

Mrtvé dřevo – přehled dosavadních poznatků

Míroslav Svoboda

Tlející dřevo – jeho význam a funkce v lese

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 tlejících ležících klád je na první pohled jedním z hlavních rozdílů mezi lesem přírodním a hospodářským. Zatímco v přírodních lesích se nalézá v závislosti na fázi vývoje až několik stovek m³ tlejícího dřeva, v hospodářských lesích je objem tlejícího dřeva minimální. Podle předběžných výsledků NIL v ČR 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.

Podle velkého množství různého druhu studií má tlející dřevo několik významných funkcí v lesních ekosystémech. Za nejzákladnější funkce pravděpodobně patří tyto:

- produktivita lesních porostů,
- ovlivnění různorodosti a struktury biotopů v lesních ekosystémech a ovlivnění biologické diverzity všech složek lesních ekosystémů,
- ovlivnění tvaru, funkce a struktury vodních toků v lesních porostech a morfologie svahů,
- ovlivnění dlouhodobého koloběhu uhlíku v lesních ekosystémech.

Jedna z nejvíce diskutovaných funkcí tlejícího dřeva je jeho vztah k biologické diverzitě různých druhů organismů v lesních ekosystémech. Podle nejrozumnějších studií je 30 – 40 % všech organismů žijících v lese závislých na tlejícím dřevě ve všech jeho formách a starých stromech. Absence těchto základních strukturálních znaků v lese má za následek vymizení těchto skupin organismů z lesa a následně pokles biologické diverzity.

Malé zastoupení tlejícího dřeva a starých stromů v lesích není jen problémem Česka. Obecně všechny lesnické rozvinuté země střední a západní Evropy mají s tímto fenoménem problém. Čím vyspělejší LH, tím menší je množství tlejícího dřeva v lese. Souvisí to pravděpodobně s intenzitou a organizovaností LH, tradiční péčí o sanitární čistotu lesa jako jednoho z předpokladů úspěšného hospodaření a také vysokým konzervatismem LH v Česku. Dále je nutno si uvědomit, že tradiční přírodě blízké obhospodařování nezajistí dostatečné množství tlejícího dřeva v lese. Například ve Švýcarsku, které je považováno za zemi z nejvíce rozvinutým LH a kde jsou ze zákona vyloučeny holoseče se objem tlejícího dřeva 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 lesích Česka. Tyto kroky by se měli lišit v závislosti na typu vlastnictví lesa (lesy státní versus soukromé) a hlavním cíli managementu (lesy hospodářské, ochranné a zvláštního určení). Zvláštní pozornost by měla být věnována lesům, které jsou v nějakém režimu ochrany přírody nebo spadají do sítě NATURA.

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 klády na povrch lesní půdy jsou přirozenou a důležitou součástí přírodních lesů. Mnohé studie ukázaly, že tlející dřevo hraje důležitou roli při vytváření habitatů pro různé druhy organismů v terestrických ekosystémech a tak 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; Krusys et al. 1999; Krusys & 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 Canady. 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 známy 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 odumřelé dřevní hmoty byly detailně rozebírány. Stevens et. al (1997) uvádí přehled nejdůležitějších ekologických rolí mrtvého dřeva. Ekologický význam mrtvého dřeva v lesních ekosystémech je možno rozdělit do několika kategorií:

- produktivita lesních porostů
- ovlivnění různorodosti a struktury biotopů v lesních ekosystémech a ovlivnění biologické diverzity všech složek lesních ekosystémů
- ovlivnění tvaru, funkce a struktury vodních toků v lesních porostech a morfologie svahů
- ovlivnění dlouhodobého koloběhu uhlíku v lesních ekosystémech.

Význam jednotlivých funkcí mrtvého 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 mrtvá dřevní hmota v lesních porostech.

a. Vztah mrtvého dřeva a produktivity lesních porostů

V závislosti na klimatických podmínkách a na typu a stavu lesních ekosystémů, mrtvá dřevní hmota může ovlivnit produktivitu lesních porostů následujícím způsobem:

- 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 mrtvá dřevní hmota 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 organické hmoty na půdním povrchu a v půdním profilu jsou těsně spjaty s cyklem živin (Green et al., 1993) Omezený výskyt nebo nedostatek mrtvé dřevní hmoty v lesních porostech může přirozený cyklus živin výrazně narušit. Některé druhy půdních organismů podílejících se na rozkladu organické hmoty jsou na výskytu odumřelé dřevní hmoty značně závislé; nedostatek odumřelé dřevní hmoty v lesních porostech může způsobit jejich vymizení a negativně tak ovlivnit cyklus živin (Saniga a Schutz, 2001). Akumulace velkého množství mrtvého dřeva v přírodních lesích, je jednou z hlavních příčin odlišného cyklu živin v hospodářských lesích v porovnání s lesy přírodními (FRANKLIN et al., 1981). Biologická aktivita, vodní režim a sorpční komplex (obsah organické hmoty v půdě) lesních půd jsou výrazně ovlivněny s klesajícím množstvím mrtvého dřeva v lesních ekosystémech. Význam mrtvého dřeva pro obnovu lesních dřevin je všeobecně znám. Především v horských lesích na některých stanovištích, je obnova smrku ztepilého vázána převážně na mrtvé dřevo (Svoboda, 2002). Význam rozkládající se mrtvé dřevní hmoty pro vývoj kořenů a ektomykorhiz semenáčků je v současné době řešen v rámci projektu probíhající na území NP Šumava (Lepšová et al., 2001). Biologická rozmanitost ektomykorhizních hub v lesních půdách je zmiňována ve vztahu k zdravotnímu stavu lesních ekosystémů (Stevens et al. 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.

b. Biologická diverzita a různorodost stanoviště ve vztahu k výskytu dřevní hmoty v lese

Biologická rozmanitost rostlin a živočichů v lesních ekosystémech v závislosti na výskytu mrtvé dřevní hmoty patří pravděpodobně k neznámějším a některými autory považovanou za nejvýznamnější funkci mrtvé dřevní hmoty. V přírodních lesích se vyvinula během jejich fylogenetického vývoje široká škála ekologických vztahů, kdy jednotlivé části lesního ekosystému jsou vzájemně závislé. Mrtvá dřevní hmota je toho příkladem; pokles zastoupení mrtvého dřeva v lesních porostech může vést k vymizení velkého množství organismů z lesních ekosystémů. Randuška et al. (1986) uvádí, že 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 dřevní hmoty v přírodních lesích je vytváření nejrůznějších typů biotopů značné diverzity uvnitř fytocenózy, což je přirozený dynamický proces, směřující proti vytváření homogenních fytocenóz. Tak vzniká velká druhová diverzita a vytváří se mozaikovitá struktura fytocenóz, 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 odumřelé dřevní hmoty v lesních ekosystémech byl nejdůležitější faktor ovlivňující biodiverzitu přírodních lesů ve Švédsku. Výskyt velkého množství druhů vyšších rostlin, mechů, lišejníků a hub byl přímo závislý na množství a přítomnosti mrtvého dřeva v lese. Význam mrtvé dřevní hmoty pro existenci a přežívání velkého množství druhů menších savců, ptáků a členovců v lesních ekosystémech byl také prokázán v mnoha studiích (Stevens et al. 1997; Spetich, 2002; Bull et al., 1999; Franklin et al., 1981; Ecke et al., 2001). V hospodářských lesích je výskyt a přežívání některých druhů hmyzu a nižších organismů (půdní bakterie, aktinomycety a houby) umožněno a přímo závislé na přítomnosti mrtvého dřeva.

c. Vztah mrtvého dřeva a geomorfologie povrchu lesních půd a malých vodních toků

Mechanické a fyzikální vlastnosti mrtvé dřevní hmoty velkých dimenzí významným způsobem ovlivňují geomorfologie lesních půd a malých vodních toků v lesních ekosystémech (Stevens et. al, 1997). Na povrchu lesních půd odumřelá dřevní hmota přispívá k:

- zvýšení stability svahů
- zvýšení stability půdního povrch, prevence půdní eroze a kontrola povrchového odtoku
- ovlivnění charakteru malých vodních toků v lesních porostech

Obzvláště na prudkých svazích může mít mrtvé 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 – vstup tlejícího dřeva do ekosystému

Vstup tlejícího dřeva do 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 ranných fází sekundární a cyklické sukcese jsou to především stromy slabších dimenzí, které odumírají a vytvářejí tlející dřevo ve formě stojících souší nebo ležících klád. Tlející dřevo ve formě souší a ležících klád 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 tlejícího dřeva. V ekosystémech, kde je hlavním narušujícím faktorem 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 gradací některého druhu hmyzu vytváří v ekosystému v závislosti na intenzitě hmyzí gradace 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 ležících tlejících klád. Na rozdíl od vývrátů ale mají takto vzniklé ležící klády jiné kvalitativní vlastnosti, protože např. kůra a většina 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 kterým dochází k 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 tlejícího dřeva má v přírodním lesním ekosystému. Zejména v případě vztahu tlející dřevo – biologická diverzita je znalost procesu vytváření kvalitativních a kvantitativních charakteristik tlejícího dřeva v přírodním lese nezbytná pochopení funkce tlejícího dřeva jako substrátu nutného pro udržitelné 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 dynamikou stromového patra daného lesního ekosystému. Existují dva základní modelové příklady dynamiky lesa a tedy cyklu tlejícího dřeva:

(A) První model popisuje stav, kdy se lesní ekosystém se 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 relativní rovnováze i na relativně malých plochách (desítky hektarů). K rozpadu hlavního stromového patra dochází na relativně 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 nebo Dán.

(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 ani na plochách řádově stovek hektarů. 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. Podle nejnovějších vědeckých prací by dynamika horských smrkových lesů střední Evropy mohla v některých oblastech odpovídat tomuto modelu (citace). 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 (citace).

Znalost 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 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 – vývrát 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 vznikající substrát. Konečně proces zvětrávání tlejícího dřeva je výsledek působení látek které jsou transportovány atmosférou a reagují s povrchem tlejícího dřeva.

