

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Učitelství biologie a geografie pro střední školy



**Bc. Renáta Urbanová**

Zmlazování smrku ztepilého v podrostu horského smrkového lesa na Šumavě

Natural regeneration of Norway spruce in an undergrowth of the mountain spruce forest  
in the Šumava Mts.

Diplomová práce

Školitel: RNDr. Věroslava Hadincová, CSc.

Praha, 2024

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala své školitelce Věroslavě Hadincové za odborné rady, trpělivost a čas, který mi věnovala při zpracování této diplomové práce. Ráda bych poděkovala také bývalým kolegům z laboratoře GIS a DPZ Botanického ústavu AV ČR, zejména Josefu Brůnovi, za možnost podílet se na zajímavých projektech a za jejich podporu během mé práce. Dále děkuji všem brigádníkům, kteří se podíleli na dlouhodobém sběru dat. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině a blízkým přátelům, kteří mi byli velkou oporou při studiu.

## **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci zpracovala samostatně, a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 12. 12. 2024

Podpis

## Abstrakt

Horské smrkové lesy ve střední Evropě, ve kterých dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*), podléhají v rámci své dynamiky opakovaným přírodním disturbancím, jako jsou větrné bouře následované gradací lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*). Tyto disturbance významně ovlivňují strukturu lesních porostů. Tato práce se zaměřuje na studium vývoje banky semenáčků *Picea abies* v podrostu vegetace zapojené horské smrčiny a jejího významu v procesu přirozené regenerace disturbovaných lesních porostů. Výzkum proběhl na devíti lokalitách v Národním parku Šumava během období 2016–2021. Cílem byla analýza vlivu semenných let, lokality a typu substrátu na natalitu a mortalitu smrkových semenáčků. Výsledky ukázaly významný vliv semenných let na natalitu semenáčků *Picea abies*, přičemž rok 2019 zaznamenal nejvyšší natalitu (320 jedinců/m<sup>2</sup>) ve sledovaném období lesů. Typ substrátu se ukázal také jako důležitý faktor ovlivňující klíčení a přežívání semenáčků. Mechové substráty poskytovaly optimální podmínky pro vznik semenáčků díky schopnosti zadržovat vlhkost, zatímco efektivita hrabanky byla závislá na její tloušťce a dostupnosti vody. Mortalita semenáčků byla nejvyšší v prvním roce života a významně ovlivněna typem substrátu a mikroklimatickými podmínkami. Práce zdůrazňuje potřebu pochopení interakcí mezi dynamikou semenných let, vlastnostmi substrátů a klimatickými změnami. Výsledky ukazují, že otevření korunového zápoje v důsledku disturbancí, jako jsou větrné a kůrovcové kalamity, může dále podpořit klíčení a růst banky semenáčků, což je zásadní pro obnovu horských smrčin.

**Klíčová slova:** *Picea abies*, Šumava, zmlazování, věková, velikostní a prostorová struktura, semenné roky

## **Abstract**

Mountain Spruce forests in Central Europe with predominant Norway Spruce (*Picea abies*) are repeatedly facing various disturbances such as windstorms followed by Bark Beetle (*Ips typographicus*) gradations. These disturbances significantly affect the structure of forest ecosystems. This thesis studies the development of *Picea abies* seed bank in the understory vegetation of a fully established Mountain Spruce Forest and its importance in the process of disturbed forest vegetations regeneration. The research was conducted in three localities in the Šumava National Park during the period of 2016–2021. The aim was to analyze the contribution of seed years, localities, and a substrate type to natality and mortality of spruce seedlings. The results show a considerable effect of seed years on natality of seedlings of *Picea abies*. This is shown specifically by the results of the year 2019 in which the natality reached its peak over the course of the whole studied period (320 individuals/m<sup>2</sup>). The type of substrate also played an important role as a factor influencing both the seedlings' natality and mortality. Mossy substrates offered optimal conditions for the establishment of seedlings thanks to their ability to hold enough moisture. Conversely, establishment on plant litter substrates was dependent on their thickness and water availability. The mortality of the seedlings was the highest during their first year and it was heavily influenced by the substrate type and microclimate conditions. The results suggest that the population dynamics of *Picea abies* is significantly affected by the interplay of seeding years, properties of the substrate, and climate change. Furthermore, it was found out that the seedling establishment rate and seed bank size can be supported by canopy disturbances caused by windthrows and Bark Beetle outbreaks. These findings are critical for the restoration of Mountain Spruce forests.

**Key words:** *Picea abies*, Šumava Mts., regeneration, age, size and spatial structure, mast years

## Obsah

Úvod.....	1
Metodika.....	4
Studovaný druh .....	4
Studované lokality .....	5
Design rozmístění ploch a odečtu dat.....	12
Sběr dat .....	14
Analýza dat .....	18
Natalita.....	18
Mortalita.....	19
Výsledky .....	21
Natalita <i>Picea abies</i> .....	21
Natalita <i>Picea abies</i> a podmínky prostředí.....	22
Mortalita semenáčků <i>Picea abies</i> ze semenného roku 2019 .....	25
Mortalita <i>Picea abies</i> a podmínky prostředí.....	27
Mortalita <i>Picea abies</i> s výškou 10-50 cm .....	30
Diskuze.....	32
Natalita <i>Picea abies</i> a semenné roky .....	32
Natalita <i>Picea abies</i> a podmínky prostředí.....	33
Mortalita banky semenáčků <i>Picea abies</i> .....	35
Mortalita semenáčků <i>Picea abies</i> ze semenného roku 2019 .....	36
Vliv substrátu na mortalitu semenáčků <i>Picea abies</i> ze semenného roku 2019.....	38
Závěr .....	41
Literatura .....	42

## Úvod

Horské smrkové lesy, ve kterých dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*), podléhají ve střední Evropě v rámci své dynamiky opakovaným přírodním disturbancím. Nejčastěji bývají smrkové lesy poškozeny větrnými bouřemi a suchem, vedoucí k oslabení a následnému napadení stromů lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*). Tyto vlivy mohou při své vyšší intenzitě a rozsahu závažně poškodit značnou část lesa. Přirozená obnova těchto disturbovaných porostů se vzhledem k závažnosti větrných a kůrovcových disturbancí, které jsou navíc zesilovány klimatickou změnou, stává stále aktuálnější a diskutovanější tématem mezi odborníky (Knížek 2009).

Přechodná půdní semenná banka *Picea abies* neumožňuje tomuto druhu vytvořit dostatečnou regeneraci a její význam přebírá banka semenáčků uložená v podrostu vegetace (Urbanová 2019). Dostupnost semen pro vytvoření nových semenáčků je limitována výskytem semenných let s nadprůměrnou úrodou semen. Frekvence semenných let u *Picea abies* je v průměru každé 3-4 roky a je ovlivněna klimatickými podmínkami. Zvyšující se průměrná teplota a období s nedostatkem srážek v jarních a letních měsících podporují reprodukci smrku. Klimatická změna může v budoucnosti vést ke zvýšení frekvence semenných let, čímž se pravděpodobně může také zvýšit dostupnost smrkových semen (Ascoli et al. 2017; Nussbaumer et al. 2018).

Úrodu a kvalitu semen negativně ovlivňují jejich predátoři a patogenní houby. Hmyzí škůdci rodu *Epinotia* a *Cydia* (obaleči), *Eulithis* (píd'alky), *Dioryctria* (zavíječi) a patogenní rzi svou aktivitou redukují značné množství životaschopných semen v šiškách již na stromě (Kaitera et al. 2014; Modlinger a Liška 2016). Úspěšnými konzumenty smrkových semen po jejich spadu jsou například norník rudý (*Myodes glareolus*) a pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*). Tito postdisperzní predátoři v krátkém čase spotřebují značnou část semen pro svou obživu a vytvoření zásob (Schreiner, Bauer, a Kollmann 2000; Selonon, Wistbacka, a Korpimäki 2016). Predace a sporadický výskyt semenných let ovlivňují dostupnost smrkových semen, která spolu s dalšími podmínkami prostředí, určují úspěšnost regenerace ve formě banky semenáčků (Rossi et al. 2012).

Banku semenáčků tvoří dlouhověké a pomalu rostoucí smrkové zmlazení, doplněné novými semenáčky ze semenných let. Tito jedinci čekají v podrostu lesa na příznivější podmínky pro svůj další vývoj a následný růst (Svoboda et al., 2010). Úspěšnost smrkového zmlazení ovlivňuje řada druhově specifických faktorů, jejichž význam je odlišný pro zmlazení

s konkrétní výškou. Mladší semenáčky a další zmlazení do výšky přibližně 15 cm jsou nejvíce ovlivněny vysokou mortalitou v prvních letech jejich života (Daněk, Šamonil, a Hort 2022; Mottet, Lambert, a DeBlois 2021). Kritické přežívání těchto semenáčků je způsobeno některými typy substrátů v kombinaci s nepříznivými klimatickými podmínkami. Optimální prostředí pro jejich vývoj v prvních letech po vyklíčení poskytují substráty s dostatečnou vlhkostí a živinami. Takové podmínky nabízí mrtvé tlející dřevo, jehož přítomnost v nedisturbovaných lesních porostech je minimální. Úspěšnost jiných typů substrátů, nejčastěji hrabanky, mechů a další vegetace, se bude odvíjet od jejich vlastností, vzájemných interakcí a v kombinaci s množstvím srážek (Hanssen 2002; Hunziker a Brang 2005; Rossi et al. 2012; Valkonen a Maguire 2005). Mortalitu menších semenáčků obecně podporuje nízká půdní vlhkost, způsobená dlouhodobým suchem a vysoká hustota konkurenčních travin a bylin v podrostu (Hunziker a Brang 2005; Prach, Lepš, a Michálek 1996). Schopnost starších semenáčků, vyšších přibližně 15 cm, přežít po relativně dlouhou dobu ve stavu se sníženým růstem, až do úplného zastavení růstu, je podporována příznivými klimatickými podmínkami, dostupností světla a eliminací herbivorů (Daněk, Šamonil, a Hort 2022; Hunziker a Brang 2005). Ukazuje se, že k přežívání smrkového zmlazení, jeho rychlejšímu růstu a přechodu do stadia dospělých stromů významně přispívá otevření korunového zápoje v důsledku přírodních disturbancí (Dobrovolny 2016). Ačkoli se na první pohled může zdát, že přírodní distrubance mají negativní dopad na stav horských smrkových lesů, ve skutečnosti mohou hrát klíčovou roli ve vývoji banky semenáčků a přirozené regeneraci porostů *Picea abies*.

Tato diplomová práce navazuje na literární rešerši o přirozené regeneraci porostů *Picea abies* z půdní semenné banky, která byla zpracována v rámci bakalářské práce (*Přirozená regenerace smrku v horské smrčíně a na plochách disturbovaných kůrovcem*) v roce 2019. Tato práce je pokračováním části věnované bance semenáčků. Cílem práce je zjistit, jaké podmínky ovlivňují vznik a přežívání přirozené regenerace *Picea abies* z banky semenáčků uložené v podrostu zapojeného lesa, a dále zhodnotit předpoklady úspěšnosti této banky semenáčků v procesu přirozené regenerace na potenciálně disturbovaných šumavských lokalitách.

Přirozená regenerace *Picea abies* z banky semenáčků byla studována ve spolupráci s vědeckými pracovníky laboratoře GIS a DPZ Botanického ústavu AV ČR v rámci dlouhodobého projektu zaměřeného na monitoring horských smrčín v NP Šumava. Na tomto projektu jsem se podílela v letech 2018–2021 jako terénní pracovník, přičemž v období 2020–2022 jsem měla na starost terénní práce a správu dat. Cílem tohoto projektu bylo získat

dlouhodobá demografická data pro analýzu a vyhodnocení stavu populace přirozené regenerace *Picea abies* v horských smrčínách na Šumavě. Na základě těchto dat byl vytvořen výběr pro mou diplomovou práci pro objasnění následujících otázek:

- 1) Jaký je význam banky semenáčků v procesu přirozené regenerace porostů *Picea abies*?
- 2) Do jaké míry ovlivňuje výskyt semenných let natalitu semenáčků *Picea abies*?
- 3) Do jaké míry ovlivňuje lokalita a typ substrátu natalitu a mortalitu semenáčků *Picea abies* v prvních letech života?



