diversity lesních ekosystémů (HARMON et al. 1986; KRUYSS & JONSSON 1999; MATTIS & JONSSON, 2001; LEŠOVÁ 2008). Následkem intenzivního lesnického hospodaření v minulých dvou stoletích, se množství tlejícího dřeva v lesích Evropy výrazně snížilo. Jako důsledek mnoho druhů hub závislých na tlejícím dřevě je v současnosti považováno za minimálně silně ohrožené (SVERDRUP-THYGESON & LINDENMAYER 2003; STOKLAND & KAUSERUD 2004). Na druhou stranu stále ještě neexistuje dostatek informací o přímých nebo nepřímých efektech lesního hospodářství na četnost a dynamiku hub závislých na tlejícím dřevě (RENVALL 1995; LINDBLAD 1998). Studium těchto druhů hub je důležité nejen z hlediska biologické diversity, ale také z hlediska dynamiky rozkladu dřeva. Dřevo-rozkládající houby jsou hlavním rozkladačem tlejícího dřeva a jejich druhová skladba silně ovlivňuje intenzitu a průběh procesu

rozkladu dřeva (ČERNÝ 1989). Z důvodu existence úzkého vztahu mezi tlejícím dřevem a dřevo-rozkládajícími houbami je nutné jejich další studium. Obzvláště když je zřejmé, že například v horském smrkovém lese různé druhy hub mohou způsobovat různé typy hnilob s odlišným průběhem procesu rozkladu dřeva a následně tak ovlivnit např. vhodnost tlejícího dřeva jako substrátu pro uchycení semenáčků smrku.

2.3 Důležitost kvalitativních charakteristik tlejícího dřeva

Z hlediska významu tlejícího dřeva pro všechny složky lesního ekosystému je zřejmé, že nejen kvantitativní charakteristiky (objem, počet) tlejícího dřeva, ale také kvalitativní charakteristiky mají zásadní význam (FRIDMAN & WALHEIM 2000; STURTEVANT et al. 1997). Různé kvalitativní charakteristiky tlejícího dřeva (stáří tlejícího dřeva, rozměry, dřevina, pozice vzhledem k povrchu, stupeň rozkladu) zásadně ovlivňují roli tlejícího dřeva jako faktoru ovlivňujícího biologickou diversitu v lese. Z toho důvodu je nutné porozumět procesu přirozeného cyklu tlejícího dřeva v lesích střední Evropy (HOLEKSA 2001), protože pouze přirozený cyklus tlejícího dřeva v přírodních ale i hospodářských lesích zajistí zachování a obnovení biologické diversity našich lesů.

Proces rozkladu dřeva různých druhů dřevin v přírodních i hospodářských lesích byl studován v mnoha zemích světa. Ve střední Evropě až na několik výjimek dosud neexistují komplexní studie hodnotící proces rozkladu tlejícího dřeva běžných dřevin střeoevropských lesů. Proces rozkladu např. smrku (*Picea abies* (L.) Karst.) byl studován hlavně v boreálních lesích Skandinávie (NAESSET 1999a; JONSSON 2000; KRUYSS et al. 2002; STORAUNET & ROSLSTAD 2002) a severního Ruska (KRANKINA & HARMON 1995; HARMON et al. 2000). Výsledky těchto různých studií, popisujících proces a dobu rozkladu smrkových souší a ležícího tlejícího dřeva, se podstatně lišily. Pro tyto rozdíly mezi jednotlivými studiemi zatím neexistuje jasné vysvětlení (STORAUNET & ROSLSTAD 2002). V horských lesích střední Evropy existuje zatím omezený počet studií, jako jsou studie z polské části Babí Hory (ZIELONKA 2006a, 2006b).

Podle výsledků různých studií trvá rozklad ležícího smrkového dřeva v přírodních lesích od 40 do 100 let (HOFGAARD 1993; NAESSET 1999b; JONSSON 2000; KRUYSS et al. 2002; STORAUNET & ROLSTAD 2002; ZIELONKA 2006b). Tyto studie také označily některé důležité faktory, které mohou ovlivnit proces rozkladu tlejícího dřeva a přesnost zjištěných výsledků. Proces rozkladu probíhá jiným způsobem v případě stojících smrkových souší v porovnání s ležícími smrkovými kmeny (STORAUNET & ROLSTAD 2002). Podle KRUYSS et al. (2002) ale žádný takový rozdíl neexistuje. V důsledku toho je zřejmé, že stupně rozkladu běžně používané k nepřímému popisu rozkladu tlejícího dřeva spíše odpovídají periodě, která uplynula od pádu souše než okamžiku odumření stromu. Dále bylo zjištěno, že podmínky před odumřením stromu a podmínky, za kterých došlo k odumření stromu, hrají důležitou roli v procesu dalšího rozkladu dřeva (KRANKINA & HARMON 1995). Strom, který odumřel v důsledku narušení hmyzem, může zůstat stát jako souše po relativně dlouhou dobu, zatímco strom atakovaný houbovým patogenem se může zlomit či vyvrátit v relativně krátké době po odumření (STORAUNET & ROLSTAD 2002). Z tohoto důvodu je nutné další stadium dynamiky tlejícího dřeva v lesích. Bez těchto základních poznatků nebude možné získat věrohodná data o procesu rozkladu tlejícího dřeva a modelovat dynamiku tlejícího dřeva na úrovni porostu a krajiny (HARMON 2001).

2.4 Význam tlejícího dřeva jako substrátu pro klíčení a odrůstání semenáčků dřevin

V některých typech jehličnatých lesů je klíčení semen a odrůstání semenáčků vázáno na ležící tlející kmeny (HARMON et al. 1986). Tento fenomén byl popsán jak v boreálních tak temperátních lesích (HARMON & FRANKLIN; 1989; SZEWCZYK & SZWAGRZYK 1991). Úzké spojení mezi semenáčky stromů a tlejícím dřevem indikuje, že uchycení a odrůstání stromů může být limitováno rozsahem tlejícího dřeva (HARMON 1987; HARMON 1989). Ležící tlející dřevo tak může hrát klíčovou roli v dynamice boreálních a temperátních lesů. Ačkoli v přírodních lesích se na povrchu půdy nalézají velké množství tlejícího dřeva, ne všechny padlé kmeny jsou vhodné pro uchycení semenáčků. Kvalitativní parametry tlejícího dřeva výrazně ovlivňují klíčení semen a odrůstání semenáčků (HARMON & FRANKLIN 1989). Semena lesních dřevin mohou např. vyklíčit na čerstvě padlých kmenech, ale jejich odrůstání je omezeno, protože kůra a dřevo je stále tvrdé. S postupem rozkladu tlejícího dřeva se mění vlhkostní poměry a chemické složení tlejícího dřeva. Zároveň s tím se mění i vegetace rostoucí na povrchu tlejícího dřeva. Porozumění klíčení semen a odrůstání semenáčků na tlejícím dřevě tedy vyžaduje detailní znalost četnosti výskytu a charakteru tlejícího dřeva na daném stanovišti.

Upřednostňování tlejícího dřeva pro svoji obnovu se u smrku ukázalo jako úspěšná strategie obnovy v několika oblastech smrkových horských lesů střední Evropy (JEŽEK, 2004; JONÁŠOVÁ a PRACH, 2004; HUNZIKER a BRANG, 2005; MOTTA et al., 2006; ZIELONKA, 2006b; BAIER et al., 2007; JONÁŠOVÁ a MATĚJKOVÁ, 2007; SVOBODA 2006, 2007), a stejně tak i v boreálních lesích severní Evropy (HOFGAARD, 1993; KUULUVAINEN et al., 1998; LILJA et al., 2006). Smrkové zmlazení se vyskytuje na tlejícím dřevě z několika důvodů. Vedle toho, že tento substrát je vhodný pro zakořenění, může také omezit nebo snížit přetrvávající pohyb sněhu v zimním období a v jarním období během tání sněhu (KUPFERSCHMID ALBISETTI et al., 2003). Rozložené tlející dřevo je také důležité pro výživu mladých jedinců smrku. Biomasa smrkových semenáčků a obsah živin v asimilačních orgánech byly výrazně vyšší v případě semenáčků rostoucích na tlejícím dřevě v porovnání s jinými typy substrátů (BAIER et al., 2006; BAIER et al., 2007). Význam tlejícího dřeva jako bezpečného mikrostanoviště se

zvysuje zejména v pripade, kdy v porostech existuje vysoká pokravnost dalších typů mikrostanovišť, která jsou nevhodná pro úspěšné klíčení a odrůstání semenáčků smrku. Vysoká pokravnost trav, kapradin nebo bylinné vegetace a částečně také brusnice výrazně omezovala odrůstání smrkových semenáčků v několika oblastech horských smrkových lesů střední Evropy (DIACI, 2002; HOLEKSA, 2003; ZIELONKA, 2006a; BAIER et al., 2007). O významu tlejícího dřeva pro obnovu svědčí i výsledky ze Šumavy (ŠTÍCHA, ZAHRADNÍK, 2009).

3. Případová studie struktury tlejícího dřeva a diversity dřevokazných hub v horském smrkovém lese na Trojmezí (NP Šumava)

3.1 Úvod

Prales Trojmezí je největším a nejzachovalejším zbytkem přirozeného horského smrkového lesa pralesovitého charakteru v ČR. Lesní ekosystémy tvořící Trojmezský prales jsou pokládány ze jeden z nejlépe zachovaný (člověkem nejméně ovlivněný) příklad přirozeného horského smrkového lesa na našem území (Průša, 1990).

Posouzení stavu lesních porostů - zda se jedná či nejedná o les přírodní nebo původní je obtížné a vyžaduje mnoho terénních šetření. Charakteristiky lesních porostů, jako je druhová skladba, prostorová a věková struktura, zastoupení tloušťkových stupňů a charakteristika vývojového cyklu, jsou používány pro hodnocení stavu lesních ekosystémů - jejich přirozenosti, původnosti a schopnosti samovolného vývoje (GOFF, 1975; MÍCHAL, 1983; MOSER, 2000; SANIGA a SCHUTZ, 2001). Tlející dřevo, jeho množství a „kvalita“, se často používá jako další indikátor při posuzování přirozenosti a původnosti lesních ekosystémů (FRANKLIN et al., 1981; HARMON et al., 1986; SIITONEN et al., 2000).

Tlející dřevo je důležitou, ale mnohdy opomíjenou součástí mnoha typů terestrických a vodních ekosystémů (HARMON et al. 1986). V přírodních lesích se přirozeně nalézá velké množství tlejícího dřeva, ať už ležící tlející dřevo nebo stojící souše v různém stadiu rozkladu. Odumřelá dřevní hmota hraje velkou roli při vytváření různorodých stanovišť pro mnoho druhů rostlin a živočichů v terestrických ekosystémech a tím udržování jejich biologické diversity (FRANKLIN et al., 1981; MASER et TRAPPE, 1984; HARMON et al., 1986; MASER et al., 1988b; HANSEN et al., 1991; OHLSON et al., 1997; KRUYSS et al., 1999; KRUYSS et JONSSON, 1999). Stojící souše a ležící kmeny byly rozeznány jako nejdůležitější biotop pro výskyt malých savců, ptáků a různých druhů členovců v lesích Oregonu, Washingtonu a Britské Kolumbie (MASER a TRAPPE, 1984; MASER et al. 1988a; STEVENS, 1997). Biologická diversity různých druhů cévnatých rostlin, mechů, lišejníků a dřeva rozkladných hub byla vázána na přítomnost tlejícího dřeva v boreálních lesích Norska a Švédska (OHLSON et al., 1997). Kmeny ležící napříč prudkých svahů zabraňují pohybu organické hmoty a možné erozi a tím chrání stromy proti ohýbání, lámání a vyvracení (STEVENS, 1997; AGEE et SMITH, 1984). Tlející dřevo hraje také významnou roli při obnově temperátních a boreálních jehličnatých lesů v USA a Kanadě (HARMON, 1987; HARMON et FRANKLIN, 1989; HARMON, 1989). Význam tlejícího dřeva pro regeneraci a obnovu přirozených smrkových lesů byl prokázán také v horských lesích Evropy nebo boreálních lesích Skandinávie (VACEK, 1982; HOFGAARD, 1993; HORNBERG et al., 1997; LEPŠOVÁ, 2001).

Cílem této studie je posoudit stav tlejícího dřeva v oblasti Trojmezí a prezentovat částečné výsledky dlouhodobého výzkumu v lokalitě. V předkládané studii je sledována zásoba a charakter tlejícího dřeva, význam tlejícího dřeva pro přirozenou obnovu a diversity dřeva-rozkládajících hub. Komplexní výsledky o stavu lesa v oblasti Trojmezí byly publikovány v práci SVOBODA (2005) a Svoboda a POUŠKA (2008).