Intenzita rozkladu 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
- pozice (dotyk s půdou)
- hlavním procesem rozkladu (fragmentace, respirace, vyplavování)
- stanovištním 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 neznámější 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 porovnávají 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

$$V(t)=V_0 e^{-k t}$$

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 drvo-rozkladných hub

Významný podíl na rozkladu dřeva mají nejen houby, ale i hmyz (např. Graham 1925). Ke konci rozkladu zřejmě přibývá bakterií a dřevo se nakonec stává součástí půdy. Rozkládání dřeva ovlivňují také lišejníky, mechrosty, byliny a semenáčky dřevin (Vacek 1982). 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 osídlující dřevo v prvním sledu, které již během odumírání stromů využívají snadno dostupné látky z cytoplazmy buněk, 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 zřetelně 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 – 5,9 % (Tarasov et Birdsey 2001, Næsset 1999). 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 1999, 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 podlehllo hnědé hnilobě. Vysvětlují to tak, že houby způsobující bílou hnilobu mají tendenci nechávat si malý stabilní zbytek substrátu. Podle údajů dostupných v těchto pracích se konstanta úbytku biomasy při průměrné roční teplotě 3,5 °C, jaká je na Trojmezí, pohybuje mezi 0,03 a 0,04. Tyto údaje však pocházejí z boreálních oblastí, kde jsou značně nižší srážky a kratší vegetační sezóna než ve střeoevropských horách. Průměrné roční srážky se ve studii z Norska i severozápadního Ruska pohybovaly v podobném rozmezí, mezi 500 a 820 mm (Næsset 1999, Harmon et al. 2000, Tarasov et Birdsey 2001), zatímco na Trojmezí jsou 1200 mm (Novák et al. 1999). Rozsah průměrných teplot je v boreálních oblastech větší než na Šumavě, i když roční průměr může být podobný; průměrné teploty na Churáňově: červenec 12,9 °C a leden – 4,1 °C (www 1).

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 vývrátů až 145 let, u zlomů v patě až 80 let a u kmenových zlomů až 35 let. Ve většině případů, kromě vývrátů, však rozklad před zlomením už nějakou dobu probíhá.

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 kládách 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 napadených kůrovcem 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 diverzita hlavních druhů hub podléjících se na rozkladu tlejícího dřeva

Tlející dřevo je jedním z klíčových faktorů biologické diverzity lesních ekosystémů (Harmon et al. 1986; Kruys & Jonsson 1999; Mattis & Jonsson, 2001). Následkem intenzivního lesnického hospodaření v minulých dvou stoletích, množství tlejícího dřeva v lesích Česka se 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 diverzity, ale také z hlediska dynamiky rozkladu dřeva. Dřevo-rozkládající houby jsou hlavním rozkladačů 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 vliv 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 diverzitu 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 diverzity 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 středoevropských lesů. Proces rozkladu např. smrku (*Picea abies* (L.) Karst.) byl studován hlavně v boreálních lesích Skandinávie (Naesset 1999a; Jonsson 2000; Kruys 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 ležících klád se podstatně lišily. Pro tyto rozdíly mezi jednotlivými studiemi zatím neexistuje jasné vysvětlení (Storaunet & Roslstad 2000). V horských lesích střední Evropy existuje zatím omezený počet studií. (Dopsat Polák).

Podle výsledků různých studií trvá rozklad smrkových klád v přírodních lesích od 40 to 100 let (Hofgaard 1993; Naesset 1999b; Jonsson 2000; Kruys et al. 2002; Storaunet & Rolstad 2002). Podle Storaunet & Rolstad (2002). 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 kládami ((Storaunet & Rolstad 2002). Podle Kruys 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 ataku 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 věrohodné 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 jehličnaných lesů je klíčení semen a odrůstání semenáčků vázáno na ležící tlející klády (Harmon et al. 1986). Tento fenomén byl popsán jak v boreálních tak temperátních lesích (Harmon & Franklin, 1989; Szewczyk & Szwagrzyk 1996). Úzké spojení mezi semenáčky stromů a tlejícím dřevem indikuje, že uchycení a odrůstání stromů může být limitováno rozsahem tlejícího dřeva (Harmon 1987; Harmon 1989) a že ležící tlející dřevo tak může hrát klíčovou roli v dynamice boreálních a temperátních lesů. Ačkoli v přírodních lesích se na povrchu půdy nalézá 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 kládách, ale odrůstání semenáčků 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.

3. Tlející dřevo v přírodních smíšených smrko-buko-jedlových lesích střední Evropy

Množství tlejícího dřeva ve smíšených sm-bk-jd lesích v lokalitách označovaných jako lesy přírodní, případně původní podle Christensen silně kolísá. Objem tlejícího dřeva ve vybraných lokalitách Česka a Slovenska kolísal od 58 do 287 m³ ha⁻¹. Výrazně také kolísal poměr mezi objemem souší versus ležící klády. 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 1. Množství tlejícího dřeva ve vybraných smíšených sm-bk-jd lesích v chráněných lokalitách Česka a Slovenska (podle Christensen et al. 2005)

| Lokalita | Plocha (ha) | Vznik rezervace | Datum sběru dat | Souše (m ³ /ha) | Klády (m ³ /ha) | Suma tlející dřevo (m ³ /ha) | Podíl tlejícího dřeva z objemu živých stromů (%) | Zdroj |
|------------------|-------------|-----------------|-----------------|----------------------------|----------------------------|---|--|--|
| Boubín | 47 | 1858 | 1996 | 74 | 185 | 258 | 30 | Vrška et al. (2001c) |
| Milešický prales | 10 | 1948 | 1996 | 52 | 101 | 153 | 24 | Vrška et al. (2001b) |
| Mionší | 171 | 1933 | 1994 | 63 | 108 | 172 | 26 | Vrška et al. (2000b) |
| Polom | 19 | 1955 | 1995 | 49 | 104 | 152 | 23 | Vrška et al. (2000a) |
| Razula | 24 | 1933 | 1995 | 89 | 199 | 287 | 35 | Vrška et al. (2001a) |
| Salajka | 22 | 1956 | 1994 | 89 | 159 | 248 | 47 | Vrška (1998) |
| Stožec | 53 | 1989 | 1974 | | | 63 | 9 | Průša (1982, 1985) |
| V. Klučí | 25 | 1953 | 2000 | 54 | 169 | 223 | 30 | Odehnalová (2001) |
| Žákova hora | 38 | 1933 | 1995 | 33 | 114 | 147 | 23 | Vrška et al. (1999) |
| Žořín | 98 | 1838 | 1975 | 54 | 87 | 141 | 19 | Průša (1982, 1985) |
| Badín | 31 | 1913 | 1997 | 42 | 228 | 271 | 46 | Saniga (1999) Saniga a Schütz (2001b) |
| Dobroč | 102 | 1913 | 1998 | 66 | 190 | 256 | 41 | Saniga a Schütz (2001b) |
| Havešová | 171 | 1964 | 1999 | 32 | 70 | 103 | 17 | Saniga a Schütz (2001a) |
| Kyjov | 53 | 1974 | 1993 | 47 | 115 | 162 | 42 | Korpel' (1995), Saniga a Schütz (2001a) |
| Rastun | 18 | | 1983 | 28 | 31 | 58 | 13 | Korpel' (1992, 1997) |
| Rozok | 67 | 1964 | 1999 | 28 | 96 | 124 | 18 | Saniga a Schütz (2001a) |
| Sitno | 45 | 1951 | | 24 | 62 | 86 | 17 | Korpel' (1997) |
| Stužica | 218 | 1965 | 1991 | 51 | 40 | 91 | 19 | Korpel' (1997) |

4. Tlející dřevo v přírodních smrkových lesích střední Evropy

Podobně jako ve smíšených sm-bk-jd lesích množství tlejícího dřeva v přírodních a původních horských smrkových lesích střední Evropy silně kolísá. Nejmenší objem tlejícího dřeva byl zjištěn na lokalitách v Beskydech a pravděpodobně souvisí s intenzitou managementu v minulosti 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 2. Objem mrtvého dřeva (souše i ležící kmeny) v horském smrkovém lese v horských oblastech střední Evropy (podle Svoboda 2005).

| Lokalita | Objem (m ³ ha ⁻¹) | Zdroj |
|--------------------|--|------------------------|
| Šumava | 142 (41,1) | Svoboda 2005 |
| Krkonoše | 114 | Vacek (1982) |
| Beskydy | 132 | {Jankovsky, 2004 #64} |
| 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 2006 |
| Tatry a Babia Góra | 191 | {Zielonka, 2006 #61} |

5. Tlející dřevo v Krkonoších a na Šumavě

5.1 Inventarizace tlejícího dřeva v Krkonoších a na Šumavě

5.1.1 NP Šumava

Inventarizace tlejícího dřeva v NP Šumava proběhla v letech 1999. Další inventarizace tlejícího dřeva provedla společnost Ifer s.r.o v posledních letech v rámci projektů VaV. V NP Šumava proběhla inventarizace tlejícího dřeva také v rámci národní inventarizace lesa (NIL) provedené ústavem ÚHÚL. Výsledky posledních dvou inventarizací zatím nejsou 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 počáteční 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 klád. V pokročilém stádiu rozkladu se nalézá cca 18 m³ ha⁻¹ tlejícího dřeva.

5.1.2 NP Krkonoše

Zásoba tlejícího dřeva v obou národních parcích v Krkonoších (zpracování dat viz zpráva za spoluřešitele - IDS) silně kolísá v závislosti na lvs a zonaci. 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 diverzity 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 mrtvého dřeva v porostech jsou zkráceny tím, že ve většině porostů se nenachází žádné mrtvé dřevo – v polohách do 6. LVS ČR je to více jak 97 % plochy porostů bez tlejícího dřeva. V porostech 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. Toto je velmi důležitý údaj z hlediska biologické diverzity 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.

5.1.3 Porovnání NP Šumava a Krkonoše

Z dostupných údajů vyplývá, že zásoba tlejícího dřeva v NP Šumava je vyšší. Z hlediska distribuce tlejícího dřeva mezi souše a ležící kmeny a z hlediska kvalitativního je situace v obou parcích podobná. Absolutně převažuje tlející dřevo ve formě stojících souší. 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.

5.2 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 $255 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; objem souší je $155 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, (61 % objemu tlejícího dřeva nebo 41 % objemu živých stromů) a objem klád je $100 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, (39 % tlejícího dřeva). Objem tlejícího dřeva na Trojmezí zaujímá 67 % objemu živých stromů a 40 % celkové zásoby dřeva.