## Metodika

### Studovaný druh

Smrk ztepilý (*Picea abies* (L.), Karsten) je jednou z klíčových jehličnatých dřevin střeoevropských horských a podhorských lesů, významný z ekologického i hospodářského hlediska. Tento druh dorůstá průměrné výšky 50–60 m a dožívá se přibližně 200–300 let. Kmen stromu je přímý, v mládí pokrytý hladkou hnědou kůrou, která se během stárnutí mění na červeno až šedohnědou odlupující se borku. Koruna má pravidelný kuželovitý tvar, typický pro tento druh, s větvemi uspořádanými v přeslenech. Spodní větve často směřují dolů, zatímco horní rostou vzhůru. Jehlice jsou čtyřhranné, tmavě zelené, o délce 10–25 mm a šířce 1–1,5 mm. *Picea abies* dosahuje reprodukční dospělosti ve věku 20–30 let, přičemž jeho reprodukční cyklus trvá dva roky. V prvním roce na jaře dochází k tvorbě samčích a samičích květních pupenů, které ve druhém roce vykvétají a následně se přeměňují na nezralé zelené šištice. Ty dozrávají od září do října na suché hnědé šišky. Zralá okřídlená semena o délce 2–5 mm a šířce 2 mm, jsou ze šišek uvolňována na konci podzimu a během zimy (Mendelova univerzita v Brně b.r.).

*Picea abies* přirozeně dominuje boreálním lesům severní Evropy a v subalpínském oblastem Alp a Karpat, kde může růst až do nadmořské výšky 2 400 m. n. m., avšak v zakrslé formě. Ve střední Evropě je přirozeně rozšířen v horských a subalpínských oblastech, kde je charakter těchto horských smrčin často narušován lesnickým hospodařením. V nižších polohách (800–1 800 m. n. m.) tvoří smíšené porosty s bukem lesním (*Fagus sylvatica*) a jedlí bělokorou (*Abies alba*). Ekonomická atraktivita *Picea abies*, dána vysokou výnosností a kvalitním dřevem, vedla k rozsáhlé výsadbě tohoto druhu i mimo jeho přirozený areál, včetně nížin, kde čelí nepříznivým klimatickým podmínkám. Sucho, vysoké teploty a extrémní počasí, včetně větrných bouří, ohrožují jeho stabilitu a přežívání. Mělký kořenový systém omezuje schopnost přístupu k podzemní vodě, což zvyšuje náchylnost k vývratům, zejména během dlouhodobého sucha. Kromě abiotických faktorů, jako jsou klimatické podmínky, hraje významnou roli také biotická složka prostředí (Caudullo, Tinner, a de Rigo 2016). Oslabené a poškozené stromy jsou náchylnější k napadení lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus* (L.) Karst.), jedním z nejvýznamnějších škůdců smrkových lesů, jehož aktivita může způsobit významné škody na lesních porostech (Knížek 2009). Vitalitu stromů také snižují houby rodu *Armillaria* (václavky) a kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum* (Fr. Bref.), který způsobuje hnilobu kořenů a spodní části kmene. Poškození mladých stromů spárkatou

zvěří, zejména loupáním kůry, navíc zvyšuje riziko infekcí těmito patogeny (Caudullo, Tinner, a de Rigo 2016).

### **Studované lokality**

Výzkum přirozené regenerace *Picea abies* probíhal na území Národního parku Šumava a částečně v přilehlé Národní přírodní rezervaci Boubínský prales. NP Šumava byl vyhlášen v roce 1991 a nachází se na jihozápadě České republiky, kde sousedí s Rakouskem a Německem. Rozloha NP Šumava činí 68 342 ha a společně s německým NP Bavorský les (24 495 ha) tvoří bezzásahové území o celkové výměře 32 051 ha, z čehož 23 % připadá na NP Šumava a 67 % na NP Bavorský les (stav k 1. 12. 2016). Z této plochy připadá 25 000 ha na souvislou přeshraniční oblast lesních ekosystémů v režimu samovolného vývoje (Čížková, Hubený, a Svoboda 2017; NP Šumava b.r.).

Území Šumavy je výsledkem působení horotvorných procesů a erozních činitelů, čímž vytvořily rozmanité geomorfologické útvary. Mezi ně patří žulové masivy s nejvyššími vrcholy, izolované skalní útvary, ledovcové kary, morénové valy, údolní kaňony a vrchoviště (NP Šumava b.r.). Centrální část Šumavy tvoří rozsáhlá náhorní rovina s průměrnou nadmořskou výškou kolem 1 000 m, přičemž nejvyšším vrcholem na české straně území je Plechý (1 378 m n. m.). Na území převládá chladné klima s průměrnou roční teplotou od + 6 °C v nižších polohách (750 m n. m.) do + 3 °C ve vyšších polohách (1 300 m n. m.). Roční úhrn srážek se pohybuje mezi 800 mm a 1 600 mm (Březník). Zimy jsou dlouhé a chladné, zatímco léta krátká a relativně teplá. V posledních letech se zde stále častěji vyskytuje sucho a vyšší zimní teploty, což souvisí s probíhající klimatickou změnou (NP Šumava b.r.).

Šumavská příroda je díky svému rozmanitému reliéfu a klimatickým i půdním podmínkám charakterizována mnoha biotopy. Převládajícím biotopem na většině bezzásahového území, které mělo před 160 až 250 lety podobu pralesa, jsou horské smrčiny, následované květnatými a acidofilními bučinami (NP Šumava b.r.). Vegetační stupňovitost šumavských lesních společenstev je v současnosti narušena zásahy člověka, zejména odlesňováním krajiny a přeměnou horských smrčin na kulturní smrčiny. Horské smrčiny v nejvyšších polohách jsou lidskou činností ovlivněny minimálně a ponechány samovolnému vývoji. Stromové patro a zmlazení v šumavských bezzásahových územích je zastoupeno druhem *Picea abies* v rozmezí 75–100 %. Nejhojněji se vyskytuje v nadmořské výšce

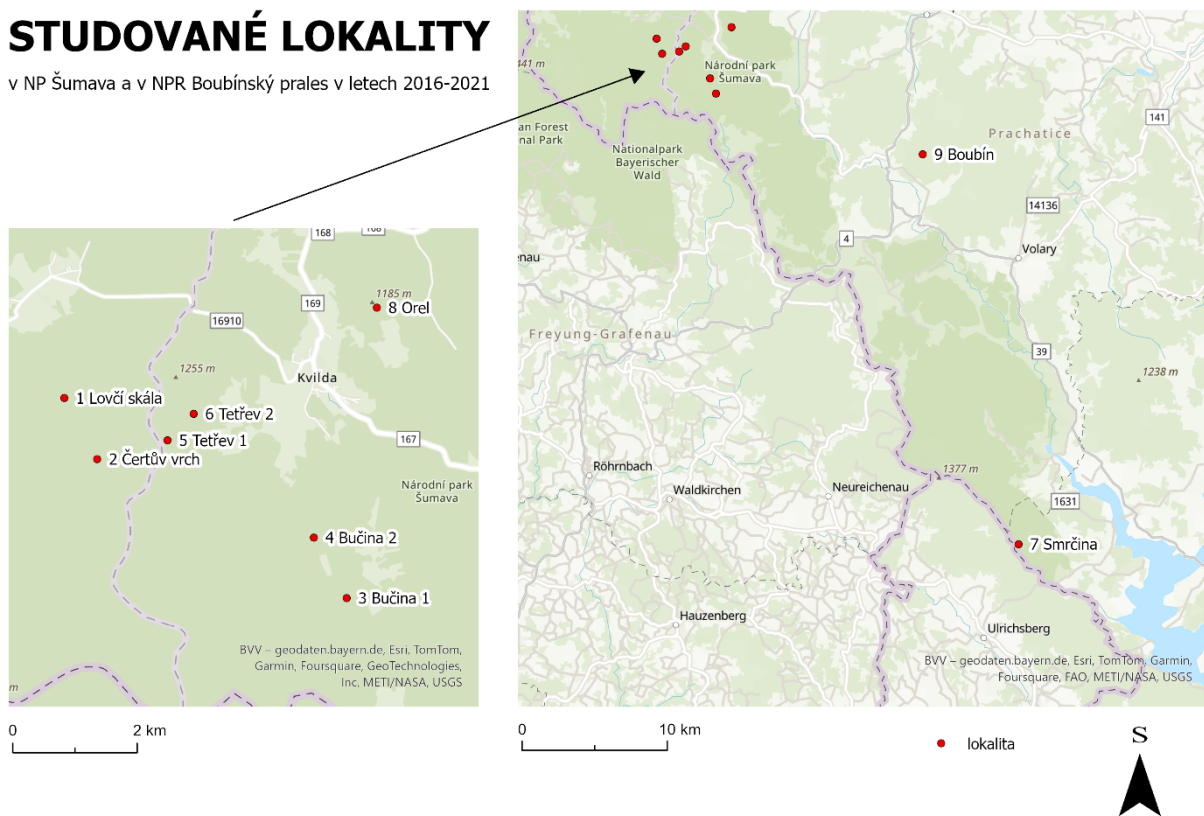
mezi 1 100 a 1 200 m. n. m., ale lze jej nalézt i v nižších polohách okolo 700 m n. m. Nejrozsáhlejší souvislé smrkové plochy na Šumavě se nacházejí na Modravské pláni, Trojmezí a v jejím okolí (Čížková, Hubený, a Svoboda 2017)

Vývoj přirozené regenerace *Picea abies* byl sledován na devíti lokalitách, které byly založeny v roce 2016 týmem výzkumníků z laboratoře GIS a DPZ Botanického ústavu AV ČR v rámci projektu „*Monitoring stavu lesa na území NP Šumava*“. Do tohoto projektu jsem se zapojila v létě roku 2018 a 2019 při terénním sběru dat, což mi umožnilo získat hlubší vhled do samořídících procesů v horských smrčínách, které jsem zpracovávala ve své bakalářské práci („*Přirozená regenerace smrku v horské smrčíně a plochách disturbovaných kůrovcem*“). V květnu 2020 jsem se stala stálým členem laboratoře GIS a DPZ, což mi umožnilo pokračovat ve výzkumu smrkových porostů na Šumavě v rámci projektu „*Inovativní měření mikroklimatu*“, až do června 2022. Data získaná v rámci projektu *Monitoring stavu lesa na území NP Šumava* byla použita k vypracování této diplomové práce pod vedením RNDr. Věroslavy Hadincové, CSc. z oddělení populační ekologie Botanického ústavu AV ČR.

Všechny sledované lokality se nacházejí v nadmořské výšce od 1 140 do 1 250 m n. m. v kulturních horských smrčínách, kde stromovému patru i zmlazení dominuje druh *Picea abies*. Bylinné patro je zastoupeno především druhy brusnicí borůvkou (*Vaccinium myrtillus*) a metličkou křivolakou (*Avenella flexuosa*), zatímco mechovému patru dominují rody *Dicranum* (dvouhrotec) a *Sphagnum* (rašeliník). Na lokalitě č. 7 byla pozorována také výrazná přítomnost *Fagus sylvatica*. Lokality č. 1, 2, 3, 4, 5, 6 a 8 se nacházejí nedaleko obcí Modrava a Kvilda, lokalita č. 7 pod vrcholem Smrčina při hranici s Rakouskem a lokalita č. 9 se jako jediná nachází v Boubínském pralese v blízkosti obce Kubova Huť. Poloha sledovaných lokalit a jejich charakter jsou zobrazeny na mapě a fotografiích na obr. 1–10.

# STUDOVANÉ LOKALITY

v NP Šumava a v NPR Boubínský prales v letech 2016-2021



**Obr. 1:** Mapa studovaných lokalit v NP Šumava a v NPR Boubínský prales v letech 2016–2021. Zpracováno v programu ArcGIS, zdroj: archiv autorky.



**Obr. 2:** Lokalita č. 1 – území kolem Lovčí skály, 1 145 m n. m., obec Modrava, přírodní zóna ochrany přírody. Foto: R. Urbanová (červenec 2020), zdroj: archiv autorky.



**Obr. 3:** Lokalita č. 2 – území kolem Čertova vrchu, 1 205 m n. m., obec Modrava, přírodní zóna ochrany přírody. Foto: R. Urbanová (červenec 2020), zdroj: archiv autorky.



**Obr. 4:** Lokalita č. 3 – oblast v okolí Bučiny v nadmořské výšce 1 150 m n. m., obec Kvilda, přírodě blízká zóna ochrany přírody. Foto: R. Urbanová (červenec 2020), zdroj: archiv autorky.