3.2 Materiál a metody

3.2.1 Charakteristika zájmového území

Zájmové území, kde byly založeny studijní plochy se nachází v oblasti NP Šumava na území I. zóny č. 124 Trojmezí podél hranice s Německem mezi vrcholy Třístoličník a Trojmezí (48° 47' - 48° 48' N, 13° 49' - 13° 50' E). Na základě údajů LPH, porostní a typologické mapy se lesní porosty nacházejí v 8. lesním vegetačním stupni v nadmořské výšce od 1220 do 1335 m. n. m. Roční úhrn srážek se pohybuje mezi 1200 a 1500 mm, roční průměrná teplota se pohybuje od 3,5 do 4 °C. Lesní společenstva ve studované oblasti patří mezi Klimaxové a podmáčené smrčiny (*Calamagrostio villosae-Piceetum fagetosum*) a Kapradinové smrčiny montánních poloh (*Athyrio alpestris-Piceetum*) (SVOBODA, 2003a). Z lesnického hlediska jde o soubor přirozených porostů smrkového stupně (8. lesní vegetační stupeň) a na několika plochách o azonální porosty podmáčené smrčiny. Ve výškovém rozpětí se vyskytuje přirozená smrčina na strmém svahu s velmi dobře vyvinutým přechodem k jeřabinovým smrčinám vysokých poloh (JAKUŠ, 2002). Půdní podloží je tvořeno biotickým granitem. Lesní fytoceóza je tvořena Kyselou smrčinou - SLT 8K, Kyselou kamenitou smrčinou - SLT 8N, Kamenitou smrčinou - SLT 8Y, Svěží smrčinou - 8S a Podmáčenou smrčinou - 8V (SVOBODA, 2003a). Z půdních typů jsou nejvíce zastoupeny podzol, kryptopozdol a ranker; převažující humusovou formou je podle GREEN et al. (1993) Hemimor, Humimor a Resimor (SVOBODA, 2003b).

3.2.2 Zkusné plochy

V zájmovém území bylo celkem vytyčeno 18 ploch. Plochy byly vytyčeny ve třech výškových transektech (každý transekt se skládá ze šesti ploch). Plochy označené č. 1 se nacházejí ve spodních částech transektů,

zatímco plochy č. 6 se nacházejí v horních hřebenových částech transektů. V textu jsou plochy označeny kódem např. T2/3, kde číslo před lomítkem značí číslo transektu a číslo za lomítkem značí číslo plochy. V zájmu reprezentativnosti probíhajícího šetření byly plochy vybrány na základě následujícího schématu. Transekty byly vytyčeny od spodní hranice porostu a vzdálenost mezi nimi byla 500 m. Hraniční stromy jednotlivých transektů byly lokalizovány v porostu a v lesnické mapě. Od hraničních bodů byly pod azimutem stejným pro všechny transekty vytyčeny jednotlivé kruhové zkusné plochy zabírající plochu 0,2 ha; celkem bylo zmapováno území o rozloze cca 3,5 ha. Vzdálenost středů jednotlivých ploch na ose transektu je 100 m; vzdálenost středů prvních ploch od hraničních bodů transektů je 75 m. Cílem tohoto způsobu výběru ploch bylo zachytit co největší spektrum přírodních podmínek dané oblasti a zároveň neovlivnit probíhající šetření subjektivním výběrem ploch. Středové stromy výzkumných ploch byly trvale vyznačeny v terénu.

3.2.3 Sběr dat

Na každé výzkumné ploše probíhala v roce 2003 inventarizace živých stromů, stojících odumřelých stromů, ležícího odumřelého dřeva a přirozeného zmlazení. V případě tlejícího dřeva byly měřeny délka ležících kmenů, průměr (na začátku, na konci a v polovině) ležících kmenů, stupeň rozkladu ležícího dřeva, průměr a výška pahýlů, poloha pahýlů a jejich stupeň rozkladu. Na vybraných plochách bylo sledováno přirozené zmlazení (druh, výška, výskyt dle typu substrátu a mikrostanoviště).

Pro určení stupně rozkladu souší byla použita čtyřčlenná stupnice. Charakteristické znaky popisující stav koruny, kůry a kmene jsou základem této stupnice. Pro určení stupně rozkladu ležících kmenů byla použita pětičlenná stupnice. Kůra, množství větví, struktura dřeva, tvar dřeva, barva dřeva a dotyk ležícího tlejícího dřeva s povrchem půdy jsou základní charakteristické znaky této stupnice. Třída jedna označuje čerstvě padlé kmeny bez známek rozkladu a naopak třída pět označuje tlející dřevo, které se stává součástí půdního profilu. Při inventarizaci ležících kmenů byla použita následující metoda: jestliže pata kmene (osa kmene) původního stromu ležela uvnitř plochy, tlející dřevo bylo popsáno jako součást plochy, i když větší část hmoty mohla ležet vně plochy. Naopak, když byla pata kmene mimo plochu a většina hmoty mohla ležet vně plochy, tlející dřevo nebylo popsáno jakou součástí plochy. Tato metoda je uváděna jako jedna ze standardních metod popisu a stanovení množství tlejícího dřeva na výzkumných plochách (HARMON et al., 1986). Pro výpočet objemu ležících kmenů byl použit Newtonův vzorec. Pro stanovení objemu stojících mrtvých stromů byly použity Hmotové tabulky, pouze byla provedena úprava objemu o chybějící část mrtvých stromů.

Ke sledování počtu a struktury přirozeného zmlazení stromů byly vybrány plochy 1 až 6 na transektu T2. Na každé z šesti ploch byla vytyčena kruhová plocha o velikosti 1000 m² se středem totožným jako v případě již vytyčené plochy. Na této ploše byly spočítáni všichni jedinci přirozeného zmlazení vyšší než 10 cm, zaznamenán jejich druh a typ substrátu nebo mikrostanoviště, na kterém rostli. Jako substrát nebo mikrostanoviště bylo vylišeno: tlející ležící dřevo, pařezy a pahýly, pata stromu (do vzdálenosti 0,3 m od kmene), mechorosty, borůvčí a jako poslední byliny, traviny a kapradiny. Pro další vyhodnocení byly vylišeny čtyři typy mikrostanoviště - tlející ležící dřevo, pařezy a pahýly, pata stromu a půda. Půda zahrnovala veškerou přizemní vegetaci, tzn. mechorosty, borůvčí, byliny, traviny a kapradiny.

U ležících kmenů probíhalo sledování výskytu plodnic dřevokazných hub na 12 plochách po tři roky (2004-2006). Souše byly sledovány na 8 plochách a nízké pahýly na 6 plochách. Jména lupenatých hub jsou podle HORÁK (2005), jména chorošů podle RYVARDEN & GILBERTSON (1993, 1994). Jména ostatních hub jsou podle Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>).

3.2.4 Statistická analýza

Pro účely statistické analýzy byly jednotlivé plochy sdruženy do skupin ploch na základě předpokládaného charakteru lesa. U lesa v níže položené oblasti zájmového území (plochy 1 a 2) je předpokládán pralesovitý charakter. Na druhé straně o prostu v hřebenové části (plochy 5 a 6) je z historických záznamů známo ovlivnění hospodářskou aktivitou (Jelínek, 1997). Všechny 18 ploch bylo rozděleno do tří skupin; plochy 1 a 2 na všech třech transektech byly zařazeny do skupiny A, plochy 3 a 4 na všech třech transektech byly zařazeny do skupiny B, plochy 5 a 6 na všech třech transektech byly zařazeny do skupiny C. Skupiny ploch A, B a C byly následně mezi sebou porovnávány pomocí statistické analýzy.

Jednofaktorová analýza rozptylu na hladině významnosti 0,05 v programu S-PLUS 6 byla použita pro porovnání charakteristik počtu stromu a objemu odumřelého dřeva mezi skupinami ploch A, B a C. Tukeyova metoda v programu S-PLUS 6 byla použita pro následně mnohonásobné porovnávání rozdílů jednotlivých charakteristik. Pro testování vztahu nadmořské výšky, objemu ležících kmenů, počtu ležících kmenů a počtu druhů u jednotlivých ploch byla použita lineární regrese v programu R2.5 (R 2007).

3.3 Výsledky

3.3.1 Charakteristika odumřelého ležícího dřeva

Objem tlejícího dřeva na jednotlivých plochách byl značně variabilní a pohyboval se od 40 m³ ha⁻¹ (plocha T1/5) do 190 m³ ha⁻¹ (plocha T3/2). Na plochách skupiny A bylo nalezeno v průměru 134 m³ ha⁻¹, na plochách skupiny B 92 m³ ha⁻¹ a na plochách skupiny C 64 m³ ha⁻¹. Získaná data naznačují snižující se zásobu tlejícího dřeva se

zvyšující se nadmořskou výškou jednotlivých ploch na všech třech výškových transektech. Skupiny ploch A, B a C byly mezi sebou porovnány na základě objemu tlejícího dřeva zaznamenaného na jednotlivých plochách. Byl nalezen průkazný rozdíl v objemu tlejícího dřeva mezi skupinami ploch A a C. Na výzkumných plochách při spodní hranici první zóny se tedy našel vyšší objem ležícího tlejícího dřeva v porovnání s výzkumnými plochami při horní hranici první zóny. Dimenze tlejícího dřeva hraje důležitou roli při hodnocení ekologických funkcí a proto byly porovnány plochy A, B a C na základě objemu tlejícího dřeva s dimenzemi > 40 cm na čele kmene. Podobně jako v předchozích případech byl nalezen významný rozdíl mezi skupinami ploch A a C. V tomto případě se ale i rozdíl mezi skupinami ploch B a C přiblížil hranici spolehlivosti. Podíl tlejícího dřeva s dimenzemi > 40 cm na čele kmene na celkovém objemu dřeva kolísal od 21 % na ploše T1/6 do 98 % na ploše T1/1. Podíl tlejícího dřeva silných dimenzí byl na plochách skupiny A v průměru 93 %, na plochách skupiny B 82 % a na plochách skupiny C 47 %.

Celkový počet kusů tlejícího dřeva v jednotlivých tloušťkových třídách se lišil mezi skupinami ploch A, B a C a korespondoval tak s předchozími výsledky a průměrnou hmotností kmenů. Největší počet kusů ležícího tlejícího dřeva byl na plochách skupiny C a snižoval se na plochách skupiny B a A. Naopak průměrná hmotnost kmenů byla nejvyšší na plochách skupiny A a nejmenší na plochách C. Byl nalezen statisticky významný rozdíl mezi průměrnou hmotností ležícího dřeva na plochách skupiny A a C a také skupiny A a B. Na plochách skupiny A se pohybovala průměrná hmotnost v rozmezí 1,24-2,75 m³, zatímco na plochách skupiny C se pohybuje v rozmezí 0,41-0,78 m³. Rozdílný charakter tlejícího dřeva na plochách skupin A a C je možno posoudit také podle počtu kmenů v jednotlivých tloušťkových kategoriích.

V zastoupení tříd rozkladu tlejícího dřeva na plochách panuje velká variabilita. Není možno vyvodit jednoznačný závěr o „kvalitě“ tlejícího dřeva na jednotlivých plochách. Na plochách skupiny A dominuje třída 2 a třída 1 a 5 jsou zastoupeny podstatně méně. Na plochách skupiny B jsou nejvíce zastoupeny třídy 1, 2 a 3. Na plochách skupiny C je nejvíce zastoupena třída 2 a třída 5 zcela chybí.

3.3.2 Charakteristika odumřelých stojících stromů

Zásoba souší byla na jednotlivých plochách velmi variabilní a pohybovala se od 39 m³ ha⁻¹ na ploše T1/6 do 468 m³ ha⁻¹ na ploše T3/3. Na plochách skupiny A bylo nalezeno v průměru 161 m³ ha⁻¹, na plochách skupiny B 225 m³ ha⁻¹ a na plochách skupiny C 103 m³ ha⁻¹. Procentický podíl objemu souší na objemu živých stromů je velmi variabilní a pohybuje se v rozmezí od 12 % na ploše T3/1 do 425 % na ploše T3/3. Na polovině ploch tvoří objem suchých stromů méně než 50 % objemu živých stromů. Na ostatních plochách se podíl objemu souší zvyšuje a na třech plochách objem mrtvých stromů tvoří polovinu a více z celkového objemu stojících mrtvých a živých stromů.