Ze Šumavy Hort a Vrška (1999) uvádějí, že v roce 1996 tlející dřevo v PR Milešický prales (1100 m n. m.) zaujímalo 25 % objemu živých stromů. Objem tlejícího dřeva na Trojmezí zaujímá 67 % objemu živých stromů. Na hektar byl objem živých stromů 567,08 a objem tlejícího dřeva $138,55 \text{ m}^3$. Objem živých stromů na Trojmezí je tedy menší než v Milešickém pralese, ale výčetní kruhová základna živých stromů je na Trojmezí 57,95 oproti $43,122 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ v Milešickém pralese. Tyto lokality však nejsou úplně srovnatelné, protože produkce v Milešickém pralese je pravděpodobně větší a je to smrková bučina (bukové dřevo se rozkládá rychleji než smrkové). Také je zde rozdíl sedmi let a různé aktivity kůrovců. 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 klád $48 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (Škrdla 2003). 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 a kol. (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).

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

Na Trojmezí na kládách 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% klád. Nejhojnější druh způsobující bílou hnilobu byl na Trojmezí *P. viticola*, který se podílel na rozkladu 38,6 % objemu klád. Nejhojnější druh hnědé hniloby byl *D. stillatus*. Ten pravděpodobně rozkládá pouze povrchovou vrstvu dřeva a proto s ním v objemech nepočítám. 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 2002) Na Trojmezí se však vyskytoval velmi málo. *G. sepiarium* má schopnost růst na souších a kládách s malým obsahem vody, které odumřely vlivem imisí, a také na oloupaných kládách ze zásahů proti kůrovcu (Jankovský 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) neuvádí. Druhu *P. viticola* zase nepřipisuje větší význam Jankovský (2002). *P. nigrolimitatus* se na Trojmezí podílel na rozkladu klád 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).

6. Rozdíl v množství tlejícího dřeva v přírodním lese a lese hospodářském

6.1 Množství tlejícího dřeva v lese přírodním a hospodářském

Na základě výsledků mnoha studií je zřejmé, že v přírodních lesích v porovnání s lesy hospodářskými se nachází výrazně vyšší zásoba tlejícího dřeva ve všech 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 klády velkých rozměrů na

povrchu lesní půdy a stojící souše velkých dimenzí, které jsou naopak typické pro boreální a temperátní přírodní lesy. 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 mrtvého dřeva v pralese a lese hospodářském se zabývali především ve Švédsku a Finsku. Lesní hospodářství výrazně ovlivnilo množství a strukturu mrtvého dřeva (nejmenší zásoba a diverzita 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 mrtvého dřeva mezi hospodářským lesem a pralesem. V hospodářském lese byla nalezena nižší zásoba mrtvého dřeva a také jeho diverzita byla nižší. Mrtvé 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 mrtvé dřevní hmoty v hospodářském lese kolem 6,1 m³/ha (Fridman a Walheim, 2002) zatímco v přirozených a přírodních lesích bylo nalezeno v průměru od 20 do 80 m³/ha mrtvého dřeva (Gunnar, 2000). V hospodářských lesích severního Švédska bylo nalezeno průměrně 2,2 m³ ha⁻¹ mrtvého dřeva; velká část zásoby tohoto mrtvého dřeva náležela do tloušťkové třídy 0 - 10 cm (Kruys et al., 1999).

6.2 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 m³ ha⁻¹ mrtvého dřeva. Podle předběžných výsledků NIL v ČR průměrně 6,7 m³ ha⁻¹ ležícího tlejícího dřeva (hroubí). Převážná část tohoto tlejícího dřeva se vyskytuje v mladých porostech (slabá hmota) a v lesích na území národních parků nebo lesů ochranných.

7. Seznam literatury

- 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. *Can. J. For. Res.* 28, 284-290.
- Černý, A., 1989. Parazitické dřevokazné houby. SZN, Praha, 92 pp.
- 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 pp.
- Fridman, J., Wallheim, M., 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 131, 23-26.
- Graham S. A. 1925. The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology* 4: 397-411
- 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., 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. et Cummins K. W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-302
- Harmon M. E., Krankina O. N. et Sexton J. 2000. Decomposition vectors: a new approach to estimating wood detritus decomposition dynamics. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 76-84
- 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. *Can. J. For. Res.* 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., 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology* 70, 48-49.
- 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., 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.
- Hofgaard, A., 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *J. Veg. Sci.* 4, 773-782.
- Holeska, J., 2001. Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstw. Cbl.* 120, 256-270.
- Hort L. et Vrška T. 1999: Podíl odumřelého dřeva v pralesovitých útvarech ČR. p. 75-86 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
- 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.
- Jankovský L., Cudlín P. et Moravec I. 2003: Root decays as a potential predisposition factor of bark beetle disaster in the Šumava Mts. *Journal of Forest Science* 49 (3), 125-132
- Jankovský L., Vágner A. et 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 (2), 70-79
- Jankovský, L. Beránek J., Vágner, A. 2004. Rotten wood and mycoflora in nature reserve Polom, protected landscape area Železné hory. *Journal of Forest Science*, 50, 2004 (3): 118–134
- Jankovský, L., Lička, D., Ježek, K. 2003. Inventory of dead wood in the Kněhyně-Čertův mlýn National Nature Reserve, the Moravian - Silesian Beskids. *J.For.Sci.*, 50, 2004 (4): 171–180.
- Jonsson, B.G., 2000. Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.* 11, 51-56.
- Korpeľ, Š.: Dynamics of natural spruce forest in the Western Tatras on the example of the state nature reserve Kotlový Zlab. *Zborník Prac o TANAP*, 33, 1993, s. 193-225
- Korpeľ, Š.: *Pralesy Slovenska*. Bratislava, Slovenská akadémia vied 1989. 328 s.
- Korpeľ, S., 1992. Ergebnisse der Urwaldforschung für die Waldwirtschaft im Buchen-Ökosystem. *Allgemeine Forst Jagdzeitung* 21, 1148–1152.
- Korpeľ, S., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, p. 310.
- Korpeľ, S., 1997. Totholz in Naturwäldern und Konsequenzen für Naturschutz und Forstwirtschaft. *Forst Holz* 52 (21), 619–624.
- Kowalski T. et Kehr R. D. 1997. Fungal endophytes of living branch bases in several European tree species. 67-86. In: Redlin S.C. et Carris L.M. (eds.) *Endophytic Fungi in Grasses and Woody Plants*. APS Press – The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota
- 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., Trefield, 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. *Can. J. For. Res.*, 32, 768-778.
- Kraus, L. 1999. Šetření objemu nezpracovaného dřeva v lesích na území ČR. In: Vrška ed. Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech. Sborník referátů NP Podyjí, Vranov nad Dyjí. 69 – 74.
- Kruys, 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. *Can. J. For. Res.*, 29, 178-186.
- Kruys, N., Jonsson, B.G., 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Can. J. For. Res.* 29, 1295-1299.
- Kruys, N., Jonsson, B.G., Stahl, G., 2002. A stage-based matrix model for decay-class dynamics of woody debris. *Ecological Applications* 12, 773-781.
- 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.

- Lička D. 2002: Význam tlejícího dřeva v podmínkách NPR Kněhyně – Čertův mlýn v Moravskoslezských Beskydech. 159 p. Diplomová práce, Mendelova zemědělská a lesnická univerzita Brno, Lesnická a dřevařská fakulta
- 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
- Maser, C., Steven, P.C., Cromak, K., Trappe, J.M., Hansen, E., 1988. What we know about large trees that fall to the forest floor. In: *From the forest to the sea: a story of fallen trees*. C. Maser, R. F. Tarrant, J. M. Trappe, J. F. Franklin (eds.), 1988. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-229. 153 pp.
- 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 pp.
- 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.
- Merganič, J., Vorčák, J., Merganičová, K., Ďurský, J., Miková, A., Škvarenina, J., Tuček, J., Mindáš, J.: Monitoring diversity horských lesův severnej Oravy. *Tvrdošín, EFRA 2003*. 200 pp.
- Naesset, E., 1999a. Decomposition rate constants of *Picea abies* logs in southeastern Norway. *Can. J. For. Res.* 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.
- Novák F., Kalousková N., Machovič V. et Brus J. (1999). Složení a struktura fulvokyselin horizontu B podzolové půdy z Trojmezí (Šumava). *Journal of Forest Science* 45 (12): 554-565
- Odehnalová, P., 2001. Dynamika lesních společenstev v přírodní rezervaci rezervaci V Klučí. Ms. Depon. In: *Library of Mendel's Agricultural and Forestry University Brno*, p. 90.
- 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. 2005: Tlející dřevo smrku a výskyt hub na Trojmezné hoře na Šumavě. [Decaying Wood of Spruce and the Occurrence of Fungi at Trojmezná Mountain in Bohemian Forest. Mgr. Thesis, in Czech] – 40 p. + 10 p. suppl., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic
- Pouska, V. 2001. Výskyt dřevokazných hub ve vztahu k vlastnostem dřeva smrku ztepilého na Šumavě. [Occurrence of wood-inhabiting fungi in relation to the features of the wood of Norway spruce in Šumava Mountains. Bc. Thesis, in Czech.] 42 p. Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- Průša, E., 1982. Kurzgefasste Ergebnisse von Untersuchungen einiger Urwaldbestände in Böhmen und Mähren. In: Mayer, H. (Ed.), *Urwald-Symposium Wien 1982*, 81–92.
- Průša, E., 1985. Die böhmischen und mährischen Urwalder - ihre Struktur und Ökologie. *Academia Verlag, Praha*.
- Průša, E., 2001. Prognóza vývoje pralesovitých porostů v ČR. – *Lesnická práce 80/12*, Kostelec nad Černými lesy.
- Rayner A. D. M. et Boddy L. 1988. Fungal Communities in the Decay of Wood. In *Atlas R. M., Jones J. G. et 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
- Renvall P., Renvall T. et Niemellä T. 1991: Basidiomycetes at the timberline in Lapland 2. An annotated checklist of polypores of northeastern Finland. *Karstenia* 31, 13-28
- 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. *Can. J. For. Res.* 12, 2184-2200.