**Obr. 5:** Lokalita č. 4 – oblast v okolí Bučiny v nadmořské výšce 1 140 m n. m., obec Kvilda, přírodě blízká zóna ochrany přírody. Foto: R. Urbanová (červenec 2020), zdroj: archiv autorky.



**Obr. 6:** Lokalita č. 5 – území kolem vrcholu Tetřev, 1 145 m n. m., obec Kvilda, přírodě blízká zóna ochrany přírody. Foto: R. Urbanová (červenec 2020), zdroj: archiv autorky.



**Obr. 7:** Lokalita č. 6 – území kolem vrcholu Tetřev, 1 190 m n. m., obec Kvilda, přírodě blízká zóna ochrany přírody.  
Foto: R. Urbanová (červenec 2020), zdroj: archiv autorky.



**Obr. 8:** Lokalita č. 7 – území kolem vrcholu Smrčina, 1 205 m n. m., obec Horní Planá, přírodě blízká zóna ochrany přírody. Foto: R. Urbanová (červenec 2020), zdroj: archiv autorky.



**Obr. 9:** Lokalita č. 8 – území kolem vrcholu Orel, 1 180 m n. m., obec Kvilda, zóna soustředěné péče o přírodu.  
Foto: R. Urbanová (červenec 2020), zdroj: archiv autorky.



**Obr. 10:** Disturbovaná plocha na lokalitě č. 9 v NPR Boubínský prales v nadmořské výšce 1 250 m n. m. následkem kácení stromů napadených kůrovcem. Foto: R. Urbanová (červen 2020), zdroj: archiv autorky.



## Design rozmístění ploch a odečtu dat

Přírozená regenerace *Picea abies* byla pozorována na lokalitách, jejichž poloha byla zvolena s ohledem na zajištění kontinuálního sběru dat v dalších letech. Lokality byly založeny v zapojeném nedisturbovaném lese a v bezpečné vzdálenosti od turistických cest. Každá lokalita se skládala ze dvou transektů, které byly od sebe vzdálené několik metrů až desítek metrů. Výjimkou byla lokalita č. 6 s jedním transektem.

Transekt představuje 20–30 m dlouhou a 2 m širokou plochu, jejíž začátek a konec je označen patníky (trvalými body zaměřenými GPS souřadnicemi). Vymezením krajních hranic ve vzdálenosti 1 m na pravou i na levou stranu od patníků vznikla plocha, která byla rozdělena v levém i pravém směru na plochy o velikosti 1 m<sup>2</sup>, na nichž probíhal sběr dat. Pro analýzu dat byl levý a pravý čtverec sloučen v jednu plochu o velikost 2 m<sup>2</sup> a počet těchto ploch odpovídá celkové délce transektu měřeného v metrech. Velikost transektů na konkrétních lokalitách zobrazuje obr. 11–12.

V roce 2019 došlo na lokalitě č. 9 k poškození jednoho z transektů v důsledku kácení stromů napadených kůrovcem. Těžba pokácených stromů v jeho okolí způsobila změny v jeho některých částech (narušené plochy jsou zobrazeny na obr. 12 a 13), což mělo negativní vliv na vývoj pozorované regenerace *Picea abies*. Z důvodu plánovaného kácení kůrovcového dřeva v okolí druhého transektu, byla tato lokalita v roce 2021 zrušena. Pozorovaná populace byla sklizena pro případné analýzy věkové struktury v dendrochronologické laboratoři.

Lokalita č. 1		Lokalita č. 2		Lokalita č. 3		Lokalita č. 4		Lokalita č. 5		Lokalita č. 6	
T1	T2	T1	T2	T1	T2	T1	T2	T1	T2	T1	T2
L	P	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9
10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11
12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12
13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13
14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14
15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16
17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17
18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18
19	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19
20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20
21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21
22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22
23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23
24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24
25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
26	26	26	26	26	26	26	26	26	26	26	26
27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27
28	28	28	28	28	28	28	28	28	28	28	28
29	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30

Obr. č. 11: Rozložení transektů tvořených plochami o velikost 1 m<sup>2</sup> v levém a pravém směru na lokalitách č. 1–6.

Lokalita č. 7		Lokalita č. 8		Lokalita č. 9	
T1	T2	T1	T2	T1	T2
L	P	L	P	L	P
1	1	1	1	1	1
2	2	2	2	2	2
3	3	3	3	3	3
4	4	4	4	4	4
5	5	5	5	5	5
6	6	6	6	6	6
7	7	7	7	7	7
8	8	8	8	8	8
9	9	9	9	9	9
10	10	10	10	10	10
11	11	11	11	11	11
12	12	12	12	12	12
13	13	13	13	13	13
14	14	14	14	14	14
15	15	15	15	15	15
16	16	16	16	16	16
17	17	17	17	17	17
18	18	18	18	18	18
19	19	19	19	19	19
20	20	20	20	20	20
21	21	21	21	21	21
22	22	22	22	22	22
23	23	23	23	23	23
24	24	24	24	24	24
25	25	25	25	25	25
26	26	26	26	26	26
27	27	27	27	27	27
28	28	28	28	28	28
29	29	29	29	29	29
30	30	30	30	30	30

**Obr. č. 12:** Rozložení transektů tvořených plochami o velikosti 1 m<sup>2</sup> v levém a pravém směru na lokalitách č. 7–9. Poškozené čtverce na lokalitě č. 9 z roku 2020 jsou znázorněny červenou číslovkou.



**Obr. 13:** Pohled na paseku vytvořenou na lokalitě č. 9 následkem kácení a těžby kůrovcového dřeva na jaře 2020. Zdroj: archiv autorky.

V roce 2016, při založení studie, probíhalo na každé ploše o velikosti 1 m<sup>2</sup> mapování populace *Picea abies*. Veškeré smrkové zmlazení, od semenáčků se zdřevnatělým kmínkem a primárními jehlicemi, až po dlouho žijící a pomalu rostoucí stromky do výšky 50 cm, bylo označeno kovovým štítkem s identifikačním číslem. Štítek byl k rostlině upevněn drátkem s dostatečným prostorem, aby se zabránilo jeho uvolnění a zároveň neomezoval rostlinu v růstu. Pokud došlo ke ztrátě štítku, a to buď následkem odtávání sněhu nebo okusem vegetace zvěří, a demografické hodnoty odpovídaly hodnotám z předchozích let pozorování, byl tento jedinec označen štítkem s novým identifikačním číslem, pod kterým bylo nadále monitorováno. Pokud demografické údaje neoznačeného jedince neodpovídaly předchozím záznamům, byl rovněž označen, zařazen do databáze pozorované populace a v závislosti na jeho věku podrobena zpětnému odečtu demografických údajů do roku 2016. Neoznačení jedinci, kteří nevykazovali známky života (absence fotosyntetizujících jehlic), byli zaznamenáni jako uhynulí a odstraněni z plochy.

Všichni označení jedinci z populace *Picea abies* byli v každém následujícím roce pozorování podrobena odečtu demografických údajů jako je věk, celková výška, přírůst, případně informace o poškození rostliny či jejím uhynutí. V semenném roce 2019, kdy vyklíčilo mnoho semen a byl zaznamenán velký počet semenáčků, byla zmapována

pokryvnost vegetace a typ substrátu na místech bez vegetace na plochách o velikosti 1 m<sup>2</sup> pro studium vlivu prostředí na uchycení a přežívání nových semenáčků *Picea abies*. Mapování pokryvnosti bylo provedeno jako procentuální odhad pokryvnosti přítomných druhů rostlin, dalšího organického materiálu a neživé přírody na dané ploše. V roce 2019 byla dále databáze demografických údajů u každého jedince rozšířena o typ substrátu, ze kterého roste. Více informací o odečtu demografických dat je uvedeno v následující podkapitole Sběr dat.



**Obr. 14:** Pohled na označené smrkové zmlazení od nejmenších semenáčků po mladé stromky do výšky 50 cm. Zdroj: archiv autorky.



**Obr. 15:** Jednoleté smrkové semenáčky se zdřevnatělým kmínkem a primárním jehlicemi. Zdroj: archiv autorky.

## Sběr dat

V této práci byla využita data o přirozené regeneraci *Picea abies* která vycházejí z šestiletého pozorování, probíhajícího v letech 2016–2021. Terénní sběr dat probíhal jednou ročně na přelomu července a srpna, kdy smrkové zmlazení dosáhlo svého růstového maxima za danou vegetační sezónu. Dodatečná kontrolní měření na konci srpna a v září ukázala zanedbatelné až nulové hodnoty dalšího přírůstu, což bylo způsobeno nepříznivými podmínkami prostředí v podzimním období. Každý rok byl zaznamenán počet nových a uschlých semenáčků. Rovněž byla každý rok zaznamenána celková výška jedince měřena od země po vrchol terminálu (nejsvrchnější místo na kmeni odkud roste strom do výšky).

Stáří jedince bylo zjištěno v prvním roce jeho nalezení (2016) na základě počtu růstových nodů na kmínku, případně podle počtu přeslenů na větvích. Přesný věk lze spolehlivě určit pouze v laboratorních podmínkách pomocí dendrochronologických metod. Pro porovnání odchylek mezi odhadovaným věkem v terénu a skutečným věkem byla v roce 2021 provedena dendrochronologická analýza několika jedinců odebraných z lokality č. 9. Kmeny byly nařezány v několika místech, a následně byly plochy příčného řezu zbroušeny, aby bylo možné spočítat letokruhy pod mikroskopem (nepublikovaná data, laboratoř GIS a DPZ BÚ AVČR a dendrochronologická laboratoř Přf UK). Tato metoda ukázala na určité nepřesnosti při určování věku v terénu, které jsou však zanedbatelné pro spolehlivé vyhodnocení věkové struktury pozorované populace. Všechny nové semenáčky z následujících let byly označeny a jejich věk byl jednoznačně znám. Výjimkou byl semenný rok 2019, kdy byly zaznamenány vysoké počty klíčících rostlin *Picea abies*. Vzhledem k jejich počtu v řádu tisíců a k předpokládané vysoké mortalitě v prvním roce života nebylo možné všechny nové jedince označit. Z tohoto důvodu byly v roce 2019, a v žádném jiném roce pozorování, zaznamenány počty jednoletých semenáčků, kteří byli identifikováni jako jedinci s děložními listy a nezdrvnatělým kmínkem. Tito jedinci byli označeni a zpětně doměřeni za předpokladu, že přežili do následující vegetační sezóny, kdy, již měli primární jehlice a zdrvnatělý kmínek.

Data o natalitě byla zjišťována jako počet nově nalezených jedinců na všech lokalitách ve všech následujících letech, vždy na přelomu července a srpna. Data o mortalitě představují počty uhynulých jedinců. Jako uhynulý byl označen jedinec, který vykazoval nepříznivé vnější známky života, jako proschnutí a absenci fotosyntetizujících jehlic. Taková rostlina byla následně odstraněna z pozorované plochy. Za uhynulé byli považováni také jedinci, které se na ploše nepodařilo nalézt.

Stanoviště neboli typ substrátu, bylo zaznamenáno v roce 2019 v rámci mapování pokryvnosti vegetace na všech lokalitách na úrovni ploch o velikosti 1 m<sup>2</sup>. Pokryvnost představuje odhad procentuálního pokrytí plochy přítomnými nižšími (bezcévnými) a vyššími (cévnatými) rostlinami a dalšími typy substrátů jako jsou hrabanka (vrstva spadaneho jehličí), rozkládající se kmeny a pařezy po disturbanci nebo kameny.