3.3.3 Celková zásoba tlejícího dřeva (stojících souší a ležících kmenů) na plochách

Celkový objem tlejícího dřeva se pohyboval od 102 m³ ha⁻¹ na ploše T1/6 do 571 m³ ha⁻¹ na ploše T3/3. Na plochách skupiny A bylo nalezeno v průměru 295 m³ ha⁻¹ tlejícího dřeva a tento objem reprezentoval 42 % z celkového objemu živého a tlejícího dřeva. Na plochách skupiny B bylo nalezeno v průměru 316 m³ ha⁻¹ (podíl tlejícího dřeva činil 49 %) a na plochách skupiny C bylo nalezeno v průměru 166 m³ ha⁻¹ (podíl tlejícího dřeva činil 29 %). Na plochách A, B a C byl v průměru nalezen vyšší objem stojících souší v porovnání s ležícím mrtvým dřevem. Porovnáme-li ale pouze objem souší zařazených do třídy rozkladu 3 a 4 s objemem ležícího dřeva, je zřejmé, že objem ležícího tlejícího dřeva značně převyšuje objem souší.

3.3.4 Přirozené zmlazení a jeho rozdělení podle typu podkladu

Zastoupení obnovy smrku na tlejícím dřevě (kmeny) se pohyboval od 16 % do 68 %. Podíl obnovy smrku na mikrostanošti spojeném s tlejícím dřevem (pata stromu, pařezy - pahýly a ležící kmeny) se pohyboval od 52 % do 97 %. Podíl plochy tlejícího dřeva (ležících kmenů a pařezů - pahýlů) na celkové studované lokalitě činil 5-10 % v závislosti na zásobě tlejícího dřeva. Podíl jedinců přirozeného zmlazení smrku vázaného na toto tlející dřevě z celkového počtu obnovy se pohyboval od 32 % do 72 %. Na ploše 1 se na substrátu půda nalézalo 48 % jedinců z celkového počtu obnovy. Byliny, traviny, kapradiny pokrývaly 45 %, borůvčí také 45 % a mechrosty 10 % povrchu plochy. V borůvčí bylo nalezeno 135 jedinců obnovy, v mechu 81 jedinců, ale v bylinách, travinách a kapradinách pouze 11 jedinců, i když pokrývali podstatnou část plochy. Podobný výsledek byl nalezen na ploše 3, kde na půdě bylo nalezeno 46 % z celkového počtu obnovy. Na ploše 5 pokrývaly byliny, trávy a kapradiny 75 % povrchu, ale na tomto typu substrátu nebyl nalezen žádný jedinec obnovy. Podobná situace byla na ploše 6. Na plochách 5 a 6 bylo nalezeno na ležících kmenech a pahýlech - pařezech přibližně 70 % celkového počtu přirozeného zmlazení.

3.3.5 Diversita dřevokazných hub

Na 304 ležících kmenech bylo nalezeno celkem 61 druhů dřevokazných hub. 11 druhů nebylo nalezeno více než na jednom ležícím kusu tlejícího dřeva. Různé neurčené houby ze skupiny *Corticaceae* s.l. byly nalezeny na 233 kusech tlejícího dřeva. Na 31 kusech z celkového počtu 361 nebyla nalezena žádná dřevokazná houba (ani ze skupiny *Corticaceae* s.l.). Na 52 kusech tlejícího dřeva byl nalezen pouze jeden druh. Nejvyšší zaznamenaný počet druhů na jedné kusu tlejícího dřeva byl 18. Nejhojnější druh *Dacrymyces stillatus* byl nalezen na 146

kusech tlejícího dřeva. Další hojně druhy byly *Phellinus viticola* (110 kmenů), *Fomitopsis pinicola* (80 kmenů), *Hypholoma marginatum* (80 kmenů), *Oligoporus caesius* (68 kmenů) a *Phellinus nigrolimitatus* (53 kmenů).

Na 52 ze 126 souší nebyly nalezeny žádné plodnice. Na souších byl s 37 výskyty nehojnější *Fomitopsis pinicola*. Poměrně hojně na souších byly také *Dacrymyces stillatus*, *Corticaceae* s.l., *Crepidotus subsphaerosporus* a *Phellinus viticola*. Na 63 z 99 nízkých pahýlů nebyly nalezeny žádné plodnice. Nejhojnější na nízkých pahýlech byly s 13 výskyty houby ze skupiny *Corticaceae* s.l. Na pahýlech byly také poměrně hojně *Fomitopsis pinicola*, *Galerina* spp. a *Dacrymyces stillatus*. Nalezené druhy, které uvádí Holec & Beran (2006) v Červeném seznamu, jsou v tabulce 1.

Na lokalitě Trojmezna rostoucí nadmořská výška (v rozmezí 1200 až 1350 m) negativně ovlivňuje výskyt většiny druhů hub. Počty druhů v jednotlivých plochách, nadmořská výška a další charakteristiky jsou uvedeny v tabulce 1. Podle výsledků lineární regrese počet druhů s rostoucí nadmořskou výškou klesá ($R^2 = 0,52$; $p = 0,008$). Počet kmenů ani jejich celkový objem neovlivňuje počet druhů v plochách, i když s přibývajícím objemem se nevýznamný ($p = 0,063$) nárůst počtu druhů projevil. Počet kmenů ani jejich celkový objem se s nadmořskou výškou průkazně nemění. Podrobný popis závislosti společenstev hub na nadmořské výšce ve studované oblasti podali LEPŠOVÁ ET MATĚJKA (2009).

Tabulka 1. Dřevokazné houby, které jsou uvedené v Červeném seznamu (HOLEC ET BERAN 2006), nalezené v 1. zóně NP Šumava pod Trojmeznou horou v letech 2004, 2005 a 2006.

Druh	Kategorie v Červeném seznamu	Počet výskytů	
		Kmeny	Plochy
<i>Antrodiella citrinella</i> Niemelä et Ryv.	EN	10	5
<i>Camarops tubulina</i> (Alb. et Schwein.: Fr.) Shear	NT	3	2
<i>Gerronema chrysophyllum</i> (Fr.) Singer	EN	2	2
<i>Hymenochaete fuliginosa</i> (Pers.) Bres.	EN	1	1
<i>Lentinellus castoreus</i> (Fr.) Kühner et R. Maire	VU	4	3
<i>Oligoporus undosus</i> (Peck) Gilb. et Ryvarden	VU	2	1
<i>Phellinus nigrolimitatus</i> (Romell) Bourdot et Galzin	NT	53	11
<i>Phlebia centrifuga</i> P. Karst.	EN	7	5
<i>Skeletocutis stellae</i> (Pilát) Jean Keller	CR	1	1
<i>Trechispora mollusca</i> (Pers.) Liberta	DD	3	2
<i>Cystostereum murrainii</i> (Berk. et Curt.) Pouzar	NT	Mimo plochy	
<i>Hericium flagellum</i> (Scop.) Pers.	NT	Mimo plochy	

3.4 Diskuze

3.4.1 Charakteristika a zásoba tlejícího dřeva

Při porovnání průměrného množství tlejícího dřeva zjištěného v této studii s hodnotami nalezenými v jiných oblastech je nutno vzít v úvahu několik skutečností. Podle údajů pracovníků NP Šumava se stále zvyšuje plocha, kde horní stromové patro odumřelo v důsledku žíru lýkožrouta smrkového. Přirozený cyklus odumírání a rozpadu tlejícího dřeva v horském smrkovém lese (ve smyslu „malého vývojového cyklu“ definovaného SCHMIDT-VOGT, 1985) je tedy pravděpodobně výrazně ovlivněn. Tento fakt ovlivňuje strukturu tlejícího dřeva také na výzkumných plochách. Poměr ležícího tlejícího dřeva a stojících souší je v průměru vyšší ve prospěch souší na plochách skupin A, B a C pokud bereme v úvahu stojící souše všech tříd rozkladu. Pokud ale vyloučíme souše třídy rozkladu 1 a 2, u kterých se předpokládá vznik během posledních pěti až deseti let, je poměr v průměru na plochách A, B a C výrazně vyšší ve prospěch ležícího tlejícího dřeva. Tento fakt je nutno vzít v úvahu při porovnání hodnot tlejícího dřeva s údaji nalezenými v literatuře. Dále je nutno vzít v úvahu, zda citované práce rozlišují mezi stojícím a ležícím tlejícím dřevem a zda jejich hodnoty objemu tlejícího dřeva zahrnují obě kategorie nebo pouze jednu z nich.

Průměrný objem tlejícího dřeva zaznamenaného v této studii je porovnatelný s hodnotami nalezenými v klimaticky a stanovištně srovnatelných horských lesích pralesovitěho charakteru v oblasti Krkonoš (VACEK, 1982), Babí Hory (KORPEL, 1989; SANIGA 2001; HOLEKSA, 2001; MERGANIČ et al. 2003), Tater (KORPEL, 1993), Beskyd (JEŽEK, 2002) a Oravských Beskyd (SANIGA, 2001). Podle HOLEKSY (2001) je při porovnání objemu tlejícího dřeva z různých oblastí nutné vzít v úvahu velikost plochy, na které byla inventarizace tlejícího dřeva provedena (v této studii např. 3,5 ha; ve studii HOLEKSY (2001) 14,4 ha; ve studii KORPELA (1993) a SANIGA (2001) pouze 0,5 ha) a fakt, zda byla daná lokalita v minulosti ovlivněna odstraňováním odumřelých hmoty. Na tento fakt upozorňuje také například JEŽEK (2002), který uvádí průměrný objem tlejícího dřeva v rezervaci Kněhyně - Čertův Mlýn od 22 do 144 m³ ha⁻¹. Tato výrazná variabilita v objemu tlejícího dřeva byla způsobena stavem lesních porostů a mírou jejich narušení (JEŽEK, 2002). HOLEKSA (2001) a MERGANIČ et al. (2003) našli průměrný objem tlejícího dřeva 131 m³ ha⁻¹ a 159 m³ ha⁻¹ ve smrkovém pralese v masívu Babí

Hory. V obou případech byla inventarizace provedena na ploše několika hektarů (HOLEKSA 14 ha, MERGANIČ 13 ha) a objem tlejícího dřeva je srovnatelný s průměrným objemem tlejícího dřeva zjištěným v této studii na ploše A, která se nejvíce blíží svým charakterem pralesu a kde bylo zjištěno $162 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Odlišný přístup při inventarizaci tlející dřevní hmoty byl použit ve studii SANIGY (2001), KORPELA (1989, 1993) a MERGANIČE et al (2003). Tito autoři prováděli inventarizaci tlejícího dřeva na plochách rozmístěných v porostech zařazených podle stadií definovaných v teorii „malého vývojového cyklu“ (SCHMIDT-VOGT, 1985; KORPEL, 1989; MÍCHAL a PETŘÍČEK, 1999). Z uvedených prací vyplývá, že nejvyšší objem tlejícího dřeva byl zjištěný ve stadiu dorůstání a ve stadiu rozpadu. Podle SANIGY (2001) se objem tlejícího dřeva pohyboval ve stadiu dorůstání od 80 do $250 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ a ve stadiu rozpadu 188 do $219 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Podle MERGANIČE et al. (2003) se objem tlejícího dřeva na lokalitách ve srovnatelných stanovištních podmínkách pohyboval ve stadiu rozpadu průměrně kolem $\text{m}^3 \text{ ha}^{-1}$ a ve stadiu dorůstání kolem $\text{m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

Zajímavé je srovnání výsledků této studie s objemem tlejícího dřeva zjištěného v boreálních a subboreálních lesích pralesovitěho charakteru. MÍCHAL (1983) uvádí, že dynamika smrkových horských lesů střední Evropy může mít za určitých podmínek (velkoplošný rozpad) stejný charakter jako smrčiny v boreální tajgové zóně Skandinávie, Sibíře a Severní Ameriky. Podle SIITONEN et al. (2000) se objem tlejícího dřeva v pralese v subboreální zóně v jižním Finsku pohyboval od 70 do $184 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Vyšší objem tlejícího dřeva ($200 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) nalezla v pralese v boreální zóně v centrálním Švédsku HOFGAARD (1993). Výrazně vyšší objem tlejícího dřeva se nachází v jehličnatých přírodních lesích Severní Ameriky. V horských lesích a boreálních lesích Kanady a USA se objem tlejícího dřeva pohybuje od 30 - $1400 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (FRANKLIN et al., 1981; SPIES et al. 1988; HARMON et al. 1986; ARTHUR a FAHEY, 1990; STURTEVANT et al., 1997).