- Rypáček V. 1957. Biologie dřevokazných hub. 209 p. Nakladatelství ČSAV, Praha
- Saniga, M., 1999. Struktura, produkčné pomery a regeneracne procesy Badinského pralesa (Structure, production conditions and regenerative processes in the Badín virgin forest). *J. For. Sci.* 45 (3), 121–130.
- Saniga, M., Schütz, J.P., 2001a. Dynamics of changes in dead wood share in selected beech virgin forests in Slovakia within their development cycle. *J. For. Sci.* 47 (12), 557–565.
- Saniga, M., Schütz, J.P., 2001b. Dynamik des Totholzes in zwei gemischten Urwäldern der Westkarpaten im pflanzengeographischen Bereich der Tannen-Buchen- und der Buchenwälder in verschiedenen Entwicklungsstadien. *Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen* 152 (10), 407–416.
- Saniga, M.: Dynamika zmeny podielu mrtvého dreva v smrkovom pralesi v rámci jeho vývojového cyklu. *Acta Facultatis Forestalis, Zvolen – Slovakia, XLIII*, 2001, s. 295-308
- Schwarze F. W. M. R., Engels J. et Mattheck C. 2000. *Fungal Strategies of Wood Decay in Trees*. 185 p. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York
- 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. *For. Ecol. and Manage.* 128, 211-225.
- 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. *For. Ecol. and Manage.* 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. *Can. J. For. Res.* 32, 1081-1812.
- Sturtevant, B.R., Bissonette, 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. 2005. Množství a struktura mrtvého dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezna [Dead wood amount and structure and its importance for forest regeneration in spruce mountain forest in area Trojmezna reserve]. *Zprávy lesnického výzkumu*, 1, 33 - 45.
- Svoboda, M., Lepšová, A. 2004. Kvantitativní charakteristiky tlejícího dřeva a význam hub při jeho rozkladu ve smrkovém horském lese v oblasti Trojmezna, NP Šumava [Quantitative characteristics of decaying wood and importance of fungi in process of decomposition in mountain spruce forest, Trojmezna region, Šumava NP]. In: *Aktuality šumavského výzkumu II, Správa národního parku a chráněné krajinné oblasti Šumava, Srní*, 280 -287.
- Tarasov M. E. et 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: *Forests, fresh perspectives from ecosystem analysis*. R. H. Waring (eds.), Proceedings of the 40th Annual Biology Colloquium, Oregon State University Press, 1980. Corvallis, Oregon. 199 pp.
- 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 smrčíně. p. 49-60 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
- 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) (Žákova hora virgin forest after 21 years (1974–1995)). *J. For. Sci.* 45 (9), 392– 418.

- Vrška, T., Hort, L., Odehnalova, P., Adam, D., 2000a. Prales Polom po 22 letech (1973–1995) (Polom virgin forest after 22 years (1973–1995)). *J. For. Sci.* 46 (4), 151–178.
- Vrška, T., Hort, L., Odehnalova, P., Adam, D., Horal, D., 2001a. The Razula virgin forest after 23 years (1972–1995). *J. For. Sci.* 47 (1), 15–37.
- Vrška, T., Hort, L., Odehnalová, P., Adam, D., Horal, D., 2001b. The Milesice virgin forest after 24 years (1972–1996). *J. For. Sci.* 47 (6), 255–276.
- Vrška, T., Hort, L., Odehnalova, P., Horal, D., Adam, D., 2001c. The Boubín virgin forest after 24 years (1972–1996)—development of tree layer. *J. For. Sci.* 47 (10), 439–459.
- Vrška, T., Hort, P., Odehnalová, D., Horal, D., 2000b. Prales Mionší—historický vývoj a současný stav (Mionší virgin forest— historical development and present situation). *J. For. Sci.* 46 (9), 411–424.
- Vrška, T., L. Hort, D. Adam, P. Odehnalová & D. Horal, 2001. Pralesovité rezervace České republiky a jejich vývojová dynamika. 1 - Českomoravská vysočina (Polom; Žákova hora) – Virgin forest reserves in the Czech Republic and their developmental dynamics. 1- The Bohemian-Moravian Upland (Polom; Žákova hora. Academia, Praha (Czech/English version; in print).
- Zielonka, T. (2006) Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 36, 2614-2622.
- 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.

Případová studie struktury tlejícího dřeva v horském smrkovém lese na Trojmezné (NP Šumava)

Tato část zprávy obsahuje zkrácené a vybrané výsledky studií řešících problematiku struktury tlejícího dřeva a procesu jeho rozkladu dřevo-rozkladnými houbami v horském smrkovém lese. Zpracováno podle příspěvků:

Svoboda, M., 2005. Množství a struktura mrtvého dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezná [Dead wood amount and structure and its importance for forest regeneration in spruce mountain forest in area of Trojmezna reserve]. Zprávy lesnického výzkumu (In Czech). Zprávy lesnického výzkumu, 50, 33-45.

Svoboda, M. ; Lepšová, A. 2004. Kvantitativní charakteristiky tlejícího dřeva a význam hub při jeho rozkladu ve smrkovém horském lese v oblasti Trojmezná, NP Šumava [Quantitative characteristics of decaying wood and importance of fungi in process of decomposition in mountain spruce forest, Trojmezná region, Šumava NP]. In: Aktuality šumavského výzkumu II, Správa národního parku a chráněné krajinné oblasti Šumava, 280 -287.

Struktura tlejícího dřeva, jeho rozklad dřevo-rozkladnými houbami a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezná

Úvod

Rezervace Trojmezná je největším a nejzachovalějším zbytkem přirozeného horského smrkového lesa pralesovitěho charakteru v ČR. Zahrnuje cenné lesní ekosystémy na území současné LS Stožec a LS Plechý v 8. lvs a částečně také v 7. lvs. Lesní ekosystémy tvořící Trojmezenský prales jsou pokládány ze jeden z nejlépe zachovaný (člověkem nejméně ovlivněný) příklad přirozeného horského smrkového lesa na našem území (Průša, 1990; Jakuš, 2002). Rozpad smrkových porostů v důsledku žíru druhu *Ips typographus*, ke kterému docházelo a stále dochází v NP Šumava se nevyhnul ani této první zóně. V současné době je na celkové rozloze 598 ha evidováno kolem 65000 m³ odumřelého dřeva (235 ha suchého lesa) (tisková zpráva NP Šumava, 2003).

Rezervace Trojmezná je velmi často označována jako „prales“ – název Trojmezenský prales získala tato oblast již v 19 století (Jelínek, 1997). Jako prales v pravém slova smyslu jsou však považovány pouze lesní ekosystémy v plném rozsahu nedotčené lidskými zásahy ani přírodními katastrofami – pralesy sensu stricto (Míchal, 1983). Na základě této definice a posouzení stavu lesních porostů na Trojmezné je nutno vyvodit závěr, že se o prales ve smyslu významu tohoto slova nejedná. Podle nově navržené terminologie (Vrška a Hort, 2003) je možno rezervaci Trojmeznou označit za les přírodní, případně některé její části jako les původní.

Z historických pramenů je zřejmé, že nejvýše položená hřebenová část rezervace byla na přelomu 18. a 19. století ovlivněná těžbou (Jelínek, 1997), později pravděpodobně i pastvou dobytka (Zatloukal, ústní sdělení). Na základě rozborů historických pramenů v práci Jelínka (1997) je však možno usoudit, že porosty v některých částech rezervace nebyly nikdy úmyslně těženy. V rezervaci se nacházejí smrkové porosty pralesovitěho charakteru ve všech stádiích vývoje pralesa (dorůstání, optimum, rozpad). Porosty jsou tloušťkově i výškově rozrůzněné. Nalézají se zde ale i výškově vyrovnané porosty ve stadiu optima. Nejméně ovlivněný les pralesovitěho charakteru zaujímá minimálně jednu třetinu rozlohy rezervace. Původnost a zachovalost rezervace je potřebné dále zkoumat (Jakuš, 2002).

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). Mrtvé 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).

Mrtvá dřevní hmota je důležitou, ale mnohdy opomíjenou součástí mnoha typů terestrických a vodních ekosystémů (Harmon et al. 1986). V přírodních lesích se přirozeně nalézá velké množství odumřelé dřevní hmoty, ať už ležící mrtvé dřevo nebo stojící odumřelé stromy 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 diverzity (Franklin et al., 1981; Maser a Trappe, 1984; Harmon et al., 1986; Maser et al., 1988b; Hansen et al., 1991; Ohlson et al., 1997; Krüys et al., 1999; Krüys a Jonsson, 1999). Stojící souše a ležící klády 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 diverzita různých druhů cévnatých rostlin, mechů, lišejníků a dřevo

rozkladných hub byla vázána na přítomnost mrtvého dřeva v boreálních lesích Norska a Švédska (Ohlson et al., 1997). Klády ležící napříč prudkých svahů zabraňují pohybu organické hmoty a možné erozi a tím chrání stromy proti ohýbání, lámání a vyvracení (Stevens, 1997; Agee a Smith, 1984). Mrtvé dřevo hraje také významnou roli při obnově temperátních a boreálních jehličnatých lesů v USA a Kanadě (Harmon, 1987; Harmon a Franklin, 1989; Harmon, 1989). Význam mrtvého 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).

Studie zabývající se kvantitativním a kvalitativním charakterem mrtvého dřeva jsou známé především z temperátních a boreálních lesů Severní Ameriky. V Evropě jsou první detailní studie mrtvého dřeva známy ze Skandinávie. V lesích střední Evropy se studiem mrtvého dřeva zabývali především Saniga a Schutz (2001b), Holeksa (2001) a Zielonka a Niklasson (2001). V České republice je mrtvé dřevo studováno v rámci monitoringu pralesovitých rezervací Hort a Vrška, (1999), Vrška et al. (2001a), Vrška et al. (2001b) a Vrška et al. (2002).

Cílem této studie je posoudit kvalitativní a kvantitativní charakteristiky odumřelého dřeva v oblasti rezervace Trojmezna v horském smrkovém lese. V zájmovém území se nacházejí porosty pralesovitého charakteru (Průša, 1990; Jakuš, 2002) ale také porosty, které byly smýceny v minulém století a hospodářsky využívány (Jelínek, 1997). Zároveň v dané oblasti dochází k stále intenzivnímu odumírání lesa v důsledku žíru kůrovce (tisková zpráva NP Šumava, 2003). V předkládané práci je sledována zásoba a charakter mrtvého dřeva na lokalitách pralesovitého charakteru a lokalitách ovlivněných hospodářskou činností. Vliv kůrovcové kalamity na stav a charakter odumřelého dřeva a jeho potenciální vývoj je také sledován na založených výzkumných plochách.

Materiál a metody

Charakteristika zájmového území

Zájmové území, kde byly založeny studijní plochy se nachází v oblasti NP Šumava na území I. zóny č. 124 Trojmezna podél hranice s Německem mezi vrcholy Třístoličník a Trojmezna (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 mm – 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*) (Nuehaslová et al., 2001).