**Obr. 16:** Dvouletý semenáček *Picea abies* s viditelnými ročními přírůsty.  
Zdroj: archiv autorky.



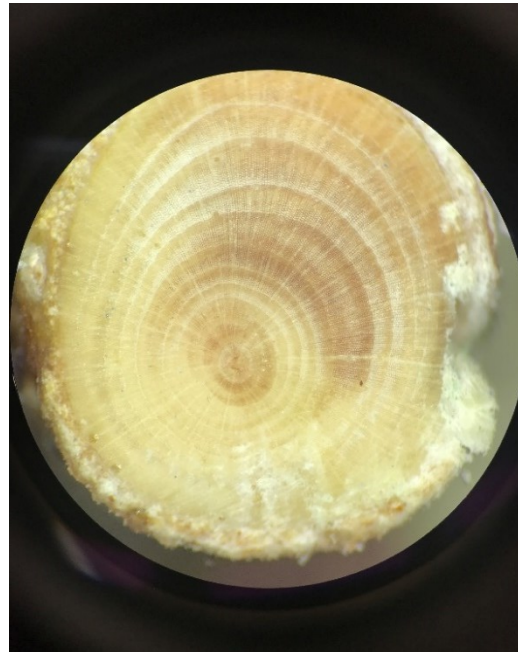
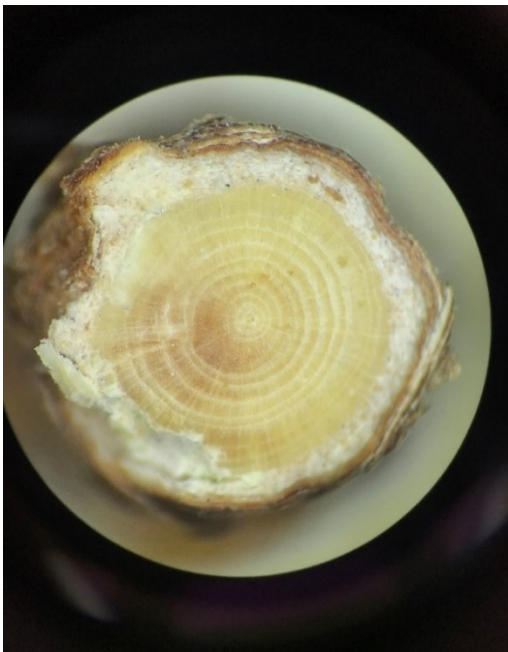
**Obr. 17:** Pohled na banku semenáčků *Picea abies* v podrostu vegetace.  
Zdroj: archiv autorky.



**Obr. 18 a 19:** Značení a měření nových smrkových semenáčků ze semenného roku 2019. Zdroj: archiv autorky.



**Obr. 20 a 21:** Smrkové zmlazení odebrané ze zrušené lokality č. 9 v roce 2020 pro věkovou analýzu zpracovanou dendrochronologickými metodami. Zdroj: archiv autorky.



**Obr. 22 a 23:** Pohled v mikroskopu na počet letokruhů určujících skutečný věk vybraných jedinců z lokality č. 9. Zdroj: archiv autorky.

## Analýza dat

### Natalita

Zpracování všech dat týkajících se přirozené regenerace *Picea abies* probíhalo v tabulkovém editoru Microsoft Office Excel a v programu Statistica verze 14. Data o natalitě byla analyzována za účelem zjištění, zda se počty nových semenáčků liší mezi lokalitami v období 2016–2021. Současně byla hodnocena korelace mezi počty nových semenáčků a prostředím, zejména typem substrátu, na kterém se vyvíjejí.

Hustota semenáčků na jednotlivých lokalitách a v daných letech byla vyjádřena jako celkové počty a hustoty nových semenáčků. Tyto hustoty byly vypočítány jako podíl celkového počtu semenáčků na lokalitě a počtu ploch o velikosti 1 m<sup>2</sup> (dále jen, „čtverců“), které lokalitu tvoří. Natalita představuje počet nově vzniklých semenáčků za jeden rok na ploše 2 m<sup>2</sup>. Vzhledem k vysokému počtu semenáčků v roce 2019 a omezenému množství dat ve zbylých letech, byly analýzy závislosti natality na podmínkách prostředí prováděny pouze pro rok 2019. Pro znázornění natality na jednotlivých lokalitách v konkrétním roce byly vytvořeny tabulky s celkovým počty a hustotami nových jednoletých semenáčků. Natalita v roce 2019 byla dále graficky zpracována pomocí krabicového grafu, který umožnil vizualizaci rozptylu dat a určení extrémních hodnot, které analýza ukázala.

Zda se liší natalita mezi lokalitami v roce 2019 bylo statisticky testováno jednorozměrným testem analýzy rozptylu, konkrétně hierarchickou ANOVOU (transekt vnořený do lokality a čtverec vnořený do transektu), po transformaci dat odmocninou pro dosažení jejich normálního rozdělení. Statisticky prokázané rozdíly v natalitě mezi jednotlivými lokalitami byly dále testovány pomocí post-hoc testu.

Efekt prostředí na natalitu semenáčků byl testován pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM) s Poissonovo rozdělením. Tento přístup byl zvolen z důvodu šikmosti dat a jejich nízkému počtu na některých plochách. Závislou proměnnou představovaly počty semenáčků, zatímco nezávislé proměnné zahrnovaly lokalitu s vnořeným efektem plochy a transektu a typ substrátu. Substrát byl rozdělen do tří kategorií: vegetace, mechy a hrabanka. Model testoval jak hlavní efekty jednotlivých typů substrátů, tak jejich vzájemné interakce. Následné analýzy korelace mezi počtem nových semenáčků a typem substrátu byly vizualizovány pomocí bodových grafů a stanoveny výpočtem koeficientu determinace  $r^2$ , což odpovídá druhé mocnině korelačního koeficientu. Vzhledem k tomu, že data obou

proměnných neodpovídala normálnímu rozdělení, byly jejich hodnoty před touto analýzou transformovány odmocněním.

## **Mortalita**

Vzhledem k předpokládané vysoké mortalitě semenáčků *Picea abies* v prvních letech života byla data o jejich mortalitě analyzována odděleně pro nové semenáčky ze semenného roku 2019 a pro starší smrkové zmlazení. Pro statistické zpracování dat o mortalitě byly použity stejné metody jako v případě analýzy natality. Cílem analýzy mortality semenáčků ze semenného roku 2019 bylo zjistit míru mortality jak v čase, tak v závislosti na podmínkách prostředí, zejména na typu substrátu, v letech 2019–2021. Analýza mortality staršího smrkového zmlazení byla zaměřena na určení míry mortality všech jedinců s výškou 10–50 cm od roku 2017 do roku 2021.

Mortalita byla zaznamenávána jako počet uhynulých semenáčků na ploše 1 m<sup>2</sup> za jeden rok. Hustoty pro jednotlivé lokality byly vypočítány za celkové období 2019–2021 i za jednotlivé sezóny. Hustota mezi lety 2019 a 2020 byla vypočítána jako procentuální podíl počtu živých semenáčků zaznamenaných v roce 2019 a počtu uhynulých semenáčků v roce 2020. Obdobně byla hustota mezi lety 2020 a 2021 vypočítána jako procentuální podíl počtu dvouletých semenáčků v roce 2020 a počtu uhynulých semenáčků v roce 2021. Výsledné hodnoty byla přepočítány na plochu o velikosti 1 m<sup>2</sup> (dále jen „čtverců“) pomocí počtu čtverců, které lokalitu tvoří, a převedeny na procenta. Pro přehledné zobrazení rozptylu a variability dat byly vytvořeny krabicové grafy, které zobrazují mortalitu mezi lety 2019–2020 a 2020–2021.

Obdobně pro testování potenciálních rozdílů v mortalitě mezi jednotlivými lokalitami v čase byla data o mortalitě vyjádřena jako podíl uschlých semenáčků a počtu semenáčků v předchozím roce na jednotlivých čtvercích. Data byla testována analýzou variance, konkrétně hierarchickou ANOVOU (transekt vnořený do lokality a čtverec vnořený do transektu) po transformaci dat na normální rozdělení. Efekt prostředí, tj. typ substrátu, na mortalitu byl testován pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM) s Poissonovo rozdělením. Testovány byly jak jednotlivé typy substrátů (vegetace, mechy, hrabanka), tak jejich vzájemné interakce. Pro grafické zobrazení směru efektu substrátu na mortalitu semenáčků byly vytvořeny bodové grafy lineární závislosti mezi testovanými proměnnými, doplněné výpočtem koeficientu determinace ( $r^2$ ). Vzhledem k tomu, že data obou proměnných, podobně jako u natality



neodpovídala normálnímu rozdělení, byly jejich hodnoty před analýzou transformovány odmocněním.

Data o mortalitě starších jedinců *Picea abies*, zahrnovala všechny semenáčky a další zmlazení s výškou v rozmezí 10–50 cm. Analýza byla provedena jako průměrný počet uhynulých jedinců na ploše 1 m<sup>2</sup>, vyjádřený v procentech, na všech sledovaných lokalitách v období 2017–2021. Z původního datového souboru, obsahujícího 7 503 sledovaných jedinců, byl vytvořen užší výběr se všemi žijícími jedinci s výškou 10–50 cm v roce 2017. Tento výběr zahrnoval 2 201 jedinců, jejichž počet se postupně snižoval až do konce sledovaného období v roce 2021. Počty uhynulých a přežívajících jedinců byly zaznamenávány do tabulek pro každou lokalitu v daném roce a následně přepočítány na průměrné hustoty. Tyto hustoty byly vyjádřeny jako podíl celkového počtu uhynulých jedinců v daném roce a celkového počtu čtverců tvořících danou lokalitu. Na základě průměrné mortality semenáčků (vyjádřené na jednotku plochy 1 m<sup>2</sup> v procentech) bylo vypočteno procentuální zastoupení přežívajících jedinců. Všechny výsledky byly shrnuty do tabulky a graficky zpracovány pomocí sloupcového grafu, který porovnává míry mortality a přežívání jedinců na jednotlivých lokalitách v letech 2017–2021.

## Výsledky

### Natalita *Picea abies*

Data o natalitě *Picea abies* z let 2016–2021 ukázala, že se na všech lokalitách objevilo 33 586 nových jedinců s průměrným počtem 327 jedinců na 1 m<sup>2</sup>. Hustoty nových semenáčků se výrazně lišily mezi jednotlivými lety i lokalitami. Nejvyšší hustota byla zaznamenána během semenného roku 2019, kdy se na všech lokalitách objevilo 32 900 nových jedinců s průměrem 320 jedinců v každém čtverci (1 m<sup>2</sup>). Nejvyšší hustota semenáčků v roce 2019 byla pozorována na lokalitě č. 4 (101 jedinců/m<sup>2</sup>) a lokalitě č. 8 (64 jedinců/m<sup>2</sup>). Naopak nejnižší hustota semenáčků byla zaznamenána na lokalitě č. 7, kde se objevili v každém čtverci průměrně pouze 3 jedinci. Druhá nejvyšší natalita byla registrována v roce 2016, kdy se objevilo celkem 526 nových semenáčků s průměrnou hustotou 5 jedinců na 1 m<sup>2</sup>. Nejméně semenáčků bylo pozorováno v roce 2018 (rok před semenným rokem), kdy bylo na všech lokalitách pozorováno 5 nových jedinců. Zajímavým výsledkem je porovnání natality na lokalitě č. 7, která vykázala v roce 2016 druhou nejvyšší natalitu, ale v roce 2019 naopak nejnižší. Tento kontrast by mohl být spojen s rozdílnými abiotickými a biotickými faktory prostředí, které mohly ovlivnit regeneraci *Picea abies* na této lokalitě.

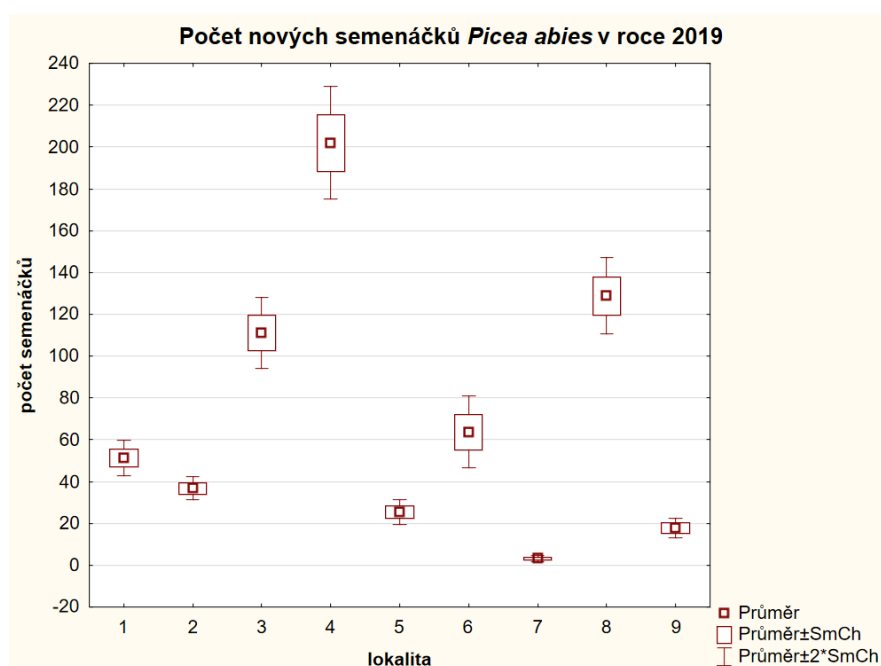
Celkové počty nových semenáčků a hustoty nových semenáčků přepočtené na 1 m<sup>2</sup> na jednotlivých lokalitách v letech 2016–2021 jsou znázorněny obr. 24 a 25. Počty nových semenáčků v roce 2019 jsou detailně zobrazeny také pomocí krabicového grafu na obr. 26.