Při analýze a porovnání stavu lesa na skupinách ploch A, B a C byly zjištěny následující skutečnosti. Z několika sledovaných taxačních veličin (celkový objem živé a tlející hmoty, objem ležícího dřeva, objem stojících souší celkem a souší třídy rozkladu 3 a 4) byl nalezen statisticky průkazný rozdíl pouze v případě objemu ležícího dřeva a to mezi plochou A a B na jedné straně a plochou C na straně druhé. Z analýzy vyplývá, že pokud se týče celkového objemu porostů, skupiny ploch A, B a C se mezi sebou výrazně neliší. Objem stojících souší je v důsledku silného odumírání lesa na plochách vysoký a variabilita v rámci ploch velká. Z tohoto důvodu nebyl nalezen průkazný rozdíl mezi skupinami ploch A, B a C. Rozdíly v objemu a charakteru (průměrná hmotnost ležících kmenů a s tím související počet a rozměry kmenů) ležícího tlejícího dřeva mezi skupinami ploch A, B a C mohou být zapříčiněny několika faktory. Výškový gradient 100 m , rozdílné stanovištní podmínky a vliv lidské činnosti v minulosti jsou možnou příčinou těchto zjištění. Na druhou stranu však historické prameny literatury uvádějí, že v 18. st. byla hřebenová část Trojmezenského pralesa hospodářsky využívána. To by mohl být důvod, proč se struktura ležícího tlejícího dřeva liší mezi skupinami ploch A a C.

Studiem rozdílů v zásobě a charakteru tlejícího dřeva v pralese a lese hospodářském se zabývali především ve Švédsku a Finsku. Lesní hospodářství výrazně ovlivnilo množství a strukturu tlejícího dřeva (nejmenší zásoba a diversita byla v lese ovlivněném člověkem) v hospodářském lese v porovnání s pralesem na severovýchodě Finska (ROUVINEN et al., 2002). Podobná studie byla provedena v jižním Finsku ve smrkovém lese srovnatelném s horským smrkovým lesem rostoucím v našich podmínkách. SIITONEN et al. (2000) nalezl výrazný rozdíl v množství a charakteru tlejícího dřeva mezi hospodářským lesem a pralesem. V hospodářském lese byla nalezena nižší zásoba tlejícího dřeva a také jeho diversita byla nižší. Tlející dřevo v hospodářském lese se skládalo z kusů malé hmotnosti a menších rozměrů v porovnání s pralesem. Podobné výsledky byly nalezeny také v této studii. Ve Švédsku byla zjištěna průměrná zásoba tlející dřevní hmoty v hospodářském lese kolem $6,1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (FRIDMAN a WALHEIM, 2000) zatímco v přirozených a přírodních lesích bylo nalezeno v průměru od 20 do $80 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ tlejícího dřeva (JONSSON, 2000). V hospodářských lesích severního Švédska bylo nalezeno průměrně $2,2 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ tlejícího dřeva; velká část zásoby tohoto tlejícího dřeva náležela do tloušťkové třídy 0 - 10 cm (KRUYS et al., 1999). Pro porovnání, inventarizace nezpracovaného dřeva v lesích na území České republiky byla provedena v roce 1987 a 1991. KRAUS (1999) uvádí, že v průměru se v hospodářských lesích na našem území nalézá od 10 do $17 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ tlejícího dřeva. Zajímavé jsou údaje o zásobě tlejícího dřeva na území NP Šumava. Zatloukal (nepublikováno) uvádí průměrnou zásobu tlejícího dřeva na celém území parku tlejícího dřeva $63 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ hroubí a nehroubí; pokud uvažujeme pouze hmotu hroubí tak se jedná o přibližně $55 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

Kvalitativní parametry tlejícího dřeva (stupeň rozkladu dřeva) podobně jako celková zásoba tlejícího dřeva indikují, zda byl cyklus tlejícího dřeva na dané lokalitě ovlivněn. Z údajů získaných v dostupné literatuře vyplývá, že v přírodních lesních ekosystémech a v lesních ekosystémech pralesovitěho typu, kde dynamika tlejícího dřeva nebyla výrazně narušena je nejvíce zastoupeným stupněm rozkladu třída 3 (HARMON et al., 1986; SPETICH et al., 2002). JONSSON (2000) uvádí, že v pralesovitých boreálních porostech Švédska byla nejvíce zastoupena třída rozkladu 2 a 3, ale třídy rozkladu 4 a 5 měly také na rozdíl od hospodářských lesů vysoké zastoupení. K podobným výsledkům dospěl (SIITONEN et al., 2000) v lesích jižního Finska. V pralesovitých porostech bylo nejvíce zastoupeno tlející dřevo třídy rozkladu 3, ale podíl třídy rozkladu 5 byl na rozdíl od hospodářských lesů vyšší. Oba autoři přisuzují nedostatek tlejícího dřeva třídy rozkladu 5 v hospodářských lesích menším rozměrům tlejícího dřeva, které se přirozeně nachází v hospodářských lesích a jeho relativně rychlejší dekompozici v porovnání s mrtvým dřevem v pralesech. Tlející dřevo menších rozměrů se rozkládá

relativně rychleji a také se rychleji ztrácí z půdního povrchu v důsledku zarůstání vegetací (HARMON et al., 1986).

V této studii bylo zjištěno nízké zastoupení rozkládajícího se dřeva v třídě 5 a naopak vyšší zastoupení tlejícího dřeva v počátečních třídách rozkladu. Pro tento fakt existuje několik vysvětlení; tlející dřevo klasifikované jako třída rozkladu 5 se stává součástí půdního profilu a proto jeho nalezení v nepřehledném terénu a bylinném pokryvu je ztíženo. Další důvodem může být ovlivnění přirozené dynamiky tlejícího dřeva činností člověka. V těchto klimatických a přírodních podmínkách (8. lvs) probíhá dekompozice tlejícího dřeva velmi pomalu 25-155 let (VACEK, 1982) a jestliže předpokládáme, že v minulosti došlo k narušení přirozené dynamiky tohoto lesního ekosystému činností člověka, je nižší zastoupení více rozložených stádií dřevní hmoty přirozené.

3.4.2 Přirozené zmlazení v závislosti na typu podkladu a substrátu

Šetření provedené v této studii potvrdilo předpoklad, že obnova smrkového zmlazení v pásmu horských smrčín střední Evropy je významnou částí vázaná na výskyt tlejícího dřeva a mikrostanovišť s ním spojených (Michal a Petříček, 1999). Důležitost tlejícího dřeva pro obnovu jehličnatých lesů v boreální a temperátní zóně je dobře známá z prací z Japonska (NARUKAWA et al., 2003), USA (McCULLOUGH, 1948; HARMON a FRANKLIN, 1989; HARMON, 1989), Finska (SIITONEN et al., 2000) a Švédska (HOFGAARD, 1993). K podobným výsledkům dospěli Jonášová (2004), HEURICH (2001) a JEHL (2001) v masívu české a německé části Šumavy; SZEWCYK a SZWAGRZYK (1991), HOLEKSA (1998) a MERGANIČ et al. (2003) v masívu Babí Hory a ZIELONKA a NIKLASSON (2001) v lesích masívu Tater. Tlející dřevo v pralesovitých porostech Babí Hory a Tater pokrývalo pouze kolem 5 % povrchu, ale obnova na tomto typu substrátu tvořila nadpoloviční hodnotu (HOLEKSA, 1998; ZIELONKA a NIKLASSON, 2001; MERGANIČ et al., 2003). Pro uchycení a následné přežívání přirozeného zmlazení má velký význam stupeň rozkladu tlejícího ležícího dřeva a jeho množství. Zatímco jednorocní semenáčky bylo možno nalézt na všech kategoriích ležících kmenů, obnova, která přesahovala registrační hranici 30 cm byla nalezena jenom na silně rozložených ležících kmenech (HARMON, 1989). HOLEKSA (1998), ZIELONKA a NIKLASSON (2001) a MERGANIČ et al. (2003) uvádějí, že pro výskyt dostatečné obnovy smrku je potřeba přítomnost tlejícího dřeva stupně rozkladu 3 a více (na škále pěti stupňů). To koresponduje se zjištěním JONÁŠOVÉ (2004) a JEHL (2001), kteří sledovali obnovu smrku v lýkožroutem smrkovým postižených porostech na Šumavě. V odumřelých porostech byla zjištěna vysoká zásoba tlejícího dřeva, která vznikla v důsledku žíru lýkožrouta smrkového, ale vzhledem k jejímu malému stupni dekompozice se ní nevyskytovala téměř žádná obnova. Zmlazení bylo nalezeno na ležících kmenech, které nepocházely ze současné rozpadu porostu způsobeného lýkožroutem smrkovým nebo na mikrostanovištích poblíž nově vzniklých ležících kmenů, ale ne přímo na nich. Podle výsledků této studie se odrůstající obnova smrku v Trojmezenském pralesi objevuje nejdříve na kmenech třídy rozkladu 3. Ležící tlející dřevo vzniklé v důsledku lámání kůrovcových souší není z mnoha důvodů vhodné pro uchycení a existenci nových jedinců smrku.

3.4.3 Dřevokazné houby

Různá nadmořská výška vysvětluje rozdíly v druhovém složení a v počtu druhů na plochách. HØILAND & BENDIKSEN (1997) dospěli k závěru, že vlastnosti prostředí měřené pro plochy v jedné oblasti nemají téměř žádný vliv na počty druhů dřevokazných hub; především vlastnosti měřené u kmenů měly průkazné vztahy k počtu druhů na kmenech nebo v plochách. Na této lokalitě, ve shodě s jejich výsledky, nemá celkové množství tlejících kmenů jasný vliv na počet druhů. Pro počet druhů a zejména pro výskyt vzácných dřevokazných hub mají větší význam vlastnosti jednotlivých kmenů, např. jejich rozměry a původ.

3.5 Závěr

V průběhu této studie byly sledovány kvalitativní a kvantitativní charakteristiky tlejícího dřeva v oblasti Trojmezské. Zásoba a kvalita tlejícího dřeva na plochách byly proměnlivé. Na plochách skupiny A bylo nalezeno v průměru 134 m³ ha⁻¹, na plochách skupiny B 92 m³ ha⁻¹ a na plochách skupiny C 64 m³ ha⁻¹. Při srovnání výsledků týkající se množství tlejícího dřeva s údaji prezentovanými v dostupné literatuře je možné dojít k názoru, že množství odumřelého dřeva zjištěné na výzkumných plochách odpovídá ve většině případů objemu tlejícího dřeva vyskytujícího se v přirozených lesích. Výsledky podílu tlejícího dřeva v jednotlivých třídách rozkladu (kvalita tlejícího dřeva) na plochách byly proměnlivé. Z jednotlivých tříd rozkladu tlejícího dřeva byly na výzkumných plochách nejvíce zastoupeny třídy jedna a dva, na druhou stranu výrazně chyběla třída pět. Tyto údaje naznačují, že dynamika tlející dřevní hmoty byla v minulosti narušena pravděpodobně sanitární těžbou stromů.

Rozdíly v zásobě a charakteru tlejícího dřeva na plochách A, B a C mohou mít několik příčin. Jedna z nich jsou rozdílné stanovištní podmínky mezi spodní a horní částí rezervace, které výrazně ovlivnily charakter lesa a další je vliv hospodářské činnosti člověka v horní části rezervace. Výsledky této studie neumožňují jednoznačně stanovit příčinu, ale nejpravděpodobnější se jeví souhra obou dvou jmenovaných faktorů.

Tlející dřevo slouží jako substrát pro obnovu nové generace dřeva. Třebaže podíl povrchu tlejícího dřeva z celkové plochy tvořil pouze 5-10 % nalézalo se na něm od 16 do 68 % celkového počtu jedinců zmlazení.

Na tlejícím dřevě na výzkumných plochách a v jejich blízkém okolí bylo nalezeno 12 druhů dřevokazných hub, které jsou na seznamu ohrožených druhů. Tento fakt spolu s objemem tlejícího dřeva mnohonásobně vyššího než

v běžných hospodářských lesích ukazuje na z biologického hlediska vysokou hodnotu studovaného lesního ekosystému.

Ačkoli je tlející dřevo přirozenou a důležitou součástí všech typů lesních ekosystémů, údaje týkající se dynamiky tlejícího dřeva v lesních porostech v našich podmínkách jsou značně roztržité. Daná problematika si zasluhuje hlubší výzkum, zaměřený ne pouze na kvantitativní a kvalitativní zjištění charakteristik tlejícího dřeva, ale především na procesy a dynamiku rozkladu tlejícího dřeva.

4. Tlející dřevo v přírodních smíšených smrko-jedlo-bukových lesích střední Evropy

Množství tlejícího dřeva ve smíšených sm-jd-bk lesích v lokalitách označovaných jako lesy přírodní, případně původní podle CHRISTENSEN et al. (2005) silně kolísá (Tabulka 2). Objem tlejícího dřeva ve vybraných lokalitách Česka a Slovenska kolísá od 63 do 287 m³ ha⁻¹. Výrazně také kolísá podíl souší a ležících kmenů. Variabilní byl také procentický podíl tlejícího dřeva z celkového objemu živých stromů. Mezi několik možných faktorů, které mohly ovlivnit množství tlejícího dřeva v těchto lokalitách patří: historie využívání porostu, stanovištní podmínky a režim narušení.