Zkusné plochy

V zájmové území (oddělení 47) 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 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.

Sběr dat

Na každé výzkumné ploše probíhala inventarizace živých stromů, stojících odumřelých stromů, ležícího odumřelého dřeva a přirozeného zmlazení. Měřeny byly následující charakteristiky: výška stromů, výčetní tloušťka (registrační hranice 7 cm), nasazení a korunová projekce živé koruny, poloha stromu, stav a poškození koruny, stupeň rozkladu stojících odumřelých stromů. Při měření dendrometrických veličin (výška, průměr v 1,3 m, atd.) byly použity standardní lesnické metody (Vojtěchovský, 1980). Dále byly měřeny délka ležícího dřeva, průměr (na začátku, na konci a v polovině) ležícího dřeva, poloha ležícího dřeva, stupeň rozkladu ležícího dřeva, průměr a výška pařezů, poloha pařezů 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 (Spetich et al., 2002; Maser et al., 1988b). Charakteristické znaky popisující stav koruny, kůry a kmene jsou základem této stupnice – třída jedna označuje čerstvě odumřelé stromy, třída čtyři výrazně rozložené stojící kmene či jejich části. Na základě této stupnice je možno zařadit stojící mrtvé stromy do čtyř kategorií a získat tak informace o přibližné době odumření jednotlivých stromů.

Pro určení stupně rozkladu ležících klád byla použita pětičlenná stupnice (Spetich et al., 2002; Maser et al., 1988). Kůra, množství větví, struktura dřeva, tvar dřeva, barva dřeva a dotyk ležícího mrtvého dřeva s povrchem

půdy jsou základní charakteristické znaky této stupnice. Třída jedna označuje čerstvě padlé kmeny bez známek rozkladu a naopak třída pět označuje mrtvé 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, mrtvé 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, mrtvé dřevo nebylo popsáno jakou součástí plochy. Tato metoda je uváděna jako jedna ze standardních metod popisu a stanovení množství mrtvého dřeva na výzkumných plochách (Harmon et al., 1986).

Pro výpočet objemu ležících klád byl použit Newtonův vzorec (Vojtěchovský, 1980):

$$V = L/6 (g_0 + 4 * g_{1/2} + g_n)$$

kde jsou V – objem klády (m³), L – délka kmene, g₀ – kruhová plocha čela kmene (silný konec), g_{1/2} – kruhová základna v polovině délky kmene, g_n – kruhová základna čepu kmene (slabý konec).

Pro stanovení objemu stojících živých stromů byly použity Hmotové tabulky ÚLT vydané Lesprojektem. Pro stanovení objemu stojících mrtvých stromů byla použita stejná metoda, pouze byla provedena úprava objemu o chybějící část mrtvých stromů.

Na každé ploše bylo popsáno patro přizemní vegetace pomocí standardních fytoecologických metod.

Věková struktura porostů byla sledována na transektu T2. Na každé z šesti ploch byla vybrána skupinka deseti stromů a zjištěn věk stromů ve výčetní tloušťce.

Ke sledování počtu a struktury přirozeného zmlazení stromů byly vybrány plochy 1 – 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 rostly. Jako substrát nebo mikrostanoviště byly vylišeny: mrtvé 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 – mrtvé ležící dřevo, pařezy a pahýly, pata stromu a půda. Půda zahrnovala veškerou přizemní vegetaci – tzn. mechorosty, borůvčí, byliny, traviny a kapradiny.

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). Všech 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 následné mnohonásobné porovnávání rozdílů jednotlivých charakteristik. Lineární regresní analýza v programu S-PLUS 6 byla použita pro testování závislosti maximální výšky stromů na nadmořské výšce jednotlivých ploch.

Výsledky

Charakteristika odumřelého ležícího dřeva

Objem mrtvého dřeva na jednotlivých plochách je značně variabilní – objem se pohybuje 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 mrtvého 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 mrtvého dřeva zaznamenaného na jednotlivých plochách. Na základě výsledků testovací statistiky (F = 7,96; p = 0,0044) byl nalezen průkazný rozdíl v objemu mrtvého dřeva mezi skupinami ploch A a C. Na výzkumných plochách při spodní hranici první zóny se tedy nalézá vyšší objem ležícího mrtvého dřeva v porovnání s výzkumnými plochami při horní hranici první zóny. Dimenze mrtvého dřeva hraje důležitou roli při hodnocení ekologických funkcí a proto byly porovnány plochy A, B a C na základě objemu mrtvého dřeva s dimenzemi > 40 cm na čele klády. Na základě výsledků testovací statistiky (F = 11,71; p = 0,00086) byl nalezen podobně jako v předešlém případě 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 mrtvého dřeva s dimenzemi > 40 cm na čele klády na celkovém objemu dřeva kolísá od 21 % na ploše T1/6 do 98 % na ploše T1/1. Podíl mrtvého dřeva silných dimenzí je na plochách skupiny A v průměru 93 %, na plochách skupiny B 82 % a na plochách skupiny C 47 %.

Celkový počet klád mrtvého dřeva v jednotlivých tloušťkových třídách se liší mezi skupinami ploch A, B a C a koresponduje tak s předchozími výsledky a průměrnou hmotností klád. Největší počet kusů ležícího mrtvého dřeva je na plochách skupiny C a snižuje se na plochách skupiny B a A. Naopak průměrná hmotnost klád je nejvyšší na plochách skupiny A a nejmenší na plochách C. Na základě výsledků testovací statistiky (F = 12,89; p

= 0,00055) byl nalezen statisticky významný rozdíl mezi průměrnou hmotností klád ležícího dřeva na plochách skupiny A a C a také skupiny A a B. Rozdíl v hmotnosti klád skupiny B a C nebyl průkazný. Na plochách skupiny A se pohybuje 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 mrtvého dřeva na plochách skupin A a C je možno posoudit také podle počtu klád v jednotlivých tloušťkových kategoriích.

V zastoupení tříd rozkladu mrtvého dřeva na plochách panuje velká variabilita. Není možno vyvodit jednoznačný závěr o „kvalitě“ mrtvého 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.

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 mrtvých stromů 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 mrtvých stromů méně než 50 % objemu živých stromů. Na ostatních plochách se podíl objemu mrtvých stromů zvyšuje a na třech plochách objem mrtvých stromů tvoří polovinu a více z celkového objemu stojících mrtvých a živých stromů.

Podíl mrtvých stojících stromů (objemový nebo podíl na kruhové základně) ukazuje v jaké fázi rozpadu se daný porost nachází. Na základě vyhodnocených dat nebyl nalezen žádný charakter rozpadu a odumírání na plochách. Rozdíl v podílu mrtvých stromů mezi skupinami ploch A, B a C není vzhledem k výrazné variabilitě na plochách a velikosti rozptylu statisticky průkazný. Přesto je možno na základě získaných dat usoudit, že podíl mrtvých stromů je větší na plochách skupina A a B v porovnání se skupinou C. Tento fakt není možno průkazně dokázat, ale může sloužit jako doplňující informace k dalším zjištěným výsledkům.

Podíl první a druhé třídy rozkladu na celkovém objemu mrtvého stojícího dřeva na jednotlivých plochách poskytuje zajímavé informace o struktuře mrtvých stromů. U stromů zařazených na základě vizuálních znaků do třídy rozkladu 1 a 2 se předpokládá maximální doba od jejich odumření 10 let. Doba jejich odumření se kryje s expanzí druhu *Ips typographus* v dané oblasti a tak je možné posoudit rychlost odumírání a množství odumřelého dřeva vzniklého v důsledku žíru kůrovce. Podíl 1 a 2 třídy rozkladu se na celkovém objemu podílí v rozsahu od 65 do 96 %. Podíl 1 a 2 třídy je větší na plochách skupiny A a B v porovnání s plochami skupiny C, ale není statisticky průkazný. Na plochách skupiny A bylo nalezeno v průměru 141 m³ ha⁻¹, na plochách skupiny B 179 m³ ha⁻¹ a na plochách skupiny C 77 m³ ha⁻¹ souší třídy rozkladu 3 a 4. Při předpokladu, že souše zařazené do třídy rozkladu 1 a 2 vznikly převážně v důsledku žíru druhu *Ips typographus*, je zřejmé, že probíhající kůrovcová kalamita během posledních let výrazně ovlivňuje dynamiku mrtvé dřevní hmoty, prostorovou výstavbu a charakter lesa v dané oblasti.

Celková zásoba mrtvého dřeva (stojících souší a ležících klád) na plochách

Celkový objem odumřelého 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 mrtvého dřeva a tento objem reprezentoval 42 % z celkového objemu živého a mrtvého dřeva. Na plochách skupiny B bylo nalezeno v průměru 316 m³ ha⁻¹ (podíl mrtvého dřeva činil 49 %) a na plochách skupiny C bylo nalezeno v průměru 166 m³ ha⁻¹ (podíl mrtvého dřeva činil 29 %). Na plochách skupiny A byla celková zásoba živých stromů a mrtvého dřeva v průměru 699 m³ ha⁻¹, na plochách skupiny B 650 m³ ha⁻¹ a na plochách skupiny C 579 m³ ha⁻¹. Podobně jako v případě zásoby mrtvých stojících stromů, nebyl v celkové zásobě dřevní hmoty mezi skupinami A, B a C nalezen průkazný rozdíl.

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 mrtvého dřeva značně převyšuje objem souší.

Přirozené zmlazení a jeho rozdělení podle typu podkladu

Zastoupení obnovy smrku na mrtvém dřevě (klády) se pohybuje od 16 % do 68 %. Podíl obnovy smrku na mikrostanovišti spojeném s mrtvým dřevem (pata stromu, pařezy – pahýly a ležící klády) se pohybuje od 52 % do 97 %. Podíl plochy mrtvého dřeva (ležících klád a pařezů – pahýlů) na celkové studované lokalitě činil 5 – 10 % v závislosti na zásobě mrtvého dřeva. Podíl jedinců přirozeného zmlazení smrku vázaného na toto mrtvé dřevo z celkového počtu obnovy se pohybuje od 32 % do 72 %. Na ploše 1 se na substrátu půda nalézalo 48 % jedinců z celkového počtu obnovy. Byliny, traviny, kapradiny pokrývali 45 %, borůvčí také 45 % a mechorosty 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 kládách a pahýlech – pařezech přibližně 70 % celkového počtu přirozeného zmlazení.