Počty semenáčků <i>Picea abies</i>										
ROK	1	2	3	4	5	6	7	8	9	celkem
2016	16	15	22	118	18	9	125	9	194	526
2017	0	3	1	1	2	2	3	4	2	18
2018	0	4	0	0	0	1	0	0	0	5
2019	2833	2024	4995	11111	1536	1591	194	7729	887	32900
2020	18	0	41	12	2	1	2	50	0	126
2021	6	5	0	0	0	0	0	0	0	11
celkem	2873	2051	5059	11242	1558	1604	324	7792	1083	33586

Obr. 24: Tabulka s celkovými počty nových semenáčků *Picea abies* na lokalitách 1–9 v letech 2016–2021.

Hustoty semenáčků <i>Picea abies</i>										
ROK	1	2	3	4	5	6	7	8	9	celkem
2016	0,15	0,14	0,24	1,07	0,15	0,18	1,04	0,08	1,94	4,99
2017	0,00	0,03	0,01	0,01	0,02	0,04	0,03	0,03	0,02	0,18
2018	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,06
2019	25,75	18,40	55,50	101,01	12,80	31,82	1,62	64,41	8,87	320,18
2020	0,16	0,00	0,46	0,11	0,02	0,02	0,02	0,42	0,00	1,20
2021	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10
celkem	26,12	18,65	56,21	102,20	12,98	32,08	2,70	64,93	10,83	326,70

Obr. 25: Tabulka s hustotami nových semenáčků *Picea abies*, vyjádřenými jako průměrné počty semenáčků na plochu o velikosti 1 m<sup>2</sup>, na lokalitách 1–9 v letech 2016–2019.



Obr. 26: Krabicový graf znázorňující rozdělení počtu nových semenáčků *Picea abies* na lokalitách 1–9 v roce 2019.

### Natalita *Picea abies* a podmínky prostředí

Efekt lokalit na natalitu druhu *Picea abies* v roce 2019 byl statisticky prokázán jednorozměrným testem analýzy rozptylu (ANOVA):  $p < 0,0001$ ,  $F = 180,1$ ,  $df = 7$ . Výsledky následného post-hoc testu ukázaly statisticky významné rozdíly v počtu nových semenáčků mezi téměř všemi lokalitami. Statisticky prokázané i neprokázané rozdíly v natalitě smrkových semenáčků mezi jednotlivými lokalitami jsou přehledně znázorněny na obr. 27.

Post-hoc test natality <i>Picea abies</i> v roce 2019									
lokality	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1		0,405885	0,000010	0,000010	0,000018	0,941279	0,000010	0,000010	0,000010
2	0,405885		0,000010	0,000010	0,073672	0,131226	0,000010	0,000010	0,000121
3	0,000010	0,000010		0,000010	0,000010	0,001445	0,000010	0,812584	0,000010
4	0,000010	0,000010	0,000010		0,000010	0,000010	0,000010	0,000010	0,000010
5	0,000018	0,073672	0,000010	0,000010		0,000105	0,000010	0,000010	0,630951
6	0,941279	0,131226	0,001445	0,000010	0,000105		0,000010	0,000015	0,000010
7	0,000010	0,000010	0,000010	0,000010	0,000010	0,000010		0,000010	0,000042
8	0,000010	0,000010	0,812584	0,000010	0,000010	0,000015	0,000010		0,000010
9	0,000010	0,000121	0,000010	0,000010	0,630951	0,000010	0,000042	0,000010	

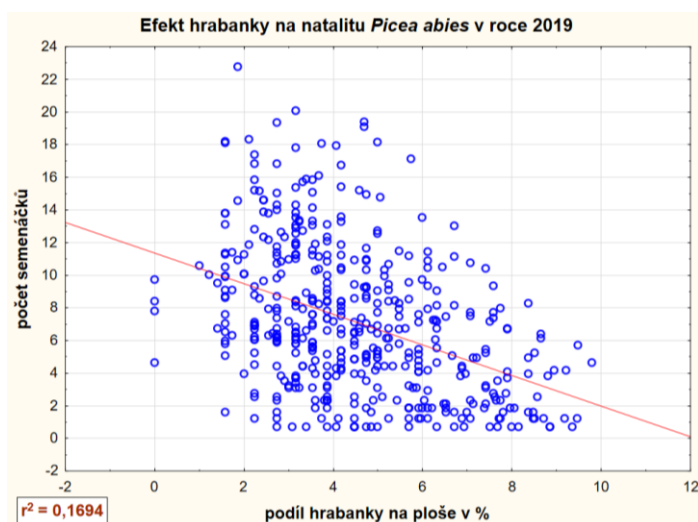
Obr. 27: Tabulka s výsledky post-hoc testu popisující rozdíly ve výskytu nových semenáčků *Picea abies* mezi jednotlivými lokalitami v roce 2019.

Lineární model s Poissonovo rozdělením ukázal, že hrabanka ( $p < 0,0001$ ) a mechy ( $p = 0,0113$ ) mají statisticky významný vliv na natalitu smrkových semenáčků. Statisticky významná vyšla také interakce těchto dvou substrátů ( $p < 0,0001$ ). Efekt vegetace na hustotu semenáčků byl statisticky nevýznamný ( $p = 0,3653$ ), avšak v kombinaci s mechy nebo hrabankou opět vykazovala statisticky významný vliv. Výsledky testu efektu prostředí na natalitu jsou přehledně shrnuty na obr. 27.

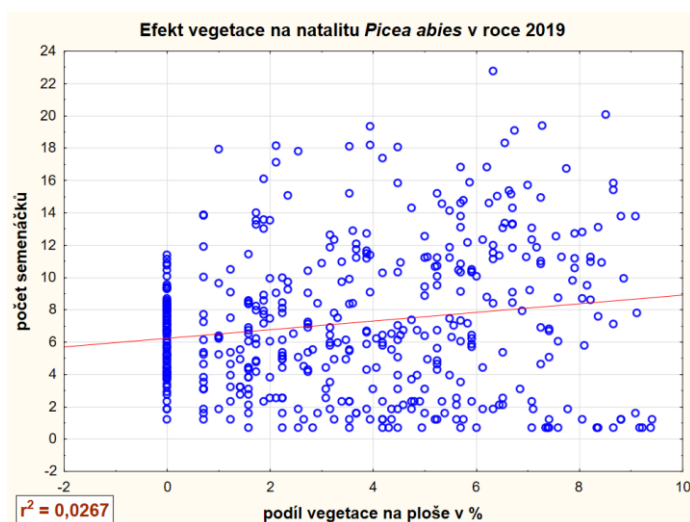
	Výsledky testu efektu prostředí na natalitu <i>Picea abies</i>		
	stupně volnosti	Wald	p - hodnota
lokality	8	5920,0	0,0000
transekt	8	1090,1	0,0000
čtverec	58	1772,7	0,0000
vegetace	1	0,8	0,3653
mechy	1	6,4	0,0113
hrabanka	1	75,8	0,0000
vegetace * mechy	1	5,1	0,0245
vegetace * hrabanka	1	186,4	0,0000
mechy * hrabanka	1	17,1	0,0000

Obr. 28: Tabulka s výsledky testu efektu jednotlivých typů substrátů a jejich interakcí na natalitu *Picea abies* v roce 2019, vypočítané pomocí zobecněného lineárního modelu s Poissonovo rozdělením.

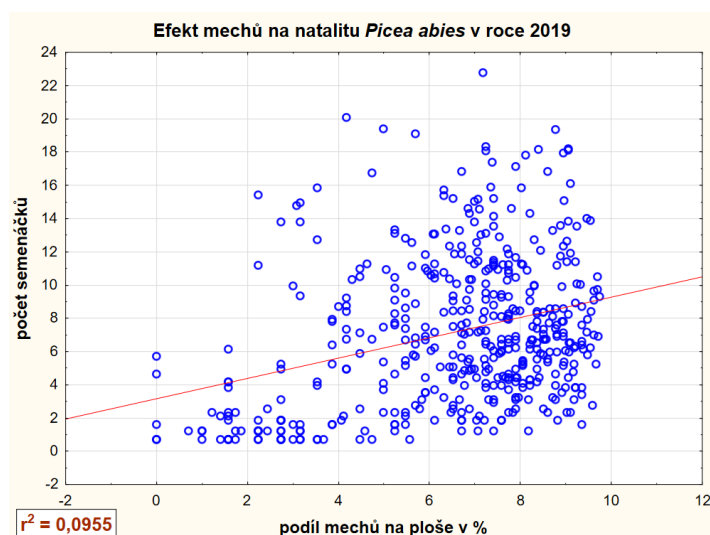
Grafické znázornění lineární závislosti hustoty semenáčků na konkrétních typech substrátů, společně s vypočítanými koeficienty determinace ( $r^2$ ), uvedenými v grafech na obr. 29–31, ukázaly velmi nízké hodnoty ( $r^2 = 0,1694$  pro hrabanku,  $r^2 = 0,0267$  pro vegetaci,  $r^2 = 0,0955$  pro mechy). Tyto výsledky naznačují statisticky slabý lineární vztah mezi proměnnými. Zatímco počet semenáčků se mírně zvyšuje s rostoucím podílem mechů a vegetace, ale s rostoucím podílem hrabanky naopak klesá.



Obr. 29: Graf lineární závislosti počtu nových semenáčků *Picea abies* na hrabance v roce 2019.



Obr. 30: Graf lineární závislosti počtu nových semenáčků *Picea abies* na hrabance v roce 2019.



Obr. 31: Graf lineární závislosti počtu nových semenáčků *Picea abies* na mechu v roce 2019.

### Mortalita semenáčků *Picea abies* ze semenného roku 2019

Data o mortalitě *Picea abies* ukázala, že z celkového počtu nových semenáčků (32 900) zaznamenaných v roce 2019 přežilo do roku 2021 pouze 4,1 %, zatímco 95,9 % uhynulo. Celková mortalita za období 2019–2020 dosáhla hodnoty 94,5 % (31 749 jedinců uhynulo), zatímco v sezóně 2020–2021 to bylo pouze 1,6 % (257 uhynulých jedinců). Nejnižší mortalita byla zaznamenána na lokalitě č. 7, a to jak celkově (88 %), tak v roce 2020 (84 %). Nicméně v roce 2021 vykazovala tato lokalita jako jediná výrazně vyšší hodnotu úmrtnosti (4,9 %) mezi všemi sledovanými lokalitami. Nejvyšší hustota uhynulých semenáčků v období 2019–2021 byla zaznamenána na lokalitě č. 2 (99,5 % = 17,9 jedince/m<sup>2</sup>), následovaná lokalitami č. 4 (98,9 % = 99,9 jedince/m<sup>2</sup>) a lokalitou č. 3 (97,8 % = 54,8 jedince/m<sup>2</sup>). Průměrná hustota uhynulých semenáčků se na ostatních lokalitách, s výjimkou lokality č. 7 (71,3 % = 1,43 jedince/m<sup>2</sup>), pohybovala v rozmezí 92,7 % až 96,6 %.