Tabulka 2. Objem tlejícího dřeva v několika smíšených sm-bk-jd lesích v rezervacích Česka a Slovenska (podle Christensen et al. 2005). Podíl - podíl tlejícího dřeva z objemu živých stromů.

Lokalita	Souše (m ³ ha ⁻¹)	Kmeny (m ³ ha ⁻¹)	Celkem (m ³ ha ⁻¹)	Podíl (%)	Zdroj
Boubín	74	185	258	30	VRŠKA et al. (2001c)
Mílešický prales	52	101	153	24	VRŠKA et al. (2001b)
Mionší	63	108	172	26	VRŠKA et al. (2000b)
Polom	49	104	152	23	VRŠKA et al. (2000a)
Razula	89	199	287	35	VRŠKA et al. (2001a)
Salajka	89	159	248	47	VRŠKA (1998)
Stožec			63	9	PRŮŠA (1982, 1985)
Žákova hora	33	114	147	23	VRŠKA et al. (1999)
Žofin	54	87	141	19	PRŮŠA (1982, 1985)
Badín	42	228	271	46	SANIGA a SCHÜTZ (2001)
Dobroč	66	190	256	41	SANIGA a SCHÜTZ (2001)
Havešová	32	70	103	17	SANIGA a SCHÜTZ (2001)
Kyjov	47	115	162	42	SANIGA a SCHÜTZ (2001)
Stužica	51	40	91	19	KORPEL' (1997)

5. Tlející dřevo v přírodních smrkových lesích střední Evropy

Podobně jako ve smíšených sm-jd-bk lesích množství tlejícího dřeva v přírodních a původních horských smrkových lesích střední Evropy silně kolísá (Tabulka 3). Nejmenší objem tlejícího dřeva byl zjištěn na lokalitách v Beskydech a pravděpodobně souvisí s intenzitou managementu na dané lokalitě. Nejvyšší objem tlejícího dřeva byl zjištěn na lokalitách v pohoří Babí Hora, Tatrách, Oravských Beskydech, Šumavě a Polaně. Podobně jako v případě smíšených lesů existuje několik možných faktorů, které mohly ovlivnit množství tlejícího dřeva v těchto lokalitách (historie využívání porostu, stanovištní podmínky a režim narušení).

Tabulka 3. Objem tlejícího dřeva v několika horských smrkových lesích střední Evropy (podle SVOBODA 2005).

Lokalita	Objem (m ³ ha ⁻¹)	Zdroj
Šumava	142	SVOBODA 2005
Krkonoše	114	VACEK (1982)
Beskydy	132	JANKOVSKÝ (2003)
Babí Hora	158	KORPEL (1989)
Tatry	159	KORPEL (1993)
Oravské Beskydy	74-218	SANIGA (2001)
Babí Hora	188-240	SANIGA (2001)
Babí Hora	147	MERGANIČ et al. (2003)
Babia Gora	131	HOLEKSA (2001)
Polana	144	HOLEKSA et al 2007
Tatry a Babia Góra	191	ZIELONKA (2006a,b)

6. Tlející dřevo na Šumavě a v Krkonoších

6.1 Inventarizace tlejícího dřeva v Krkonoších a na Šumavě

6.1.1 NP Šumava

Inventarizace tlejícího dřeva v NP Šumava proběhla v roce 1999. Další inventarizace tlejícího dřeva provedla společnost IFER s.r.o v posledních letech v rámci projektů VaV MŽP. V NP Šumava proběhla inventarizace tlejícího dřeva také v rámci NIL provedené ústavem ÚHÚL. Výsledky posledních dvou inventarizací zatím nejdou k dispozici a tak je nutno používat údaje inventarizace z roku 1999. Podle výsledků této inventarizace je průměrný objem tlejícího dřeva hroubí v NP Šumava cca 47 m³ ha⁻¹. V počátečních stádiích rozkladu se nalézá cca 29 m³ ha⁻¹ a z toho je cca 26 m³ ha⁻¹ ve formě stojících souší a pouze 3 m³ ha⁻¹ ve formě ležících kmenů. V pokročilém stádiu rozkladu se nalézá cca 18 m³ ha⁻¹ tlejícího dřeva.

6.1.2 NP Krkonoše

Zásoba tlejícího dřeva v obou národních parcích v Krkonoších silně kolísá v závislosti na lesním vegetačním stupni a zonaci (Tabulka 4). Zároveň nejsou dostupné údaje o kvalitativních a kvantitativních vlastnostech tlejícího dřeva. Především údaje o rozložení tlejícího dřeva mezi stojící souše a ležící kmeny v různých fázích rozkladu jsou důležité z hlediska biologické diversity a významu tlejícího dřeva jako substrátu pro přirozenou obnovu smrku. Nejvíce tlejícího dřeva se nachází v 8. lvs. (12,1 m³ ha⁻¹ na české straně a 7,39 m³ ha⁻¹ na polské straně). V případě 7. a 9. lvs. objem tlejícího dřeva mnohem menší a pohybuje se pouze v rozmezí 1-5 m³ ha⁻¹. V 5. a 6. lvs. je objem tlejícího dřeva menší než 1 m³ ha⁻¹. Rozdíly v množství tlejícího dřeva v závislosti na zonaci nejsou významné. Lesní porosty v prvních zónách překvapivě nevykazují vyšší objem tlejícího dřeva. Údaje o průměrném objemu tlejícího dřeva v porostech jsou zkresleny tím, že ve většině porostů se nenachází žádné tlející dřevo. V polohách do 6. lvs ČR je to více jak 97 % plochy porostů bez tlejícího dřeva. V porostech v 8. lvs je 68 % plochy bez tlejícího dřeva, v porostech v 7. lvs je to pak 87 %. Pouze 20 % rozlohy porostů v 8. lvs a 6,2 % v případě 7. lvs. má zásobu tlejícího dřeva vyšší jak 10 m³ ha⁻¹ (Tabulka 5). Toto je velmi důležitý údaj z hlediska biologické diversity a významu tlejícího dřeva pro přirozenou obnovu. Ve velké části porostů jak v prvních a druhých zónách je výrazný nedostatek tlejícího dřeva. Množství tlejícího dřeva v NP Krkonoše je potom srovnatelné v množství tlejícího dřeva v hospodářských lesích. Z hlediska ochrany lesních ekosystémů v NP Krkonoše je tato informace alarmující a nutno zavést opatření k nápravě této situace.

Tabulka 4. Zásoba tlejícího dřeva v národních parcích Krkonoš v m³ ha⁻¹ podle lesních vegetačních stupňů (LVS) a zón ochrany. Při neuvedených údajích nejsou lesy dané zóny a LVS přítomny. Data MATĚJKA (2007).

LVS	Zásoba tlejícího dřeva (m ³ ha ⁻¹)						
	ČR - Zóna			PL - Zóna			
	celkem	1	2	3	celkem	1	2
3	0,0			0,0			
5	0,0	0,0		0,0	0,0		0,0
6	0,6	0,1	0,3	0,6	1,2		1,2
7	2,3	2,6	3,0	2,2	5,0		5,0
8	12,1	21,2	19,8	5,6	7,4	6,3	7,5
9	1,2	0,9	4,3	6,4	1,9	0,4	7,9

Tabulka 5. Relativní frekvence ploch porostů podle zásoby tlejícího dřeva v národních parcích Krkonoš v m³ ha⁻¹ v jednotlivých lesních vegetačních stupních (LVS). Data MATĚJKA (2007).

A. Česká republika

Zásoba (m ³ ha ⁻¹)	LVS					
	3	5	6	7	8	9
0	100,0	99,9	96,5	87,3	68,4	94,7
(0-10]		0,1	2,1	6,3	10,2	2,4
(10-100]		0,0	1,4	6,2	19,7	2,7
(100-1000]		0,0	0,1	0,2	1,6	0,1
>1000			0,0	0,0	0,0	

B. Polsko

Zásoba (m ³ ha ⁻¹)	LVS				
	5	6	7	8	9
0	100,0	92,3	63,2	35,0	85,3
(0-10]		1,3	18,7	48,0	12,1
(10-100]		6,3	18,1	16,9	2,7

6.1.3 Porovnání NP Šumava a Krkonoše

Z dostupných údajů vyplývá, že zásoba tlejícího dřeva v NP Šumava je vyšší. Z hlediska distribuce tlejícího dřeva mezi soušemi a ležícími kmeny a z hlediska kvalitativního je situace v obou parcích podobná. Absolutně převažuje tlející dřevo ve formě stojících souš. V NP Šumava je podíl ležících tlejících kmenů vyšší. Z oblasti Šumavy nejsou známy informace o prostorové distribuci tlejícího dřeva. Pokud je ale na Šumavě situace podobná jako v Krkonoších, jedná se o alarmující zjištění.

6.2 Srovnání struktury a množství tlejícího dřeva na vybraných lokalitách v NP Krkonoše Šumava

Trojmezský prales na Šumavě patří mezi jednu z mála lokalit na Šumavě, kde byl proveden podrobný průzkum tlejícího dřeva (Svoboda 2005). Průměrný objem živých stromů na studijních plochách na Trojmezí je přibližně $378 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Celkový objem tlejícího dřeva je $255 \text{ m}^3 / \text{ha}$; objem souší je $155 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, (61 % objemu tlejícího dřeva nebo 41 % objemu živých stromů) a objem ležícího tlejícího dřeva je $100 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ a, (39 % tlejícího dřeva). Objem tlejícího dřeva na Trojmezí zaujímá 67 % objemu živých stromů a 40 % celkové zásoby dřeva. Na Modravsku na lokalitě Pytlácký kout (1240 m n. m.) byl v roce 2000 objem souší $317 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ a objem kmenů $48 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Tamní porost byl rozvrácen kůrovcovou kalamitou (do roku 1996) a téměř úplně tam chybí dospělé živé stromy (méně než $2 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$), předtím to byl vzrostlý hospodářský les.

Ani několik údajů z původních smrčín Krkonoš nedává větší objemy tlejícího dřeva než na Trojmezí. Podle JANKOVSKÉHO et al. (2002) byl na ploše Alžbětinka, což je klimaxová smrčina ve stadiu rozpadu, zjištěn vysoký objem tlejícího dřeva - $133 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, z toho hmota souší byla $96 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ - 73 % tlejícího dřeva, hmota padlých kmenů byla $36 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ - 27 % tlejícího dřeva. V Labském dole byl v roce 1993 objem tlejícího dřeva $185 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ a objem živých kmenů $399 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (VACEK 1999).

6.3 Srovnání druhového skladby dřevo-rozkladných hub na vybraných lokalitách na Šumavě a Krkonoších

Na Trojmezí na ležících kmenech převažovaly houby způsobující bílou hnilobu, a to jak počtem druhů, tak počtem výskytů. Podíl počtu druhů s hnědou hnilobou byl 28 %, je však třeba vzít v úvahu, že toto číslo by s každým dalším určeným druhem ze skupiny *Corticaceae* s.l. klesalo (POUSKA 2005). Podíl počtu druhů způsobujících hnědou hnilobu na Pytláckém koutě, kde byl smrkový porost rozvrácen kůrovcem, byl 24% (5 druhů z 21) (POUSKA 2001). Nejvýznamnější druh způsobující hnědou hnilobu byl na Pytláckém koutě *F. pinicola* - na 20 % souší a na 13 % kmenů. Nejhojnější druh způsobující bílou hnilobu byl na Trojmezí *P. viticola*, který se podílel na rozkladu 38,6 % objemu kmenů. Nejhojnější druh hnědé hniloby byl *D. stillatus*. Ten pravděpodobně rozkládá pouze povrchovou vrstvu dřeva a proto se s ním v objemech nepočítalo. Na Trojmezí se *F. pinicola* vyskytoval na 36 % objemu. Na souších na Trojmezí, byl nejpočetnější *F. pinicola* (POUSKA 2005). V Krkonoších měl na rozkladu dřeva značný podíl i další druh způsobující hnědou hnilobu - *G. sepiarium* (JANKOVSKÝ et al. 2002) Na Trojmezí se však vyskytoval velmi málo. *G. sepiarium* má schopnost růst na souších a ležících kmenech s malým obsahem vody, které odumřely vlivem imisí, a také na oloupaných kmenech ze zásahů proti kůrovci (Jankovský et al. 2002). Tato houba se na ostatních sledovaných lokalitách na Šumavě (Častá a Pytlácký kout) téměř nevyskytovala (POUSKA 2001). LUSCHKA (1993) ji však také ze Šumavy uvádí jako běžný druh na místech s polomy. V Krkonoších (Sluneční údolí) byl opět druh s největším podílem na rozkladu dřeva *F. pinicola* (49 %), z druhů způsobujících bílou hnilobu byly nejvýznamnější *S. sanguinolentum* (17 % objemu dřeva), *P. nigrolimitatus* (7 %), *T. abietinum* (6 %) a *P. viticola* (4 %) (Jankovský et al. 2002). Situace na Trojmezí je opět odlišná nejen v menším podílu *F. pinicola* na rozkladu dřeva, ale také v tom, že *S. sanguinolentum* tam je houba s nepatrným významem (POUSKA 2005). Velmi hojný druh *D. stillatus*, který způsobuje hnědou povrchovou hnilobu, však LIČKA (2002) z Moravskoslezských Beskyd neuvádí. Druhu *P. viticola* zase nepřipisuje větší význam JANKOVSKÝ et al. (2002). *P. nigrolimitatus* se na Trojmezí podílel na rozkladu kmenů s 12 % objemu (POUSKA 2005).