Diskuse

Charakteristika a zásoba mrtvého dřeva

Při porovnání průměrného množství mrtvého dřeva zjištěného v této studii s hodnotami nalezenými v jiných oblastech je nutno vzít v úvahu několik skutečností. Podle údajů Správy NP Šumava (2003) se v důsledku probíhající kůrovcové kalamity nalézají na jedné třetině území Trojmezenského pralesa (celková rozloha 599 ha) mrtvý les. Přírodní cyklus odumírání a rozpadu mrtvé dřevní hmoty v horském smrkovém lese (ve smyslu „malého vývojového cyklu“ definovaného Schmidt-Vogt, 1985) je tedy pravděpodobně výrazně ovlivněn. Tento fakt ovlivňuje strukturu mrtvého dřeva také na výzkumných plochách. Poměr ležícího mrtvého 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 mrtvého dřeva. Tento fakt je nutno vzít v úvahu při porovnání hodnot mrtvého dřeva s údaji nalezenými v literatuře. Dále je nutno vzít v úvahu, zda citované práce rozlišují mezi stojícím a ležícím mrtvým dřevem a zda jejich hodnoty objemu mrtvého dřeva zahrnují obě kategorie nebo pouze jednu z nich.

Průměrný objem mrtvého 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 mrtvého dřeva z různých oblastí vzít v úvahu velikost plochy na které byla inventarizace mrtvého 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 odumřelé hmoty. Na tento fakt upozorňuje také například Ježek (2002), který uvádí průměrný objem mrtvého dřeva v rezervaci Kněhyně – Čertův Mlýn od 22 do 144 m³ ha⁻¹. Tato výrazná variabilita v objemu mrtvého dřeva byla způsobena stavem lesních porostů a mírou jejich narušení (Ježek, 2002). Holeksa (2001) a Merganič et al. (2003) našli průměrný objem mrtvého dřeva 131 m³/ha a 159 m³/ha ve smrkovém pralesu v masívu Babí Hory. V obou případech byla inventarizace provedena na ploše několika hektarů (Holeksa 14 ha, Merganič 13 ha) a objem mrtvého dřeva je srovnatelný s průměrným objemem mrtvého dřeva zjištěným v této studii na ploše A, která se nejvíce blíží svým charakterem pralesu a kde bylo zjištěno 162 m³ ha⁻¹. Odlišný přístup při inventarizaci mrtvé dřevní hmoty byl použit ve studii Sanigy (2001), Korpela (1989, 1993) a Merganiče et al. (2003). Tito autoři prováděli inventarizaci mrtvého 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 mrtvého dřeva byl zjištěn ve stadiu dorůstání a ve stadiu rozpadu. Podle Sanigy (2001) se objem mrtvého dřeva pohyboval ve stadiu dorůstání od 80 do 250 m³ ha⁻¹ a ve stadiu rozpadu 188 do 219 m³ ha⁻¹. Podle Merganiče et al. (2003) se objem mrtvého dřeva na lokalitách ve srovnatelných stanovištních podmínkách pohyboval ve stadiu rozpadu průměrně kolem 280 m³ ha⁻¹ a ve stadiu dorůstání kolem 150 m³ ha⁻¹. Poměr zásoby mrtvého dřeva a zásoby živých stromů analyzovali Saniga a Schutz (2001a). Z jejich studie vyplývá, že v Badínském a Dobročském pralesu byl poměr mezi zásobou mrtvé hmoty a živých stromů 1:5 až 1:6 ve stadiu optima a 1:2 až 1:3 ve stadiu dorůstání a rozpadu. Výrazně vyšší zásoba mrtvého dřeva byla zjištěna v masívu Babí Hory ve stadiu rozpadu, kde poměr mezi zásobou mrtvé hmoty a živých stromů činil 1:1 (Merganiče et al. 2003). Srovnatelný poměr mezi zásobou mrtvé hmoty a živých stromů byl zjištěn také v této studii. Na plochách skupiny A a B (zařazených do počátečních fází stadia rozpadu nebo posledních fází stadia optima) byl zjištěn poměr mrtvé (veškerá mrtvá hmota) a živé hmoty přibližně 1:1; zatímco na plochách skupiny C (zařazené do stadia optima) byl poměr zásoby mrtvé a živé hmoty 1:2 až 1:3. Vyšší zásoba mrtvé hmoty na plochách skupiny C (zařazené do stadia optima) zjištěné v této studii může být způsobena vyšším počtem odumřelých stromů, které vznikly v důsledku žíru kůrovce.

Zajímavé je srovnání výsledků této studie s objemem mrtvého 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, Sibiře a Severní Ameriky. Podle Siitonen et al. (2000) se objem mrtvého dřeva v pralesu v subboreální zóně v jižním Finsku pohyboval od 70 do 184 m³ ha⁻¹. Vyšší objem mrtvého dřeva (200 m³ ha⁻¹) našel v pralesu v boreální zóně v centrálním Švédsku Hofgaard (1993). Výrazně vyšší objem mrtvého dřeva se nachází v jehličnatých přírodních lesích Severní Ameriky. V horských lesích a boreálních lesích Kanady a USA se objem mrtvého dřeva pohybuje od 30 – 1400 m³ 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 mrtvé 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 důsledkem 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 klád a s tím související počet a rozměry klád) ležícího mrtvého 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. Vliv nadmořské výšky výrazně ovlivnil výšku stromů na plochách. Rozdíl mezi maximální výškou stromů na plochách skupiny A a C se pohyboval kolem 15 m (Svoboda, nepublikováno). Prokázaná závislost výčetní tloušťky na výšce stromu (Šrůtek a Lepš, 1994; Doležal, 1998; Šrůtek et al., 2002) ovlivní průměrnou hmotnost stromů na plochách a tím také rozměry a objem mrtvého dřeva na plochách. Studované porosty na plochách se nelišily jen taxačními charakteristikami (max. výška a tloušťka stromu), ale také průměrným počtem stromů na hektar a zařazením do vývojového stadia cyklu lesa (Svoboda, nepublikováno). Vývojové stadium lesa, ve kterém se daný porost nachází, má výrazný vliv na zásobu mrtvého dřeva, jak prokázali Saniga a Schutz (2001a).

Na druhou stranu však historické prameny literatury uvádějí, že v 18. století byla hřebenová část Trojmezenského pralesa smýcena naholo a následně zalesněna (Jelínek, 1997). To by mohl být důvod, proč se struktura ležícího mrtvého dřeva liší mezi skupinami ploch A a C. Studium rozdílů v zásobě a charakteru mrtvého dřeva v pralesu a lese hospodářském se zabývali především ve Švédsku a Finsku. Lesní hospodářství výrazně ovlivnilo množství a strukturu mrtvého dřeva (nejmenší zásoba a diverzita 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 mrtvého dřeva mezi hospodářským lesem a pralesem. V hospodářském lese byla nalezena nižší zásoba mrtvého dřeva a také jeho diverzita byla nižší. Mrtvé 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 mrtvé 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 $80 \text{ m}^3/\text{ha}$ mrtvého dřeva (Gunnar, 2000). V hospodářských lesích severního Švédska bylo nalezeno průměrně $2,2 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ mrtvého dřeva; velká část zásoby tohoto mrtvého 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 $17 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ mrtvého dřeva. Zajímavé jsou údaje o zásobě mrtvého dřeva na území NP Šumava. Zatloukal (nepublikováno) uvádí průměrnou zásobu mrtvého dřeva na celém území parku mrtvého dřeva $63 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ hroubí a nehroubí; pokud uvažujeme pouze hmotu hroubí tak se jedná o přibližně $55 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

Podle výsledků zahraničních a domácích studií je zřejmé, že lesnické hospodaření výrazně snižuje množství mrtvého dřeva, které se přirozeně nachází v pralesovitých porostech nebo porostech s nenarušeným vývojem. Rozdíly v zásobě mrtvého dřeva mezi skupinami ploch A, B (pralesovitý charakter) a C (doložená hospodářská aktivita) zjištěné v této studii mohly být způsobeny několika již vyjmenovanými faktory (stanovištní podmínky, vliv nadmořské výšky, hospodářská aktivita). Jako nejpravděpodobnější vysvětlení se na základě dosavadních zjištění jeví souhra těchto faktorů.

Kvalitativní parametry mrtvého dřeva (stupeň rozkladu dřeva) podobně jako celková zásoba mrtvého dřeva indikují, zda byl cyklus mrtvého dřeva na dané lokalitě ovlivněn. Z údajů získaných v dostupné literatuře vyplývá, že v přírodních lesních ekosystémech a v lesních ekosystémech pralesovitého typu, kde dynamika mrtvého 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 mrtvé dřevo třídy rozkladu 3, ale podíl třídy rozkladu 5 byl na rozdíl od hospodářských lesů vyšší. Oba autoři přisuzují nedostatek mrtvého dřeva třídy rozkladu 5 v hospodářských lesích menším rozměrům mrtvého dřeva, které se přirozeně nachází v hospodářských lesích a jeho relativně rychlejší dekompozici v porovnání s mrtvým dřevem v pralesech. Mrtvé 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 mrtvého dřeva v počátečních třídách rozkladu. Pro tento fakt existuje několik vysvětlení; mrtvé dřevo klasifikované jako třída rozkladu 5 se stává pomalu součástí půdního profilu a proto jeho nalezení v nepřehledném terénu a bylinném pokryvu je ztíženo. Další důvodem může být ovlivnění přirozené dynamiky mrtvého dřeva činností člověka. V těchto klimatických a přírodních podmínkách (8. lvs) probíhá dekompozice mrtvého 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. Tento fakt podporuje i nález pařezů nebo klád, které byly prokazatelně uříznuty pilou a svědčí minulé hospodářské aktivitě na daném území. Jako nejpravděpodobnější se jeví možnost kůrovcové asanační těžby formou jednotlivého výběru stromů na plochách. Počet pařezů nebo klád uříznutých pilou je menší na skupinách ploch A a B v porovnání s plochami skupiny C. Vědecké práce zabývající se „kvalitou“ mrtvé dřevní hmoty

v našich přírodních podmínkách jsou vzácné. V práci Horta a Vršky (1999), Vršky et al. (2001a), Vršky et al. 2001b, a Vršky et al. (2002) byla použita klasifikace tříd rozkladu vycházející z jiných podkladů a výsledky proto nejsou přímo srovnatelné.