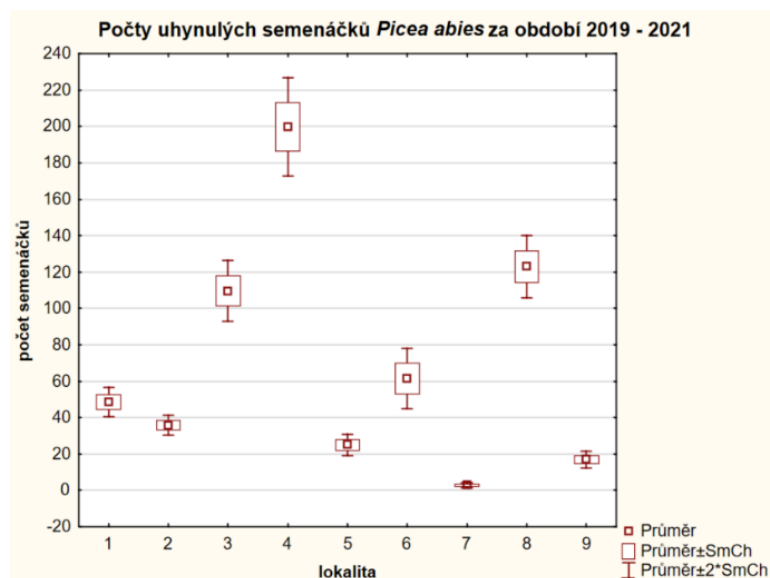
Celkový počet uhynulých semenáčků, jejich hustota přepočtená na 1 m<sup>2</sup> a míra úspěšnosti přežívání, vyjádřené v procentech na jednotlivých lokalitách v letech 2019–2021 jsou zobrazeny na obr. 32 a 33. Počty uhynulých semenáčků v jednotlivých sezónách 2019–2020 a 2020–2021, stejně jako celková mortalita za celé období 2019–202, jsou znázorněny krabicovými grafy na obr. 34–36.

Počty uschlých semenáčků <i>Picea abies</i>										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	celkem
nové semenáčky v roce 2019	2833	2024	4995	11111	1536	1591	194	7729	887	32900
uhynulé semenáčky v roce 2020	2649	1959	4912	10952	1507	1510	163	7281	816	31749
mortalita v % (2020)	93,5%	96,8%	98,3%	98,6%	98,1%	94,9%	84,0%	94,2%	92,0%	94,5%
uhynulé semenáčky v roce 2021	27	12	19	36	0	26	8	97	32	257
mortalita v % (2021)	1,0%	0,6%	0,4%	0,3%	0,0%	1,7%	4,9%	1,3%	3,9%	1,6%
uhynulé semenáčky 2019 - 2021	2676	1971	4931	10988	1507	1536	171	7378	848	32006
mortalita v % (2019 - 2021)	94,5%	97,4%	98,7%	98,9%	98,1%	96,5%	88,1%	95,5%	95,6%	95,9%

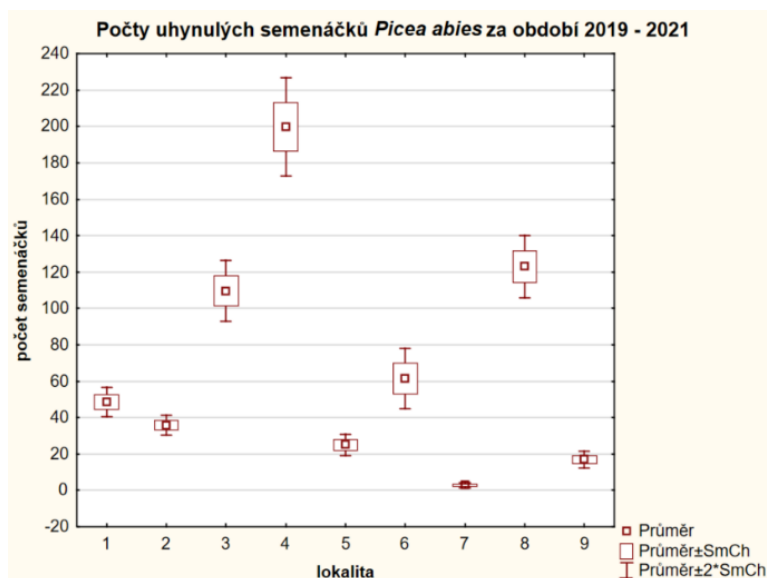
Obr. 32: Tabulka s celkovými počty uhynulých semenáčků *Picea abies*, nově objevených v roce 2019, a mírou úspěšnosti jejich přežívání, vyjádřenou v procentech, na lokalitách 1–9 za období 2019–2021.

Hustoty uschlých semenáčků <i>Picea abies</i>										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	celkem
nové semenáčky v roce 2019	26	18	56	101	13	32	2	64	9	320
uhynulé semenáčky v roce 2020	24,1	17,8	54,6	99,6	12,6	30,2	1,4	60,7	8,2	309
mortalita v % (2020)	92,6%	98,9%	97,5%	98,6%	96,6%	94,4%	67,9%	94,8%	90,7%	92,4%
uhynulé semenáčky v roce 2021	0,01	0,11	0,21	0,33	0,00	0,52	0,07	0,81	0,32	2,4
mortalita v % (2021)	0,04%	0,61%	0,39%	0,33%	0,00%	1,72%	4,91%	1,33%	3,92%	1,5%
uhynulé semenáčky 2019 - 2021	24,09	17,92	54,79	99,89	12,56	30,72	1,43	61,48	8,48	311
mortalita v % (2019 - 2021)	92,7%	99,5%	97,8%	98,9%	96,6%	96,6%	71,3%	96,1%	94,2%	93,7%

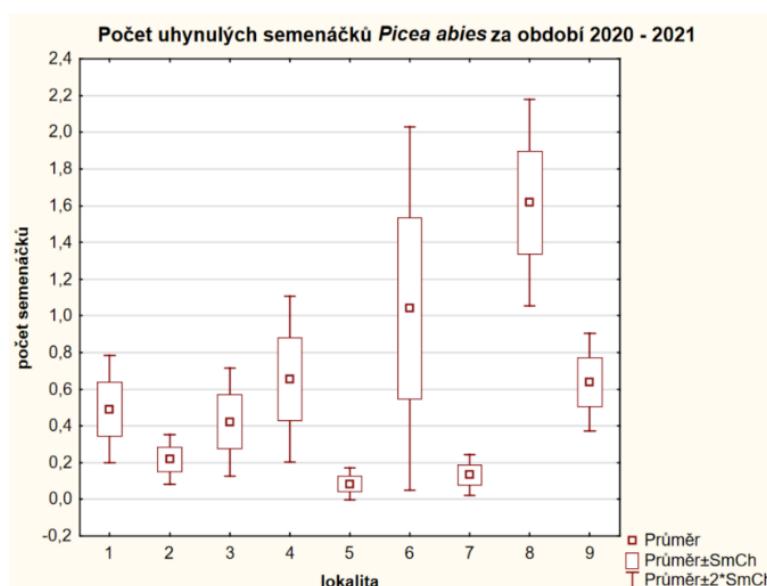
Obr. 33: Tabulka s hustotami uhynulých semenáčků *Picea abies*, nově objevených v roce 2019, vyjádřenými jako průměrné počty semenáčků na 1 m<sup>2</sup>, a mírou úspěšnosti jejich přežívání, vyjádřenou v procentech, na lokalitách 1–9 za období 2019–2021.



Obr. 34: Krabicový graf znázorňující rozdělení počtu uhynulých semenáčků *Picea abies*, nově objevených v roce 2019, na lokalitách 1–9 za celé sledované období 2019–2021.



**Obr. 35:** Krabicové grafy znázorňující rozdělení počtu uhynulých semenáčků *Picea abies*, nově objevených v roce 2019, na lokalitách 1–9 v sezóně 2019–2020.



**Obr. 36:** Krabicové grafy znázorňující rozdělení počtu uhynulých semenáčků *Picea abies*, nově objevených v roce 2019, na lokalitách 1–9 v sezóně 2019–2020.

### Mortalita *Picea abies* a podmínky prostředí

Výsledky jednorozměrné analýzy rozptylu (hierarchická ANOVA) ukázaly, že lokalita má statisticky významný vliv na mortalitu semenáčků *Picea abies* ve sledovaném období 2019–2021.  $P (<0,0001)$  je výrazně nižší než stanovená hladina významnosti (0,05), což potvrzuje významné rozdíly mezi lokalitami.  $F (185,7)$  naznačuje, že variabilita mezi lokalitami je podstatně větší než variabilita mezi transekty ( $F = 9, 841$ ).



Zobecněný lineární model s Poissonovo rozdělením statisticky prokázal významný vliv substrátů a jejich vzájemných interakcí na mortalitu semenáčků *Picea abies* na všech lokalitách v období 2019–2021. Zatímco vegetace neměla signifikantní vliv na mortalitu ( $p = 0,8199$ ),  $p$ -hodnoty mechů (0,0002) a hrabanky (0,0001) potvrzují jejich silný vliv na přežívání smrkových semenáčků.

Kromě individuálních efektů substrátů byly identifikovány i statisticky významné interakce mezi substráty. Interakce mezi vegetací a hrabankou ( $p = 0,0001$ ), vegetací a mechy ( $p = 0,0003$ ) a mezi mechy a hrabankou ( $p = 0,0003$ ) naznačují, že kromě individuálního vlivu jednotlivých substrátů mají jejich vzájemné kombinace klíčovou roli. Tyto interakce mohou mít na mortalitu semenáčků odlišný vliv než každý substrát samostatně. Výsledky testu efektů prostředí na mortalitu smrkových semenáčků jsou graficky shrnuty na obr. 37.

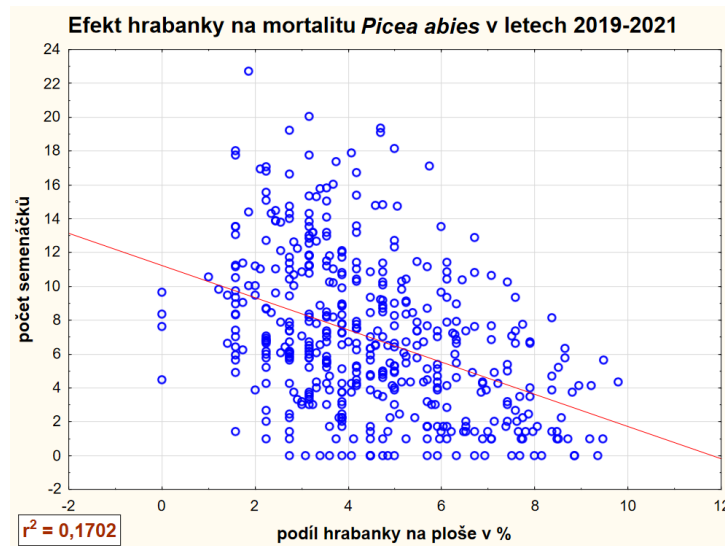
Výsledky testu efektu prostředí na mortalitu semenáčků <i>Picea abies</i>			
efekt	stupně volnosti	Wald	p
lokality	8	5690,767	0,000000
transekt	8	1072,800	0,000000
čtverec	58	1715,762	0,000000
vegetace	1	0,052	0,819975
mechy	1	13,495	0,000239
hrabanka	1	62,268	0,000000
vegetace * mechy	1	13,412	0,000250
vegetace * hrabanka	1	186,204	0,000000
mechy * hrabanka	1	12,873	0,000333

**Obr. 37:** Tabulka s výsledky testu efektů jednotlivých substrátů a jejich vzájemných interakcí na mortalitu nových semenáčků *Picea abies* z roku 2019 v letech 2019–2021, vypočítané pomocí zobecněného lineárního modelu s Poissonovo rozdělením.

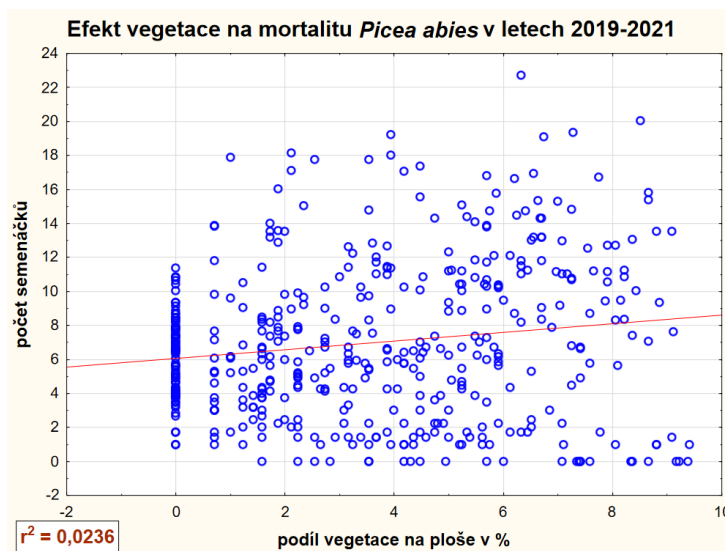
Grafická analýza vztahů mezi mortalitou semenáčků *Picea abies* a jednotlivými substráty ukázala různé závislosti mezi proměnnými. Vliv vegetace na mortalitu semenáčků byl charakterizován slabým pozitivním vztahem, kde s rostoucím pokryvem vegetace mírně narůstal počet uhynulých semenáčků ( $r^2 = 0,0236$ ). Podobně byl pozorován pozitivní vztah u mechů, kde s rostoucím podílem mechů na ploše počet uhynulých semenáčků také mírně narůstal. Tento vztah byl silnější než u vegetace ( $r^2 = 0,1030$ ), což naznačuje, že mechy mají větší vliv na mortalitu semenáčků než vegetace, avšak stále relativně slabý. Nejvýznamnější

vliv byl zaznamenán u hrabanky, kde s jejím rostoucím podílem na ploše docházelo k poklesu mortality semenáčků, což naznačuje negativní vztah mezi těmito proměnnými ( $r^2 = 0,1702$ ).