Z tohoto srovnání se dá usoudit, že ačkoli mají rezervace v Krkonoších nejvýznamnější zástupce mykoflóry stejné jako Trojmezí, rozkládá se zde dřevo jiným způsobem. Je možné, že to souvisí s vlhkostí, neboť RENVALL (1995) uvádí, že druhy způsobující hnědou hnilobu jsou hojnější na suchých stanovištích, zatímco druhy způsobující bílou hnilobu převažují na vlhkých stanovištích. Další možnost, proč to tak může být, je větší zachovalost lesa na Trojmezí, než ve zmíněných rezervacích. Nasvědčoval by tomu i hojnější výskyt druhu *P. nigrolimitatus* (POUSKA 2005).

7. Rozdíl v množství tlejícího dřeva v lesích pralesovitých a lesích hospodářských

7.1 Množství tlejícího dřeva v pralese a lese hospodářském

Na základě výsledků mnoha studií je zřejmé, že v původních a přírodních lesích se v porovnání s lesy hospodářskými nachází výrazně vyšší zásoba tlejícího dřeva ve všech jeho formách (TRISKA & CROMAK 1980;

FRANKLIN et al. 1981; SPIES et al. 1988; STURTEVANT et al. 1997; LEE et al. 1997; CLARK et al. 1998; JONSSON 2000; SIITONEN et al. 2000; FRIDMAN & WALHEIM 2000; HOLESKA 2001; ZIELONKA & NIKLASSON 2001; KRANKINA et al. 2002; ROUVINEN et al. 2002). V hospodářských lesích také chybí určité typické charakteristiky jako jsou např. ležící kmeny velkých rozměrů na povrchu lesní půdy a stojící souše velkých dimenzí, které jsou naopak typické pro lesy přírodní a pralesy. Dimenze a zastoupení různých stupňů rozkladu tlejícího dřeva se také liší mezi hospodářským a přírodním lesem (JONSSON 2000). V porovnání s hospodářským lesem, je v přírodních lesích tlející dřevo zastoupeno ve všech fázích rozkladu a zároveň jsou přítomné všechny dimenze tlejícího dřeva.

Studiem rozdílů v zásobě a charakteru tlejícího dřeva v pralese a lese hospodářském se zabývali především ve Švédsku a Finsku. Lesní hospodářství výrazně ovlivnilo množství a strukturu tlejícího dřeva (nejmenší zásoba a diversita byla v lese ovlivněném člověkem) v hospodářském lese v porovnání s pralesem na severovýchodě Finska (ROUVINEN et al., 2002). Podobná studie byla provedena v jižním Finsku ve smrkovém lese srovnatelném s horským smrkovým lesem rostoucím v našich podmínkách. SIITONEN et al. (2000) našel výrazný rozdíl v množství a charakteru tlejícího dřeva mezi hospodářským lesem a pralesem. V hospodářském lese byla nalezena nižší zásoba tlejícího dřeva a také jeho diversita byla nižší. Tlející dřevo v hospodářském lese se skládalo z kusů malé hmotnosti a menších rozměrů v porovnání s pralesem. Ve Švédsku byla zjištěna průměrná zásoba tlející dřevní hmoty v hospodářském lese kolem $6,1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (FRIDMAN a WALHEIM, 2002) zatímco v přirozených a přírodních lesích bylo nalezeno v průměru od 20 do $80 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ tlejícího dřeva (JONSSON, 2000). V hospodářských lesích severního Švédska bylo nalezeno průměrně $2,2 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ tlejícího dřeva; velká část zásoby tohoto tlejícího dřeva náležela do tloušťkové třídy 0 - 10 cm (KRUYSS et al., 1999).

7.2 Množství tlejícího dřeva v hospodářských lesích Česka

Pro porovnání, inventarizace nezpracovaného dřeva v lesích na území České republiky byla provedena v roce 1987 a 1991. KRAUS (1999) uvádí, že v průměru se v hospodářských lesích na našem území nalézá od 10 do $17 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ tlejícího dřeva. Podle předběžných výsledků NIL v ČR je průměrně $6,7 \text{ m}^3$ ležícího tlejícího dřeva (hroubí) na hektar. Převážná část tohoto tlejícího dřeva se vyskytuje v mladých porostech (slabá hmota) a v lesích na území národních parků nebo lesů ochranných.

8. Management tlejícího dřeva v lesích s prioritou ochrany přírody (národní parky a rezervace)

Tlející dřevo je přirozenou a důležitou součástí původních lesních ekosystémů. Pokud základním principem přírodě blízkého lesního hospodářství je napodobování přírodních procesů, potom management tlejícího dřeva musí být jeho nezbytnou součástí. V případě lesů, kde ochrana přírody (lesy v národních parcích a rezervacích) je jedním z hlavních důvodů existence daného území, má management tlejícího dřeva prioritu pro jeho obrovský význam pro ochranu biodiverzity. Přesto, jak ukazují výsledky inventarizace tlejícího dřeva v NP Šumava optimálního stavu zatím není zcela jistě dosaženo. Zásoba a charakter tlejícího dřeva jsou ve stavu značně vzdálenému přirozenému stavu. Tento stav je důsledkem historického hospodářského využívání převážně části území ale i důsledkem současného managementu lesa.

Díky nedostatečným znalostem funkcí a významu tlejícího dřeva stále dochází k narušování přirozeného cyklu tlejícího dřeva i v lesích, kde je ochrana přírody prioritou. Velmi často jsou za to zodpovědní lidé, kteří mají v popisu pracovních povinností chránit a zvyšovat biologickou hodnotu daného území. Efektivní vzdělávací kampaň vysvětlující význam tlejícího dřeva pomocí různých forem propagace, může pomoci chránit jak tlející dřevo, tak biotopy, ve kterých se tlející dřevo vyskytuje. Poradenství pro správce chráněných území zaměřené na význam tlejícího dřeva v různých typech biotopů by mohlo pomoci ke zlepšení tohoto stavu. V některých zemích existují manuály, které na příkladech desítek různých druhů organismů závislých na tlejícím dřevě ukazují jejich nároky na kvalitu a kvantitu tlejícího dřeva. To znamená, že pro každý druh organismu je uvedeno, zda je závislý na stojících souších nebo ležících kmenech. Zda vyžaduje tlející dřevo téměř nerozložené nebo naopak velmi rozložené. Zda vyžaduje ležící kmeny velkých rozměrů nebo zda rozměry tlejícího dřeva nehrají roli. Tento typ informací potom následně umožňuje efektivnější ochranu a management tlejícího dřeva.

Specifickým problémem managementu tlejícího dřeva je v případě národních parků a rezervací řešení problematiky disturbancí, které v lesních porostech způsobují např. vichřice nebo různé druhy hmyzu. V mnoha případech jsou po výskytu těchto disturbancí prováděny asanační zásahy, jejichž cílem je odklidit narušenou dřevní hmotu a v případě některých druhů hmyzu (lýkožrout smrkový) také zabránit jeho dalšímu přemnožení. Z hlediska dynamiky tlejícího dřeva jsou však tyto asanační zásahy často jednou z hlavních příčin současného nepříznivého stavu, kdy na mnoha těchto lokalitách je zásoba a charakter tlejícího dřeva na podobné úrovni jako v lesích hospodářských. Disturbance jsou přirozenou součástí dynamiky lesa a jejich působením v lese naopak dochází k vytváření tlejícího dřeva ať už ve formě vývrátů, zlomů nebo stojících souší. Tím je zajištěna různorodost kvantitativních a kvalitativních vlastností tlejícího dřeva, která je tak důležitá z hlediska biodiverzity v lese. Během asanačních těžebních zásahů je naopak většina dřevní hmoty z lokality odstraněna. V lepším případě na lokalitě zůstane dřevní hmota která je odkorněná, nařezaná na kratší kusy a často naskládaná do několika míst. Tento stav je však velmi vzdálený přirozeným podmínkám po disturbanci. Z tohoto důvodu by

v lesích národních parků a rezervací měla být problematika uplatňování asanačních zásahů a jejich efektu na stav nejen tlejícího dřeva, ale celého ekosystému předmětem dalších diskuzí. Existuje celá řada studií (LINDEMAYER et al. 2008), která prokázala negativní efekty asanačních zásahů na další vývoj takto ošetřených lokalit. Asanační zásahy v ekosystému ve většině případů způsobily mnohem závažnější narušení vývoje lokality než samotná disturbance. Vzhledem k těmto závažným skutečnostem by asanační zásahy měly být v lesích národních parků nebo rezervací uplatňovány pouze v případech absolutně nezbytných, nebo v lepším případě by tyto zásahy měly být využívány pouze v ochranných pásmech území a lokalit dotčených zájmem ochrany přírody.

Z dlouhodobého měřítka není nutné z hlediska ochrany tlejícího dřeva provádět žádný speciální management. Postačuje ponechat daný lesní ekosystém v národním parku nebo rezervaci samovolnému vývoji ve smyslu neprovádění žádných těžebních zásahů, které naruší přirozený cyklus tlejícího dřeva. Na druhou stranu pokud to vyžaduje akutní ochrana některých ohrožených organismů, je možno provádět opatření, která povedou k vytváření specifického typu tlejícího dřeva, který vyžaduje tento typ organismu. V relativně přirozených lesích národních parků nebo rezervací povede samovolný vývoj k pozvolnému zvyšování objemu tlejícího dřeva tím, jak budou odumírat stromy v porostech bez toho, aby byly z porostu odnímány. S postupujícím se časem se bude postupně zvyšovat objem tlejícího dřeva a měnit jeho charakter směrem k přirozenému stavu. Několik studií již prokázalo, že v minulosti využívaných hospodářských porostech, kde nebyl prováděn management během posledních několika desítek let, došlo k obnovení stavu a charakteru tlejícího dřeva na úroveň blízkou pralesovitým porostům. Tyto studie tedy přinášejí pozitivní informaci v tom smyslu, že i lesy dlouhodobě obhospodařované člověkem jsou schopny samovolným vývojem během desítek let dosáhnout stavu blízkému tomu přirozenému. Zároveň to poukazuje na nezbytnost striktní ochrany a vyloučení všech hospodářských zásahů včetně různých asanačních zásahů v lokalitách kde je ochrana přírody a biodiversity a tím pádem i tlejícího dřeva prioritou.