Role hub při rozkladu mrtvé dřevní hmoty

Vývoj jednotek tlejícího dřeva počíná u živého stromu. V NPR Trojmezna obvykle strom zahyne z různých důvodů (vlivem kůrovce, kompetice, kořenových patogenů) a zůstane stát v podobě souše. Méně časté jsou zde vývraty a zlomy živých stromů, které jsou způsobené buď nedostatečným ukotvením kořenů (na balvanech) anebo narušením kořenů kořenovými patogeny (tab. 2). Na trvalých plochách byly rozlišeny souše dvou základních typů. Souše, které vznikly působením kůrovce v současné době (posledních cca 6 let) a působením kompetice. Kůrovcové souše byly obvykle středních průměrů, odumřelé potlačené stromy mají nízké průměry. Několik stromů silnějších dimenzí zřejmě zahynulo stojících stářím a působením parazitických a dřevo rozkladných hub. U starých a silně rozložených klád, nebylo již obvykle možné rozlišit původ souše. Na trvalých plochách byly doloženy i klády, které vznikly pokácením stromu. Na některých bylo možné usoudit na odstranění kůry (zřejmě asanace kůrovcových stromů, ne recentní asanace). Stojící kůrovcové souše jsou obvykle rozkládány troudnatcem páskovaným (*Fomitopsis pinicola*) a poměrně brzy se lámou (od 4 do 6 let) ve výšce cca 2 až 8 m. Ze současných pozorovaných kůrovcových souší byly plodnice zřetelné na 1/3 z nich. Souše, které vznikly odumřením stromu vlivem kompetice nebo stářím stromu jsou troudnatcem napadeny méně často (zde cca 7%), méně často se lámou způsobem, který je pro troudnatce charakteristický. Z hub se zde vyskytuje plstnateček severský (*Climacocystis borealis*), který způsobuje zlomy souší nejméně z 15%, ohňovec izabelový a kropilkotvaré houby. Na zlomech, zejména silnějších souší, se podílejí houby, které napadly ještě živé stromy a urychlily jejich odumření: václavka smrková (*Armillaria ostoyae*) a kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*).

Tlející klády byly kategorizovány podle původu a relativního stáří. Na transektech I, II a III bylo celkem vylišeno 198 kusů klád v různé fázi rozkladu. Z nich bylo rozlišeno 25 klád (kategorie KA), které zřetelně pocházely ze zlomů současných kůrovcových souší. Tyto klády jsou převážně rozkládány troudnatcem páskovaným (*Fomitopsis pinicola*) (téměř 100%, tab. 3 a 4). Klády méně rozložené (kategorie KB), bez vegetace, pocházely většinou z kategorie souší druhého stupně rozkladu, kterých bylo vylišeno celkem 72. Na kládách této kategorie se vyskytovala řada druhů dřeva rozkladných hub (tab. 3). Nejčastější byly ohňovec isabelový (*Phellinus viticola*), který způsobuje bělovou jemně voštinovou hnilobu, troudnatec páskovaný (*F. pinicola*), který způsobuje hnědou kostkovitou hnilobu, šířící se různými částmi kmene. Některé klády byly výhradně rozkládány touto houbou. Kropilka, druh *Dacrymyces stillatus* způsobuje typickou hnědou povrchovou hnilobu, roste na dřevě, které není pokryto kůrou. Tato houba významně přispívá k rozkladu dřeva na bázích stojících souší slabších dimenzí, které odumřely vlivem kompetice. Plstnateček severský (*Climacocystis borealis*) zůstává v pařezové části klády, kde způsobil zlom kmene a bílou kostkovitou hnilobu. Dále do klády se nešíří. Bránovítec jedlový (*Trichaptum abietinum*) se obvykle vyskytuje ve vrcholové části kmene a na bázích větví a způsobuje bílou voštinovou hnilobu. Outkovka řadová (*Trametes serialis*) rozkládá povrchovou vrstvu dřeva a způsobuje hnědou kostkovitou hnilobu. Klády silně rozložené (kategorie Ksil) bez vegetace nebo s vegetací a klády fragmentované (KFZ) (stupně rozkladu 3 a 4, celkem 101 klád) vykazovaly změnu v zastoupení hub. Kromě druhů, které přetrvávají z dřívějších fází rozkladu, jako jsou *Phellinus viticola*, *Fomitopsis pinicola* a dalších (tab. 3 a 4.), se v pokročilých fázích rozkladu objevují plodnice dalších druhů. Nejvýznamnější z nich je *Phellinus nigrolimitatus*, který způsobuje výraznou voštinovou hnilobu uvnitř tlejícího dřeva. Hniloba se vyskytovala téměř u 1/3 hodnocených částí tlejícího dřeva. Ojedinele byly pozorovány klády, které byly na povrchu černé a měly nepravidelný zkorodovaný povrch. Tyto klády byly uvnitř rozloženy druhem *P. nigrolimitatus*, přičemž vnější část klády byla dříve rozložena „bělovými“ druhy (např. *Phellinus viticola*) a odpadla. Na povrchu rozložené klády pak zůstalo delimitační černé mycelium *P. nigrolimitatus*. Novým častým druhem na silně zetlelých kládách, které jsou částečně zanořeny v podkladu a přerostlé vegetací, je čirůvka zdobná (*Tricholomopsis decora*), která způsobuje bílou nevýraznou hnilobu. *Gloeophyllum odoratum* (hnědá hniloba) a *Hypholoma marginatum* jsou další druhy charakteristické pro pozdější fáze rozkladu dřeva.

Dřevo rozkladné druhy hub s méně než 5% zastoupením na TVP: *Amylostereum areolatum*, *Collybia confluens*, *Columnocystis abietina*, *Cystostereum murraini*, *Exidia piceae*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Gymnopilus picreus*, *Laetiporus montanus*, *Lentinus castoreus*, *Postia caesia*, *Trichaptum abietinum*, *Crepidotus subsphaerosporus*, *Osmoporus odoratus*, *Pholiota flammans*, *Pseudohydnum gelatinosum*, *Stereum sanguinolentum*. Na území NPR Trojmezna byly pozorovány další druhy, které nebyly zaznamenány na TVP v době odběru. Z druhů rodu helmovka jsou častější *Mycena stipitata*, *M. viridimarginata* a *M. rubromarginata*. V létě je čtenější *Gymnopilus sapineus*. Na silně tlejícím dřevě na zemi se vyskytuje pro původní smrkové porosty charakteristický druh *Pleurocybella porrigens*.

Podíl hub na rozkladu smrkového dřeva v Krkonoších hodnotili Jankovský, Vágner a Apltauer (2002). V tamních podmínkách dominoval ve shodě s našimi výsledky troudnatec páskovaný, ohňovec (*P. nigrolimitatus* a *P. viticola*) a plstnateček severský. V podmínkách trojmezenského pralesa se relativně méně méně uplatnily pevník krvavějící (*Stereum sanguinolentum*) a trámovka plotní (*Gloeophyllum sepiarium*).

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 mrtvého 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; Szewczyk a Szwagrzyk (1996), HOLEKSA (1998) a Merganič et al. (2003) v masívu Babí Hory a Zielonka a Niklasson (2001) v lesích masívu Tater. Mrtvé dřeva 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 mrtvého ležícího dřeva a jeho množství. Zatímco jednoleté semenáčky bylo možno nalézt na všech kategoriích klád, obnova, která přesahovala registrační hranici 30 cm byla nalezena jenom na silně rozložených kládách (Harmon, 1989). Holeksa (1998), Zielonka a Niklasson (2001) a Merganič et al. (2003) uvádějí, že pro výskyt dostatečné obnovy smrku je potřeba přítomnost mrtvého dřeva stupně rozkladu 3 a více (na škále pěti stupňů). To koresponduje se zjištěním Jonášové (2004) a Jehl (2001), kteří sledovali obnovu smrku v kůrovce postižených porostech na Šumavě. V odumřelých porostech byla zjištěna vysoká zásoba mrtvého dřeva, která vznikla v důsledku žíru kůrovce, ale vzhledem k jejímu malému stupni dekompozice se ní nevyskytovala téměř žádná obnova. Zmlazení bylo nalezeno na kládách, které nepocházeli ze současné kalamity nebo na mikrostanovištích poblíž nově vzniklých klád, ale ne přímo na nich. Podle výsledků této studie se odrůstající obnova smrku v Trojmezenském pralese objevuje nejdříve na kládách třídy rozkladu 3. Klády vzniklé v důsledku lámání kůrovcových souší nejsou z mnoha důvodů vhodné pro uchycení a existenci nových jedinců smrku.

Závěr

V průběhu této studie byly sledovány kvalitativní a kvantitativní charakteristiky odumřelého dřeva v rezervaci Trojmezská. Zásoba a kvalita mrtvého dřeva na plochách byly proměnlivé. Na plochách skupiny A bylo nalezeno v průměru 134 m³/ha, na plochách skupiny B 92 m³ ha⁻¹ a na plochách skupiny C 64 m³ ha⁻¹. Při srovnání výsledků týkající se množství mrtvého 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 mrtvého dřeva vyskytujícího se v přirozených lesích. Výsledky podílu mrtvého dřeva v jednotlivých třídách rozkladu (kvalita mrtvého dřeva) na plochách byly také proměnlivé. Z jednotlivých tříd rozkladu mrtvého dřeva byly na výzkumných plochách nejvíce zastoupeny třídy jedna a dva, na druhou stranu výrazně chyběla třída pět. Tyto údaje naznačují, že dynamika mrtvé dřevní hmoty byla v minulosti narušena pravděpodobně sanitární těžbou stromů.

Rozdíly v zásobě a charakteru mrtvého 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.

Na dalším výrazném ovlivnění dynamiky mrtvé dřevní biomasy v dané oblasti se podílí probíhající kůrovcová kalamita. Na výzkumných plochách byly zjištěno poměrně značné zastoupení stojících odumřelých stromů, právě v důsledku žíru kůrovce, které však na druhou stranu nepřesahuje na většině ploch 40 %. U velké většiny těchto stromů dojde v důsledku hniloby doprovázející žír kůrovce k rozlámání a rozpadu během několika maximálně však deseti let.

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

Ačkoli je mrtvé dřevo přirozenou a důležitou součástí všech typů lesních ekosystémů, údaje týkající se dynamiky mrtvého 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 mrtvého dřeva, ale především na procesy a dynamiku rozkladu mrtvého dřeva.