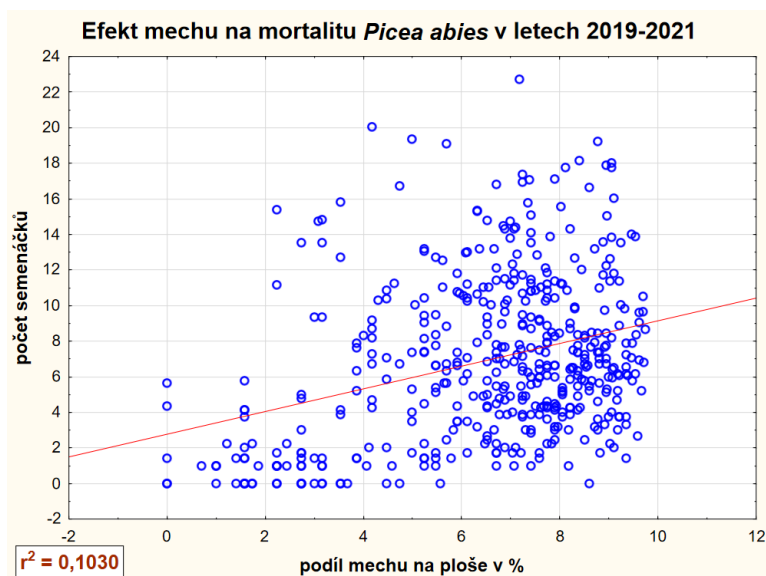
Grafy znázorňující lineární závislosti mortality smrkových semenáčků na jednotlivých substrátech jsou zobrazeny na obr. 38–40.



**Obr. 38:** Graf znázorňující lineární závislost mortality semenáčků *Picea abies*, nově objevených v roce 2019, na pokryvu hrabanky 2019–2021.



**Obr. 39:** Graf znázorňující lineární závislost mortality semenáčků *Picea abies*, nově objevených v roce 2019, na pokryvu vegetace 2019–2021.



**Obr. 40:** Graf znázorňující lineární závislost mortality semenáčků *Picea abies*, nově objevených v roce 2019, na pokryvu mechu 2019–2021.

### Mortalita *Picea abies* s výškou 10-50 cm

Celková mortalita zmlazení *Picea abies* s výškou 10–50 cm v letech 2017–2021 dosáhla průměrné hodnoty 15 %. Byly zaznamenány výrazné rozdíly mezi jednotlivými roky a lokalitami. Nejvyšší mortalita (33 %) byla zjištěna na lokalitě č. 1 (viz obr. 41), zatímco nejnižší mortalita (2 %) byla pozorována na lokalitě č. 6. Velmi nízká mortalita na lokalitě č. 6 však vzhledem k malému zastoupení jedinců na lokalitě není plně relevantní. Druhá nejnižší mortality byla zjištěna na lokalitě č. 8 (6 %), což naznačuje rozdílné podmínky, které ovlivňují přežívání smrkového zmlazení na této lokalitě. Z hlediska časového vývoje byl rok 2020 nejkritičtější s průměrnou hodnotou 22 %, zatímco rok 2018 vykázal nejnižší mortalitu (9 %).

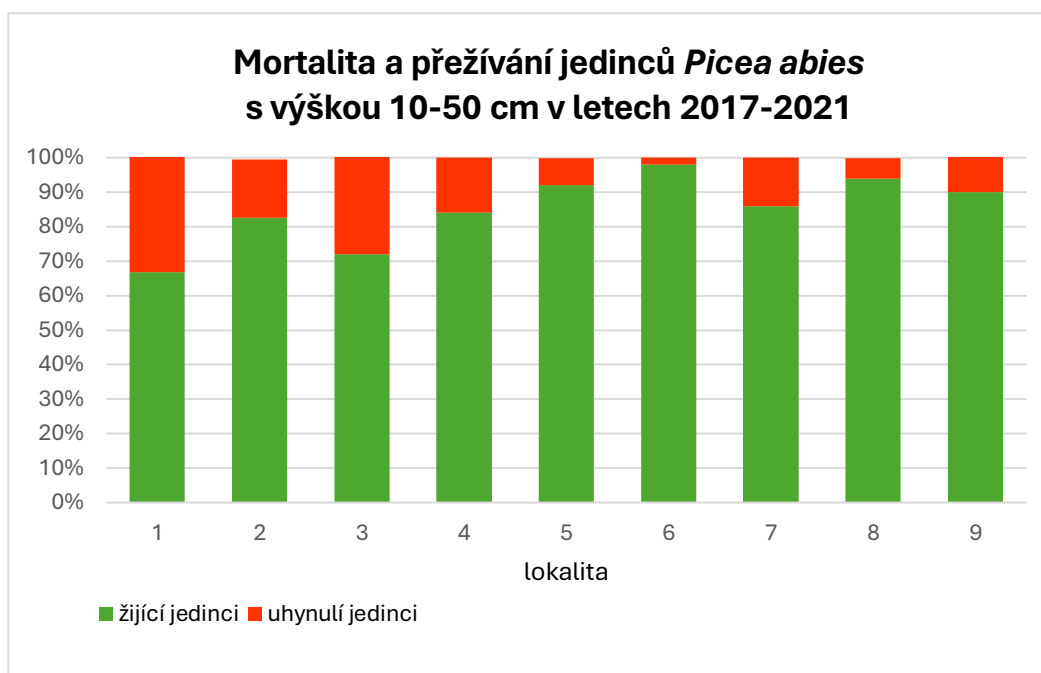
Průměrná míra přežívání smrkového zmlazení během sledovaného období činila 85 %. Nejvyšší míra přežívání byla pozorována na lokalitě č. 6 (98 %), ale z důvodu nízkého počtu jedinců na lokalitě je nutné tento údaj interpretovat opatrně. Nejvyšší míra přežívání (94 %) byla zaznamenána na lokalitě č. 8. Naopak nejnižší míra přežívání byla zaznamenána na lokalitě č. 1 (67 %). Z hlediska meziroční variability bylo přežívání nejvyšší v roce 2018 (91 %) a nejnižší v roce 2020 (78 %).

Významné trendy ukazují na stabilně vysoké přežívání smrkové zmlazení na lokalitách č. 5, 6, 8 a 9, kde míra přežívání trvale přesahovala 90 %. Lokalita č. 1 se naopak jeví jako nejproblematictější, s nejvyšší mortalitou a nejnižší mírou přežívání. Rok 2020 měl negativní

vliv na všechny lokality, zatímco rok 2018 byl z pohledu přežívání nejpříznivější. Tyto výsledky potvrzují zásadní vliv lokálních podmínek na přežívání smrkového zmlazení. Podrobnější výsledky analýzy dat jsou uvedeny v tabulce a grafu na obr. 41 a 42.

Mortalita <i>Picea abies</i> s výškou 10-50 cm v letech 2017-2021										
lokality	1	2	3	4	5	6	7	8	9	průměr
mortalita 2018	25%	10%	3%	5%	4%	4%	9%	5%	14%	9%
mortalita 2019	38%	12%	33%	17%	5%	2%	22%	6%	11%	16%
mortalita 2020	46%	32%	40%	25%	13%	2%	18%	9%	10%	22%
mortalita 2021	24%	16%	37%	19%	9%	0%	8%	3%	6%	14%
mortalita 2017-2021	33%	17%	28%	16%	8%	2%	14%	6%	10%	15%

**Obr. 41:** Tabulka s výsledky míry přežívání jedinců *Picea abies* s výškou 10–15 cm na sledovaných lokalitách v letech 2017–2021 vyjádřené v procentech na jednotku plochy 1 m<sup>2</sup>.



**Obr. 42:** Graf porovnávající míry mortality a přežívání jedinců *Picea abies* s výškou 10–15 cm na sledovaných lokalitách v letech 2017–2021 vyjádřené v procentech na jednotku plochy 1 m<sup>2</sup>.

## Diskuze

### Natalita *Picea abies* a semenné roky

Natalita dřevin je ovlivňována širokou škálou druhově specifických mechanismů, které vykazují časovou a prostorovou variabilitu. Tyto mechanismy hrají klíčovou roli v dynamice přirozené regenerace lesních porostů (Gratzer et al. 2022; Hacket-Pain a Bogdziewicz 2021). Při hodnocení natality *Picea abies* je nezbytné věnovat pozornost celému jejímu vývoji od šíření a dostupnosti semen po jejich následné klíčení a přežívání semenáčků na různých typech substrátu během prvního roku života. Současně je důležité zohlednit i nepřímé procesy, které tyto mechanismy ovlivňují (Gratzer et al. 2022). Tato část práce se zaměřila na dvě klíčové otázky: 1) Do jaké míry ovlivňují semenné roky natalitu semenáčků *Picea abies*, 2) jaký vliv mají lokalita a typ substrátu na natalitu semenáčků *Picea abies*.

Výsledky analýzy dat o natalitě *Picea abies* v šumavské horské smrčíně za období 2016-2021 ukázaly velkou časovou variabilitu v počtu nově vytvořených semenáčků. Celkem bylo během tohoto období zaznamenáno 33 586 nových jedinců, přičemž 32 900 z nich pocházelo z roku 2019. Hustota semenáčků v roce 2019 byla na všech lokalitách 300krát vyšší než v roce 2016, kdy byla zaznamenána druhá nejvyšší hustota (4,99 jedince/m<sup>2</sup>). V ostatních letech byla hustota semenáčků velmi nízká, pohybující se v rozmezí 0,1–1,2 jedince/m<sup>2</sup>. Tyto výrazné meziroční rozdíly v počtu nových jedinců jsou charakteristické pro některé druhy dřevin s nepravidelnou úrodou semen a plodů, která je spojována s výskytem semenných let (Pesendorfer et al. 2024). Semenné roky představují synchronizované nepravidelné intervaly s velkým množstvím semen a plodů, které mnohonásobně převyšují jejich průměrnou úrodu. Přestože se názory na význam této rostlinné strategie mezi autory liší, výsledky této práce naznačují, že semenné roky významně zvyšují přežívání semen a počty nově vzniklých semenáčků. Vliv semenných let na vznik nové generace semenáčků lze vysvětlit hypotézou nasycení predátorů, která předpokládá, že v letech s vysokou produkcí semen a plodů nedokážou jejich predátoři zkonsumovat veškeré dostupné zdroje této výživy. To následně vede k vyšší dostupnosti semen pro klíčení a tím i ke zvýšení natality druhu (Nopp-Mayr et al. 2012; Nussbaumer et al. 2016).

Vznik semenných let u *Picea abies* úzce souvisí s klimatickými podmínkami, zejména s teplotami a srážkovými úhrny během období kvetení a zrání (Koenig et al. 2015; Zamorano, Hokkanen, a Lehtikoinen 2018). Nussbaumer et al. (2018) uvádí, že semenným rokům často předchází suché a horké léto v předchozím roce. Rok 2018, charakterizovaný globálním výskytem extrémního horka a sucha, je příkladem tohoto modelu. V Česku dosáhl úhrn srážek

v roce 2018 pouze 76 % dlouhodobého průměru, což společně s nadnormálními jarními a letními teplotami mohlo přispět ke vzniku intenzivního semenného roku v roce 2019. Klimatická změna, zahrnující oteplování a nerovnoměrné rozložení srážek, ovlivňuje frekvenci semenných let. V posledních desetiletích bylo u *Picea abies* pozorováno zvýšení frekvence semenných let na intervaly 3-4 roky, což může souviset s častějšími extrémně horkými a suchými obdobími (Nussbaumer et al. 2018; Obladen et al. 2021). Přestože některé klimatické modely předpovídají, že kombinace horkých a suchých podmínek, i když ne takové intenzity jako v roce 2018 (druhý nejteplejší rok v historii), se mohou v budoucnu objevovat častěji, predikce zůstává nejistá. Některé modely dokonce naznačují mírný nárůst srážek, což by frekvenci extrémních sezón mohlo omezit. Některé modely naopak naznačují mírný nárůst srážek, což by mohlo frekvenci takových extrémních sezón snížit (Vogel, Zscheischler, a Seneviratne 2018). Opakované výskyty semenných let jsou pro přirozenou regeneraci lesních porostů zásadní (Rossi et al. 2012). Výsledky této studie ukazují, že semenný rok 2019 měl výrazný vliv na natalitu *Picea abies*, a jeho vliv na dlouhodobou dynamiku regenerace zdůrazňuje význam pochopení vztahu mezi klimatickými změnami a reprodukční strategií tohoto druhu.