9. Závěr

Cílem této studie bylo v krátkosti shrnout současné znalosti o významu a dynamice tlejícího dřeva v horských lesích střední Evropy. Tlející dřevo ve všech svých formách je nedílnou a důležitou součástí horských lesů střední Evropy. Tlející dřevo má v lese několik základních funkcí. V případě horských lesů v NP Šumava lze za nejdůležitější funkci tlejícího dřeva považovat jeho význam z hlediska biologické diversity, jeho funkci v koloběhu prvků v ekosystému a jeho význam jako substrátu pro přirozenou obnovu. Případová studie z oblasti Trojmezenského pralesa ukázala na praktickém příkladu z konkrétní lokality v NP Šumava právě význam tlejícího dřeva pro přirozenou obnovu a diversity dřevokazných hub. V Trojmezenském pralesu byla zjištěna vysoká zásoba tlejícího dřeva v různých formách a stupních rozkladu. Důvodem této vysoké zásoby tlejícího dřeva byla absence lesnického hospodaření za posledních několik desítek let. Výsledky inventarizace tlejícího dřeva v NP Šumava ukázaly jak zásadní rozdíl je v množství tlejícího dřeva mezi pralesem na Trojmezí, jako příkladu lesa v relativně přirozeném stavu a většinou ostatních lesů v NP Šumava, kde je zásoba tlejícího dřeva stále relativně nízká. Z tohoto důvodu je nutno managementu tlejícího dřeva v NP Šumava věnovat velkou pozornost a zaměřit se na zlepšení tohoto stavu tak, aby byly naplněny zájmy ochrany přírody, pro které byl NP Šumava zřízen. Velkou pozornost je nutno věnovat efektu asanačních těžebních zásahů, které jsou často uplatňovány jako specifický management na lokalitách narušených např. vichřicí nebo lýkožroutem smrkovým. Tento typ managementu vede k závažnému narušení přirozeného cyklu tlejícího dřeva a v mnoha případech se lesní ekosystém po takovémto zásahu nachází, z hlediska charakteru tlejícího dřeva, ve stavu naprosto vzdálenému jakýmkoli přirozeným podmínkám. Disturbance jsou přirozenou součástí dynamiky lesa a jejich působením dochází ke vzniku tlejícího dřeva různých kvalitativních a kvantitativních vlastností. Z tohoto důvodu by bylo vhodné přehodnotit současných přístup asanačních zásahů a podniknout kroky, které by vedly ke zlepšení současného stavu. Několik studií z různých typů lesních ekosystémů prokázalo, že vyloučení lesnických hospodářských zásahů v lesích vede v průběhu několika desítek let k obnovení stavu a charakteru tlejícího dřeva na úroveň blízkou pralesovitým porostům. Výsledky těchto vědeckých studií je nutno implementovat do managementu lesů jako záruku zlepšení stavu tlejícího dřeva z hlediska ochrany přírody v NP Šumava.

10. Literatura

- AGEE, J. K., SMITH, L. (1984): Subalpine tree reestablishment after fire in the Olympic Mountains, Washington. - *Ecology*, 65: 810-819.
- ARTHUR, M. J., FAHEY, T. J. (1990): Mass and nutrient content of decaying boles in an Engelmann spruce - subalpine fir forest, Rocky Mountains National Park, Colorado. - *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 730-737.
- BAIER, R., Ettl, R., HAHN, C., GOTTLEIN, A. (2006): Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps - a bioassay. - *Ann. For. Sci.* 63: 339-348.

- BAIER, R., MEYER, J., GOTTLIN, A. (2007): Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *European - Journal of Forest Research*, 126: 11-22.
- CLARK, F. D., KNEESSHAW, D. D., BURTON, P. J., ANTOS, J. A. (1998): Coarse woody debris in sub-boreal spruce forests of west-central British Columbia. - *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 284-290.
- ČERNÝ, A. (1989): Parazitické dřevokazné houby. - SZN, Praha, 92 p.
- DIACI, J. (2002): Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. - *Forest Ecology and Management*, 161: 27-38.
- FRANKLIN, J. F., CROMACK, K., DENISON, W., MCKEE, A., MASER, C., SEDELL, J., SWANSON, F., JUDAY, G. (1981): Ecological characteristics of old-growth Douglas-Fir forest. - Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-118., 48 p.
- FRIDMAN, J., WALLHEIM, M. (2000): Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. - *Forest Ecology and Management*, 131: 23-26.
- GOFF, F. G. (1975): Canopy-understory interaction effects on forest population structure. - *Forest Science* 2, Vol. 21, pp. 99-108.
- GREEN, R. N., TROWBRIDGE, R. L., KLINKA, K. (1993): Towards a taxonomic classification of humus forms. - *Forest Science*, 39, Monograph, 29, 49 p.
- HANSEN, A. J., SPIES, T. A., SWANSON F. J., OHMAN J. L. (1991): Conserving biodiversity in managed forest. Lessons from natural forests. - *Bioscience*, 41: 382-392.
- HARMON, M. E. (1987): The influence of litter and humus accumulations and canopy openness on *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. seedlings growing on logs. - *Canadian Journal of Forest Research*, 17: 1475-1479.
- HARMON, M. E. (1989): Effects of bark fragmentation on plant succession on conifer logs in the *Picea-Tsuga* forests of Olympic National Park, Washington. - *American Midland Naturalist*, 121: 112-124.
- HARMON, M. E. (2001): Mowing towards a new paradigm for woody detritus management. - *Ecol. Bull.*, 49: 269-278.
- HARMON, M. E., FRANKLIN, J. F., SWANSON, F. J., SOLLINS, P., GREGORY, S. V., LATTIN, J. D., ANDERSON, N. H., CLINE, S. P., AUMEN, N. G., SEDELL, J. R., LIENKAEMPER, G. W., CROMACK, K., CUMMINS K. W. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. - *Advances in Ecological Research*, 15: 133-302.
- HARMON, M. E., FRANKLIN, J. F. (1989): Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. - *Ecology*, 70, 48-49.
- HARMON, M. E., CHEN, H. (1991): Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems: Changbai Mountain Biosphere Reserve, People's Republic of China, and H. J. Andrews Experimental Forest, U.S.A. - *BioScience*, 41: 604-610.
- HARMON, M. E., KRANKINA, O. N., SEXTON, J. (2000): Decomposition vectors: a new approach to estimating wood detritus decomposition dynamics. - *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 76-84.
- HEURICH, M. (2001): Waldentwicklung im montanen Fichtenwald nach großflächigem Buchdruckerbefall im Nationalpark Bayerischer Wald. In: Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Nationalpark Bayerischer Wald, Wissenschaftliche Reihe 14. - pp. 99-177.
- HOFGAARD, A. (1993): Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. - *Journal of Vegetation Science*, 4: 773-782.
- HØILAND, K., BENDIKSEN, E. (1997): Biodiversity of wood-inhabiting fungi in a boreal coniferous forest in Sør-Trøndelag County, Central Norway. - *Nordic Journal of Botany*, 16: 643-659.
- HOLEC, J., BERAN M. [eds.] (2006): Červený seznam hub (makromycetů) České republiky. - *Příroda* (Praha), 24: 1-282.
- HOLEKSA, J. (1998): Rozpad drzewostanu i odnowienie swierka a struktura i dynamika karpackiego boru górnośląskiego. - *Monographie Botanicae*, Vol. 82, Łódź, 210 p.
- HOLEKSA, J. (2001): Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. - *Forstw. Cbl.*, 120: 256-270.

- HOLEKSA, J. (2003): Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. - *Plant Ecology*, 168: 57-67.
- HOLEKSA, J., SANIGA, M., SZWAGRZYK, J., DZIEDZIC, T., FERENC, S., WODKA, M. (2007): Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. - *European Journal of Forest Research*, 126: 303-313.
- HORAK E. (2005): Röhrlinge und Blätterpilze in Europa. 6., (völling neu bearbeitete Auflage fußend auf Moser, 5. Auflage (1983): Kleine Kryptogamenflora, Band II, Teil b2. Gustav Fisher Verlag) Elsevier, Spektrum Akademischer Verlag, München.
- HORNGER, G., OHLSON, M., ZACKRISSON, O. (1997): Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forest. - *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1015-1023.
- HORT, L., VRŠKA, T. (1999): Podíl odumřelého dřeva v pralesovitých útvarech ČR. In: VRŠKA, T. (ed.) Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech. Sborník příspěvků ze semináře s exkurzí konaného 8. - 9. října 1999 v Národním parku Podyjí, Znojmo. - pp. 75-86.
- HUNZIKER, U., BRANG, P. (2005): Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. - *Forest Ecology and Management*, 210: 67-79.
- CHRISTENSEN, M., HAHN, K., MOUNTFORD, E. P., ÓDOR, P., STANDOVÁR, T., ROZENBERGAR, D., DIACI, J., WIJDEVEN, S., MEYER, P., WINTER, S., VRŠKA, T. (2005): Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. - *Forest Ecology and Management*, 210: 267-282.
- JAKUŠ, R. (2002): Stanovisko k problematice odumierania lesa a ochranných opatrení v oblasti rezervácie Trojmezna v NP Šumava. - [www.sos-sumava.cz/indexy/posudjakus.htm]
- JANKOVSKÝ, L., VÁGNER, A., APLTAUER, J. (2002): The decomposition of wood mass under conditions of climax spruce stands and related mycoflora in the Krkonoše Mountains. - *Journal of Forest Science*, 48: 70-79.
- JANKOVSKÝ, L., LIČKA, D., JEŽEK, K. (2003): Inventory of dead wood in the Kněhyně-Čertův mlýn National Nature Reserve, the Moravian - Silesian Beskids. - *Journal of Forest Science*, 50: 171-180.
- JEHL, H. (2001): Die Waldentwicklung nach Windwurf in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. In: Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Nationalpark Bayerischer Wald, Wissenschaftliche Reihe, Vol. 14. pp. 49-99.
- JELÍNEK, J. (1997): Historický průzkum - Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava. - Ms. [Správa Národního Parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava, Vimperk] 268 p.
- JEŽEK, K. (2002): Množství odumřelého dřeva a přirozeného zmlazení na něm v horském lese. In: Současné trendy v pěstování lesů. - ČZU, Praha, pp. 33-38.
- JEŽEK, K. (2004): Contribution of regeneration on dead wood to the spontaneous regeneration of a mountain forest. - *Journal of Forest Science*, 50: 405-414.
- JONÁŠOVÁ, M., PRACH, K. (2004): Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. - *Ecological Engineering*, 23: 15-27.
- JONÁŠOVÁ, M., MATĚJKOVÁ, I. (2007): Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. - *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1907-1914.
- JONSSON, B. G. (2000): Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. - *Journal of Vegetation Science*, 11: 51-56.
- KORPEL, Š. (1989): Pralesy Slovenska. - Veda, Bratislava, 328 p.
- KORPEL, Š. (1993): Dynamics of natural spruce forest in the Western Tatras on the example of the state nature reserve Kotlový Žlab. - *Zborník Prác o TANAP*, 33: 193-225.
- KORPEL, Š. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 310 p.
- KORPEL, Š. (1997). Totholz in Naturwäldern und Konsequenzen für Naturschutz und Forstwirtschaft. - *Forst Holz*, 52 (21): 619-624.

- KOWALSKI, T., KEHR, R. D. (1997): Fungal endophytes of living branch bases in several European tree species. In: REDLIN, S. C., CARRIS, L. M. [eds.] Endophytic Fungi in Grasses and Woody Plants. - APS Press - The American Phytopathological Society, St. Paul (Minnesota), pp. 67-86.
- KRANKINA, O. N., HARMON, M. E. (1995): Dynamics of dead wood carbon pool in northwest Russian boreal forest. - *Water Resour. Rev.*, 6: 161-177.
- KRANKINA, O. N., HARMON, M. E., KUKUEV, Y. A., TREFEILD, R. F., KASHPOR, N. N., KRESNOV, V. G., SKUDIN, V. M., PROTASOV, N. A., YATSKOV, M., SPYCHER, G., POVAROV, D. (2002): Coarse woody debris in forest regions of Russia. - *Canadian Journal of Forest Research*, 32: 768-778.
- KRAUS, L. (1999): Šetření objemu nezpracovaného dřeva v lesích na území ČR. In: VRŠKA, T. [ed.] Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech. Sborník referátů NP Podyjí, Vranov nad Dyjí. - pp. 69-74.
- KRUYNS, N., FRIES, C., JONSSON, B. G., LAMAS, T., STAHL, G. (1999): Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. - *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 178-186.
- KRUYNS, N., JONSSON, B. G. (1999): Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. - *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 1295-1299.
- KRUYNS, N., JONSSON, B.G., STAHL, G. (2002): A stage-based matrix model for decay-class dynamics of woody debris. - *Ecological Applications*, 12: 773-781.
- KUPFERSCHMID ALBISETTI, A. D., BRANG, P., SCHONENBERGER, W., BUGMANN, H. (2003): Decay of *Picea abies* snag stands on steep mountain slopes. - *Forestry Chronicle*, 79: 247-252.
- KUULUVAINEN, T., SYRJANEN, K., KALLIOLA, R. (1998): Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. - *Journal of Vegetation Science*, 9: 563-574.
- LEE, P.C., CRITES, S., NIETFELD, M., NGUYEN, H., STELFOX, B. J. (1997): Characteristics and origin of deadwood material in aspen-dominated boreal forests. - *Ecological Applications*, 7: 691-701.
- LEPŠOVÁ, A. (2001): Ectomycorrhizal system of naturally established Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] seedlings from different microhabitats - forest floor and coarse woody debris. - *Silva Gabreta*, 7: 223-234.
- LEPŠOVÁ, A. (2008): Diverzita a ekologie hub - makromycetů v horských porostech na Šumavě a v České republice (literární přehled). - 25 p. [www.infodatasys.cz/biodivkrsu/reserse_makromyc.pdf]
- LEPŠOVÁ, A., MATĚJKA K. (2009): Makromycety ve výškovém transektu na vrcholu Plechý (Šumava) II. - 9 p. [www.infodatasys.cz/biodivkrsu/rep2008_makromyc.pdf]
- LIČKA D. (2002): Význam tlejícího dřeva v podmínkách NPR Kněžhyně - Čertův mlýn v Moravskoslezských Beskydech. - Ms. [Diplomová práce, Mendelova zemědělská a lesnická univerzita Brno, Lesnická a dřevařská fakulta] 159 p.
- LILJA, S., WALLENIS, T., KUULUVAINEN, T. (2006): Structure and development of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia. - *Ecoscience*, 13: 181-192.
- LINDBLAD, I. (1998): Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce: relations to forest management and substrate quality. - *Nord. J. Bot.*, 18: 243-255.
- LUSCHKA, N. (1993): Die Pilze des Nationalparks Bayerischer Wald im bayerisch-böhmischen Grenzgebirge. - *Hoppea*, 53: 5-363.
- LINDEMAYER, D. B., FRANKLIN, J. F., BURTON, P. J. (2008): *Salvage Logging and Its Ecological Consequences*. - Island Press, 272 p.
- MATĚJKA, K. (2007): Management biodiversity v Krkonoších a na Šumavě - zpráva spolucestitele za rok 2006. - 25p. [www.infodatasys.cz/biodivkrsu/IDSreport2006.pdf]
- MASER, C., TRAPPE, J. M. (1984): The seen and unseen world of the fallen tree. - USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-164, 54 p.
- MASER, C., TARRANT, R. F., TRAPPE, J. M., FRANKLIN, J. F. (1998): From the forest to the sea: a story of the fallen tree. - USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-229, 153 p.
- MATTIS, E., JONSSON, B. G. (2001): Spatial pattern of downed logs and wood-decaying fungi in an old-growth *Picea abies* forest. - *Journal of Vegetation Science*, 12: 609-620.
- MCCULLOUGH, H. A.: Plant succession on fallen logs in a virgin spruce-fir forest. *Ecology*, 29, 1948, s. 508-513