Literatura

- Agee, J. K., Smith, L.: Subalpine tree reestablishment after fire in the Olympic Mountains, Washington. *Ecology*, 65, 1984, s. 810-819
- Arthur, M.J., Fahey, T.J.: Mass and nutrient content of decaying boles in an Engelmann spruce – subalpine fir forest, Rocky Mountains National Park, Colorado. *Can. J. For. Res.*, 1990, 20, s. 730-737
- Doležal, J.: Druhová a prostorová struktura temperátního a boreálního lesa. Ms. (depon In: katedra botaniky, Bf JU České Budějovice), 1998, 37 s.

- 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., 1981, 48 s.
- Fridman, J. a Walheim, M.: Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 131, 2000, s. 23-36
- Goff, F. G.: Canopy-understory interaction effects on forest population structure. *Forest Science* 2, 1975, Vol. 21, s. 99-108
- Green, R. N., Trowbridge, R. L., Klinka, K.: Towards a taxonomic classification of humus forms. *Forest Science*, 39, Monograph, 29, 1993, 49 s.
- Hansen, A. J., Spies, T. A., Swanson F. J., Ohman J. L.: Conserving biodiversity in managed forest. Lessons from natural forests. *Bioscience* 41, 1991, s. 382-392
- Harmon, M. E.: The influence of litter and humus accumulations and canopy openness on *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. Seedlings growing on logs. *Can. J. For. Res.* 17, 1987, s.1475-1479
- Harmon, M. E.: Effects of bark fragmentation on plant succession on conifer logs in the *Picea-Tsuga* forests of Olympic National Park, Washington. *American Midland Naturalist* 121, 1989, s. 112-124
- 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.: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15, 1986, s. 133-302
- Harmon, M. E. & Franklin, J. F.: Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 70, 1989, s. 48-49
- Heurich, M.: 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, 2001, s. 99-177
- Hofgaard, A.: Structure and regeneration pattern in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *J. Veg. Sci.* 4, 1993, s. 601-608
- Holeksa, J.: Rozpad drzewostanu i odnowienie swierka a struktura i dynamika karpackiego boru górnoregłowego. *Monographie botanicae*, Vo. 82, Łódź, 1998, s. 210
- Holeksa, J.: 2001. Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstw. Cbl.*120, 2001, s. 256-270
- Hornberg, G., Ohlson, M., Zackrisson, O.: Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forest. *Can. J. For. Res.*, 27, 1997, s. 1015-1023
- Hort, L. & Vrška, T.: Podíl odumřelého dřeva v pralesovitých útvech v ČR. In: Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech. T. Vrška (eds.), 8. – 9. 10., Správa NP Podyjí & Česká lesnická společnost, Vranov nad Dyjí 1999, 117 s.
- Jakuš, R.: Stanovisko k problematice odumierania lesa a ochranných opatrení v oblasti rezervácie Trojmezna v NP Šumava. www.sos-sumava.cz/indexy/posudjakus.htm, 2002
- Jehl, H.: Die Waldentwicklung nach Windwurf in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. In: Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Nationalpark Bayerischer Wald, Wissenschaftliche Reihe 14, 2001, s. 49-99
- Jelínek, J.: Historický průzkum – Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava. Správa Národního Parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava, 1997
- Ježek, K.: Množství odumřelého dřeva a přirozeného zmlazení na něm v horském lese. In: Současné trendy v pěstování lesů, Kostelec nad Černými lesy, ČZU v Praze 2002, 2002, s. 33-38
- Jonášová, M.: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after bark beetle outbreak. *Ecological Engineering* 2004, 23 (1): 15-27.
- Jonsson, B. G.: Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 11, 2000, s. 51-56
- Korpel, Š.: Dynamics of natural spruce forest in the Western Tatras on the example of the state nature reserve Kotlový Zlab. *Zborník Prac o TANAP* 33, 1993, s. 193-225

- Korpel, Š.: Pralesy Slovenska. Veda – Slovenská akadémia vied, Bratislava 1989, 328 s.
- Kraus, M.: Šetření objemu nezpracovaného dřeva v lesích na území České republiky. In: Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech. T. Vrška (eds.), Správa NP Podyjí & Česká lesnická společnost, Vranov nad Dyjí, 1999, s. 68-73
- Kruys, 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, 1999, s. 178-186
- Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B. G., Lamas, T., Stahl, G.: Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Can. J. For. Res* 29, 1999, s. 178-186
- Kruys, N., Jonsson, B.: G. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 29, 1999, s. 1295-1299
- Lepšová, A.: Ectomycorrhizal system of naturally established Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] seedlings from different microhabitats – forest floor and coarse woody debris. *Silva Gabreta*, 7, 2001, s. 223 – 234
- Maser, C., Trappe J. M.: The seen and unseen world of the fallen tree. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-164, 1984, 54 s.
- Maser, C., Steven P. C., Cromak K., Trappe J. M., Hansen E.: What we know about large trees that fall to the forest floor. In: From the forest to the sea: a story of fallen trees. C. Maser, R. F. Tarrant, J. M. Trappe, J. F. Franklin (eds.), 1988. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-229, 1988a, 153 s.
- Maser, C., Tarrant, R. F., Trappe, J. M., Franklin, J. F.: From the forest to the sea: a story of the fallen tree. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-229, 1998b, 153 s.
- 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.: Monitoring diverzity horských lesov severnej Oravy. EFRA, Tvrdošín, 2003, 200 s
- Míchal, I., Petříček, V. eds.: Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. Agentura ochrany přírody a krajiny v ČR, Praha 1999, 714 s.
- Míchal, I.: Dynamika přírodního lesa I až VI. *Živa*, 1983, XXXI(LXIX), s. 1-6,8-13,48-53,85-88,128-133,163-168,233-238
- Moser, K.: 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 v Praze 2000, 2000, s. 107 – 113
- Narukawa, Y., Iida, S., Tanouchi, H., Abe, S., Yamamoto, S.I.: State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. *Ecological research*, 18(3), 2003, s. 267-277
- Neuhaslová, Z. eds.: Mapa potenciální přirozené vegetace národního parku Šumava. *Silva Gabreta, Supplementum 1*, 2001. 190 s.
- 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, 1997, s. 221-231
- Průša, E.: Přirozené lesy České republiky. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 1990, 246 s.
- Rouvinen, S., Kuuluvainen, T., Karjalainen, L.: Coarse woody debris in old *Pinus sylvestris* dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(12), 2002, s. 2184-2200
- Saniga, M.: Dynamika zmeny podielu mrtveho dreva v smrkovom pralesi v rámci jeho vývojového cyklu. *Acta Facultatis Forestalis, Zvolen – Slovakia*, XLIII, 2001, s. 295-308
- Saniga, M., Schutz, J. P.: Dynamics of changes in dead wood share in selected beech virgin forests in Slovakia within their development cycle. *Journal of Forest Science*, 47, 2001a (12), s. 557-565
- Saniga, M., Schutz, J. P.: Dynamik des Tothholzes in zwei gemischten Urwaldern der Westkarpaten in pflanzen-geographischen Berleichen der Tannen-Buchen und Buchen. Waldern in verschiedenen Entwicklungsstadien. *Schweiz. Z. Forstwes.* 152, 2001b, s. 407-416

- Schmidt-Vogt, H.: Struktur und Dynamik natürlichen Fichtenwalder in der borealen Nadelwaldzone. Schweiz. Zeitschr. Forstw. 136/12, 1985, s. 977-944
- Siitonen, J., Martikainen, P., Puntilla, P., Rauh, J.: Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 128, 2000, s. 211-225
- Spetich, A. M.: Coarse woody debris of a prerestoration shortleaf pine-bluestem forest. In: Outcalt, K.W., ed. 2002. Proceedings of the eleventh biennial southern silvicultural research conference. Gen. Tech. Rep. SRS-48. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, 2002, 622 s.
- Spies, T. A., Franklin, F. J., Thomas, T. B.: Coarse woody debris in Douglas-Fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology*, 69, 1988, s. 1689-1702
- Šrůtek, M., Lepš, J.: Variation in structure of *larix-olgensis* stands along the altitudinal gradient on Paektu-san, Changbai-shan, North-Korea. *Arctic and Alpine Research*, 26(2), 1994, s. 166-173
- Šrůtek, M., Doležal, J., Hara, T.: Spatial structure and associations in a *Pinus canariensis* population at the treeline, Pico del Teide, Tenerife, Canary Islands. *Arctic and Alpine Research*, 4(2), 2002, s. 201-210
- Stevens, V.: 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, 26 s.
- Sturtevant, B. R., Bissonette, J. A., Long, J. N., Roberts D. W.: Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecological Applications*, 7, 1997, s. 702-712
- Svoboda, M.: 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(7), 2003a, s. 302-312
- Svoboda, M.: Tree layer disintegration and its impact on understory vegetation and humus forms state in the Šumava National Park. *Silva Gagreta*, 9, 2003b, s. 201-216
- Szewczyk, J. a Schwagrzek, J.: Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Vegetatio*, 122(1), 1991, s. 37-46
- Vacek, S.: Ekologické aspekty dekompozice biomasy v autochtonních ochranných smrčínách. *Zprávy lesnického výzkumu*, 2(27), 1982, s. 5-11
- Vojtěchovský, J.: Hospodářská úprava lesů I. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 1980, 132 s.
- Vrška, T., Hort, L., Odehnalová, P., Horal, D., Adam, D.: The Boubín virgin forest after 24 years (1972-1996) – development of tree layer. *Journal of Forestry Science*, 47(10), 2001a, s. 439-460
- Vrška, T., Hort, L., Odehnalová, P., Horal, D., Adam, D.: The Milešice virgin forest after 24 years (1972-1996). *Journal of Forestry Science*, 47(6), 2001b, s. 255-277
- Vrška, T., Hort, L., Adam, D., Odehnalová, P., Horal, D.: Dynamika vývoje pralesovitých rezervací v České republice. Svazek I – Českomoravská vrchovina – Polom, Žákova hora, Academia, Praha 2002, 213 s.
- Vrška, T., Hort, L.: Terminologie pro lesy v chráněných územích. *Lesnická práce*, 11, 2003, s. 585-587
- Zielonka, T. a Niklasson, M.: Dynamics of dead wood and regeneration patterns in natural spruce forest in the Tatra Mountains, Poland. *Ecol. Bull.*, 49, 2001, s. 159-163