- MERGANIČ, J., VORČÁK, J., MERGANIČOVÁ, K., ĎURSKÝ, J., MIKOVÁ, A., ŠKVARENINA, J., TUČEK, J., MINDÁŠ, J. (2003): Monitoring diverzity horských lesov severnej Oravy. - Tvrdošín, EFRA, 200 p.
- MÍCHAL, I. (1983): Dynamika přírodního lesa I-VI. - Živa, 31: 1-6, 8-13, 48-53, 85-88, 128-133, 163-168, 233-238.
- MÍCHAL, I., PETŘÍČEK, V. [eds.] (1999): Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. - Agentura ochrany přírody a krajiny v ČR, Praha, 714 p.
- MOSER, K. (2000): Diameter structure as an indicator of the forest state and of the future forest development. In: Monitoring, výzkum a management ekosystémů Národního parku Šumava, Kostelec nad Černými lesy. - ČZU, Praha, pp. 107-113.
- MOTTA, R., BERRETTI, R., LINGUA, E., PIUSSI, P. (2006): Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. - Forest Ecology and Management, 235: 155-163.
- NAESSET, E. (1999a): Decomposition rate constants of *Picea abies* logs in southeastern Norway. - Canadian Journal of Forest Research, 29: 372-381.
- NAESSET, E. (1999b): Relationship between relative wood density of *Picea abies* logs and simple classification systems of decayed coarse woody debris. - Scand. J. For. Res., 14: 454-461.
- NARUKAWA, Y., IIDA, S., TANOUCI, H., ABE, S., YAMAMOTO, S. I. (2003): State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. - Ecological research, 18: 267-277.
- OHLSON, M., SODERSTROM, L., HORNBERG, G., ZACKRISSON, O., HERMANSSON, J. (1997). Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. - Biological Conservation, 81: 221-231.
- POUSKA, V. (2001): Výskyt dřevokazných hub ve vztahu k vlastnostem dřeva smrku ztepilého na Šumavě. - Ms. [Bc. Thesis, Biologická fakulta JČU, České Budějovice] 42 p.
- POUSKA, V. (2005): Tlející dřevo smrku a výskyt hub na Trojmezné hoře na Šumavě. - Ms. [Mgr. Thesis, Biologická fakulta JČU, České Budějovice] 40+10 p.
- PRŮŠA, E. (1982): Kurzgefasste Ergebnisse von Untersuchungen einiger Urwaldbestände in Böhmen und Mähren. In: MAYER, H. [ed.] Urwald-Symposium. - Wien, pp. 81-92.
- PRŮŠA, E. (1990): Přirozené lesy České republiky. - Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 246 p.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2007): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing (Vienna). - [<http://www.R-project.org>]
- RAYNER, A. D. M., BODDY, L. (1988): Fungal Communities in the Decay of Wood. In: ATLAS, R. M., JONES, J. G., JØRGENSEN, B. B. (eds.) Advances in microbial ecology. - Plenum Press, New York.
- RENVALL, P. (1995): Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. - Karstenia, 35: 1-51.
- ROUVINEN, S., KUULUVAINEN, T., Karjalainen, L. (2002): Coarse woody debris in old *Pinus sylvestris* dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. - Canadian Journal of Forest Research, 12: 2184-2200.
- RYPÁČEK, V. (1957): Biologie dřevokazných hub. - Nakladatelství ČSAV, Praha, 209 p.
- RYVARDEN, L., GILBERTSON, R. L. (1993): European Polypores. Part 1. Abortiporus - Lindtneria. Synopsis Fungorum 6. - Fungiflora, Oslo, 387 p.
- RYVARDEN, L., GILBERTSON, R. L. (1994): European Polypores. Part 2. Meripilus - Tyromyces. Synopsis Fungorum 7. - Fungiflora, Oslo, 356 p.
- SANIGA, M. (2001): Dynamika zmeny podielu mrtveho dreva v smrkovom pralese v rámci jeho vývojového cyklu. - Acta Facultatis Forestalis, Zvolen (Slovakia), 43: 295-308.
- SANIGA, M., SCHÜTZ, J. P. (2001): Dynamics of changes in dead wood share in selected beech virgin forests in Slovakia within their development cycle. - Journal of Forest Science, 47: 557-565.
- SCHMIDT-VOGT, H. (1985): Struktur und Dynamik natürlichen Fichtenwälder in der borealen Nadelwaldzone. - Schweiz. Zeitschr. Forstw. 136/12: 977-944

- SCHWARZE, F. W. M. R., ENGELS, J., MATTHECK, C. (2000): Fungal Strategies of Wood Decay in Trees. - Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York, 185 p.
- SIITONEN, J., MARTIKAINEN, P., PUNTTILA, P., RAUH, J. (2000): Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. - *Forest Ecology and Management*, 128: 211-225.
- SPETICH, A. M. (2002): Coarse woody debris of a prerestoration shortleaf pine-bluestem forest. In: Outcalt, K.W. [ed.] Proceedings of the eleventh biennial southern silvicultural research conference. - U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, Gen. Tech. Rep. SRS-48. Asheville (NC), 622 p.
- SPIES, T. A., FRANKLIN, F. J., THOMAS, T. B. (1988): Coarse woody debris in Douglas-Fir forests of western Oregon and Washington. - *Ecology*, 69: 1689-1702.
- STEVENS, V. (1997): The ecological role of coarse woody debris: an overview of the ecological importance of CWD in B. C. forests. - Res. Br., B.C.Min. For., Victoria, B.C. Work. Pap. 30/1997.
- STOKLAND, J., KAUSERUD, H. (2004): *Phellinus nigrolimitatus* - a wood-decomposing fungus highly influenced by forestry. - *Forest Ecology and Management*, 187: 333-343.
- STORAUNET, K. O., ROSLSTAD, J. (2002): Tie since death and fall on Norway spruce logs in old-growth and selectively cut boreal forest. - *Canadian Journal of Forest Research*, 32: 1081-1812.
- STURTEVANT, B. R., BISSONNETTER, J. A., LONG, J. N., ROBERTS, D. W. (1997): Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. - *Ecological Applications*, 7: 702-712.
- SVERDRUP-THYGESON, A., LINDENMAYER, D. B. (2003): Ecological continuity and assumed indicator fungi in boreal forest: the importance of the landscape matrix. - *Forest Ecology and Management*, 174: 353-363.
- SVOBODA, M. (2003a): Biological activity, nitrogen dynamics, and chemical characteristics of the Norway spruce forest soils in the National Park Šumava (Bohemian Forest). - *Journal of Forestry Science*, 49: 302-312.
- SVOBODA, M. (2003b): Tree layer disintegration and its impact on understory vegetation and humus forms state in the Šumava National Park. - *Silva Gabreta*, 9: 201-216.
- SVOBODA, M. (2005): Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. - *Silva Gabreta*, 11: 43-62.
- SVOBODA, M. (2005): Množství a struktura tlejícího dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezí. - *Zprávy lesnického výzkumu*, 50: 33-45.
- SVOBODA, M. (2006): Rekonstrukce režimu narušení (disturbancí) horského smrkového lesa na základě historických podkladů. In: *Historie a vývoj českých lesů, ČZU v Praze, 17.10.2006, Srní*. - pp. 81-84.
- SVOBODA, M., POUŠKA, V. (2008): Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. - *Forest Ecology and Management*, 255: 2177-2188.
- SVOBODA, M. (2007): Les ve druhé zóně v oblasti Trojmezí není hospodářskou smrčínou: změni se management dřívě než vznikne rozsáhlá asanovaná plocha? - *Silva Gabreta*, 13: 171-187.
- SZEWCZYK, J., SZWAGRZYK, J. (1991): Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. - *Vegetatio*, 122: 37-46.
- ŠTÍCHA, V., ZAHRADNÍK, D. (2009): Charakter přirozené obnovy a povrchového humusu v NP Šumava ve vztahu k mikrostanovišti. - 5 p. [www.infodatasys.cz/biodivkrsu/rep2008_sticha.pdf]
- TARASOV, M. E., BIRDSEY, R. A. (2001): Decay rate of potential storage of coarse woody debris in the Leningrad Region. - *Ecological Bulletins*, 49: 137-147.
- TRISKA, F. J., CROMAK, K. (1980): The role of wood debris in forests and streams. In: WARING, R. H. (ed.) *Forests, fresh perspectives from ecosystem analysis. Proceedings of the 40th Annual Biology Colloquium*. - Oregon State University Press, Corvallis, 199 p.
- VACEK, S. (1982): Ekologické aspekty dekompozice biomasy v autochtonních ochranných smrčínách. - *Zprávy lesnického výzkumu*, 27(2): 5-11.

- VACEK, S. (1999): Ekologické aspekty dekompozice dřeva v autochtonní smrčině. In: VRŠKA, T. (ed.) Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech. Sborník příspěvků ze semináře s exkurzí konaného 8. - 9. října 1999 v Národním parku Podyjí, Znojmo. - pp. 49-60.
- VRŠKA, T. (1998): Prales Salajka po 20 letech (1974-1994). - *Lesnictví-Forestry*, 44: 153-181.
- VRŠKA, T., HORT, L., ODEHNALOVA, P., ADAM, D. (1999): Prales Žákova Hora po 21 letech (1974-1995). - *Journal of Forest Science*, 45: 392-418.
- VRŠKA, T., HORT, L., ODEHNALOVA, P., ADAM, D. (2000a): Prales Polom po 22 letech (1973-1995). - *Journal of Forest Science*, 46: 151-178.
- VRŠKA, T., HORT, P., ODEHNALOVÁ, D., HORAL, D. (2000b): Prales Mionší - historický vývoj a současný stav. - *Journal of Forest Science*, 46: 411-424.
- VRŠKA, T., HORT, L., ODEHNALOVA, P., ADAM, D., HORAL, D. (2001a): The Razula virgin forest after 23 years (1972-1995). - *Journal of Forest Science*, 47: 15-37.
- VRŠKA, T., HORT, L., ODEHNALOVÁ, P., ADAM, D., HORAL, D. (2001b): The Milesice virgin forest after 24 years (1972-1996). - *Journal of Forest Science*, 47: 255-276.
- VRŠKA, T., HORT, L., ODEHNALOVÁ, P., HORAL, D., ADAM, D. (2001c): The Boubín virgin forest after 24 years (1972-1996) development of tree layer. - *Journal of Forest Science*, 47: 439-459.
- ZIELONKA, T., NIKLASSON, M. (2001): Dynamics of dead wood and regeneration pattern in natural spruce forest in the Tatra Mountains, Poland. - *Ecol. Bull.*, 49: 159-163.
- ZIELONKA, T. (2006a): Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine forests of the western Carpathians, Poland. - *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2614-2622.
- ZIELONKA, T. (2006b): When does dead wood turn into a substrate for spruce regeneration? - *Journal of Vegetation Science*, 17: 739-746.