### **Natalita *Picea abies* a podmínky prostředí**

Charakter chladných a tmavých horských smrkových lesů odhaluje zajímavé interakce mezi biotickými a abiotickými faktory tohoto prostředí, které významně ovlivňují prostorovou variabilitu natality *Picea abies*. Hustoty nových smrkových semenáčků se mění v závislosti na různých faktorech, jako je dostupnost semen, klimatické podmínky (teplota a srážky) a typ substrátu, na kterém se semenáčky uchytí. Analýza hustot nových semenáčků a výsledky analýzy rozptylu potvrdily významný vliv lokality a typu substrátu na natalitu *Picea abies*. Rozptyl hustot semenáčků na jednotlivých lokalitách ukázal výraznou prostorovou variabilitu, přičemž u třech lokalit se ukázaly nadprůměrné hustoty (36,6 jedinců/m<sup>2</sup>), zatímco na zbývajících šesti lokalitách byly hustoty podprůměrné. Tato prostorová variabilita může být vysvětlena kombinací rozdílné dostupnosti semen během semenného roku 2019, různorodostí substrátů a klimatickými podmínkami. Tyto faktory společně vytvářejí specifické podmínky, které ovlivňují úspěšnost klíčení a vznik nových jedinců.

Úspěšnost jednotlivých typů substrátů během klíčení semen a vznikem semenáčků *Picea abies* se liší v závislosti na jejich vlastnostech a počasím v jarních a letních měsících

(Hanssen, 2002). Výsledky této práce ukázaly, že na vznik nových semenáčků měly pozitivní vliv mechy a hrabanka, zatímco přítomnost vegetace nebyla statisticky významná, pokud nebyla v kombinaci s těmito dvěma substráty. Grafy lineární závislosti počtu semenáčků na typu substrátu ukázaly, že s rostoucím podílem mechů a vegetace se počet semenáčků zvyšoval, zatímco s rostoucím podílem hrabanky klesal. Tyto výsledky je však třeba interpretovat s určitou rezervou vzhledem k nízkým hodnotám koeficientu determinace všech tří substrátů. To naznačuje, že natalitu *Picea abies* ovlivňují i další významné faktory a jejich interakce, které nebyly v této práci studovány. Stejně výsledky směru závislosti počtu semenáčků na mechu a hrabance v zapojeném lese zaznamenaly (Hanssen 2002; Hunziker a Brang 2005; Rossi et al. 2012). Studie ukazují vyšší hustoty nových smrkových semenáčků v přítomnosti mechu, čímž se tento substrát jeví jako klíčový v dynamice přirozené regenerace lesa. Tito autoři vysvětlují úspěšnost mechu tím, že v kombinaci s příznivými klimatickými podmínkami jako jsou průměrné teploty a srážky v letním období, vystavují semenáčky menšími fyziologickému stresu v porovnání s druhým nejúspěšnějším substrátem hrabankou.

Pozitivní vliv mechů na vznik semenáčků *Picea abies* ukazuje řada studií, které dále zdůrazňují vliv klimatických podmínek a druhové složení mechového společenstva v podrostu lesa. Mechy rodu *Sphagnum* (rašeliníky) se často zmiňují jako substrát podporující vznik semenáčků, díky své vyšší kapacitě zadržovat vodu čímž snižují jejich fyziologických stres. Význam klimatických podmínek na kvalitu substrátu zmiňuje také Hanssen (2002). V této studii jsou vyšší hustoty smrkových semenáčků na rašeliníku spojovány s vlhkým létem bez výrazných období sucha, což potvrzuje klíčový význam vlhkosti a teploty na kvalitu substrátu. Na druhou stranu některé druhy mechů, jako *Pleurozium Schreberi* (trávník Schreberův), *Dicranum scoparium* (dvouhrotec chvostnatý) a *Hylocomium splendens* (rokytník skvělý), jsou spojovány s nízkými hustotami smrkových semenáčků. Tento jev lze vysvětlit nízkou schopností těchto mechů zadržovat vlhkost, což je důsledek intenzivnější transpirace.

Negativní vliv mechů na natalitu *Picea abies* byl popsán ve studii Valkonen et al. (2005). Autoři zmiňují, že nízké počty smrkových semenáčků na mechovém substrátu mohou být způsobeny přítomností světlomilné vegetace, zejména travin, které výrazně přispívají k vysušování mechů vlivem čerpání půdní vlhkosti během letních měsíců. Konkurenci trav, jako je metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) a také některých bylin jako brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) lze považovat za významný faktor, které mohou omezit velikost nové populace jedinců a následnou regeneraci *Picea abies* (Hanssen 2002; Rozman et al. 2015).

Vedle mechu je hrabanka dalším nejčastějším substrátem v nedisturbovaných lesích, na kterém se usazují nové semenáčky *Picea abies*. Výsledky této práce naznačují, že s rostoucím podílem hrabanky na lokalitě počet semenáčků klesá, přesto literatura ukazuje na její příznivý vliv za určitých podmínek. Hrabanka podporuje klíčení semenáčků, pokud její vrstva není příliš silná, což usnadňuje prorůstání kořenů do půdy. Na rozdíl od mechu však hrabanka méně efektivně zadržuje vodu, což ji činí zranitelnější vůči suchu a méně schopnou zajistit stabilní vlhkost pro uchycení semenáčků. Přesto může hrabanka hrát významnou roli v regeneraci *Picea abies*, její efektivita však závisí na tloušťce vrstvy, půdní vlhkosti a teplotní stabilitě (Daněk, Šamonil, a Hort 2022; Hanssen 2002; Mori et al. 2004).

### **Mortalita banky semenáčků *Picea abies***

Regenerace *Picea abies* v podrostu zapojeného lesa je ovlivněna odlišnými faktory prostředí, které se liší podle velikosti jedinců. Pro přežívání a růst semenáčků a mladšího zmlazení do výšky 15 cm závisí především na typu substrátu, složení vegetace v podrostu, povětrnostní podmínky a dostupnost semen (Daněk, Šamonil, a Hort 2022; Hanssen 2002; Hunziker a Brang 2005). Pro starší jedince nad 15 cm hrají zásadní roli dostupnost světla a půdní vlhkost. Vyšší tolerance smrku k zastínění a podmáčeným půdám ještě spolehlivě nezajišťují tomuto druhu optimální vývoj v prostředí tmavých horských smrčín (Daněk, Šamonil, a Hort 2022; Hunziker a Brang 2005).

Vývoj smrkové regenerace v zapojeném lese obecně provází pomalý růst s nízkými ročními přírůsty, které dosahují u druhu *Picea abies* v průměru 1,1–7,9 cm za rok (Mottet, Lambert, a DeBlois 2021) Autoři studie přirozené regenerace horských jedlosmrkových porostů dále zmiňují přítomnost vysokých hustot menších smrkových semenáčků (0–10 cm) v podrostu vegetace. Tito jedinci s pomalým až stagnujícím růstem mohou přežívat ve stínu okolní vegetace po relativně dlouhou dobu (Hunziker a Brang 2005).

Přírodní disturbance jako jsou vichřice nebo odumírání stromů následkem gradace lýkožrouta smrkového mohou zásadně zlepšit podmínky pro regeneraci smrkových porostů (Daněk, Šamonil, a Hort 2022; Dobrovolny 2016; Svoboda et al. 2010). Rozpad korunového zápoje zvyšuje dostupnost světla a srážek pro smrkové zmlazení, čímž mohou pozitivně ovlivnit jeho další růst (Hunziker a Brang 2005; Svoboda et al. 2010). Dobrovolny (2016) zjistili, že vyšší míru přežívání a intenzivnější růst smrkového zmlazení zajišťují mezery v zápoji



s průměrem 15–25 m. Otevření zápoje podporuje lepší dostupnost srážek, avšak v případě jejich nedostatku může v kombinaci s vyšší intenzitou slunečního záření vést k vysušování substrátů a zvýšení mortality banky semenáčků (Hanssen 2002).

Analýza dat ze sledovaných lokalit v letech 2017–2021 ukázala, že celková mortalita smrkového zmlazení s výškou 10–50 cm dosahovala průměrně 15 %, přičemž mezi lokalitami a lety byly výrazné rozdíly. Kritickým obdobím byl rok 2020, kdy míra mortality dosáhla 22 %. Naopak rok 2018 byl nejpříznivějším období, s celkovou mortalitou pouze 9 %. Meziroční variabilitu v mortalitě mohou vysvětlovat nepříznivé klimatické podmínky jako jsou nadprůměrné teploty vzduchu a nižší úhrny srážek v letních měsících roku 2020 a průměrné teploty vzduchu společně s vyššími úhrny srážek v letním období v roce 2018 (Knížek 2009; Kornhuber et al. 2019). Toto vysvětlení podporuje průběh klimatických podmínek v roce předcházející semennému roku (2019), kdy nadprůměrné jarní teploty vzduchu a podprůměrné letní úhrny srážek iniciují výskyt semenných let (Zamorano, Hokkanen, a Lehtikoinen 2018).

Celková míra přežívání jedinců banky semenáčků dosáhla 85 %. Stabilně vysoké hodnoty přežívání nad 90 % byly zaznamenány na lokalitách č. 5, 6, 8 a 9. Nejlepší míru přežívání ukázala lokalita č. 8 (94 %), zatímco nejnižší přežívání zmlazení probíhalo na lokalitě č. 1. Meziroční variabilitu negativně ovlivnila na všech lokalitách vysoká mortalita v roce 2020, kterou mohou vysvětlovat nepříznivé klimatické podmínky (Obladen et al. 2021). Podobnou míru přežívání smrkového zmlazení v podmínkách nedisturbovaného jedlosmrkového horského lesa ukazuje také studie Mottet et al. (2021). V této studii dosahovala průměrná míra přežívání zmlazení *Picea abies* 77 % s ročním přírůstem 6,4 cm. Tento druh zaznamenal v porovnání s dalšími přítomnými jehličnany smrkem sivým (*Picea glauca*) a jedlí bělokorou (*Abies alba*) zaznamenal nejnižší hodnoty přežívání. Tyto výsledky ukazují, že i přes přizpůsobivost smrku k nepříznivým podmínkám zapojeného lesa, zůstávají přírodní disturbance a klimatické podmínky zásadními faktory pro jeho dlouhodobý vývoj a úspěšnou regeneraci.

### **Mortalita semenáčků *Picea abies* ze semenného roku 2019**

Úspěšnost přežívání smrkových semenáčků v podrostu zapojeného lesa a jejich budoucí vývoj ovlivňuje mnoho podmínek prostředí, přičemž za nejdůležitější je považován typ substrátu, na kterém se semenáček vyvíjí, dostupnost světla a klimatické podmínky (Daněk,

Šamonil, a Hort 2022; Hanssen 2002; Mori et al. 2004). Výsledky analýzy dat o mortalitě semenáčků *Picea abies*, pocházejících ze semenného roku 2019, ukázaly vysokou mortalitu v prvním roce jejich života na všech lokalitách. Hodnota mortality v prvním roce života dosáhla 94,5 % a pouze 4,1 % semenáčků přežilo do roku 2020, zatímco mortalita mezi roky 2020–2021 klesla na 1,6 %. Vysokou mortalitu v prvním roce života semenáčků popisují také Rossi et al. (2012), kteří studovali přirozenou regeneraci *Picea glauca* na disturbovaných stanovištích v boreálním jehličnatém lese v kanadském Quebecu.

Populace semenáčků ze semenného roku 2019 byly sice zasaženy vysokou mortalitou, přesto mezi lokalitami byly pozorovány výrazné rozdíly. Nejnižší mortalita (71,3 %) byla zaznamenána na lokalitě č. 7 (Smrčina), kde se mezi roky 2019-2020 urodilo nejméně semenáčků (2 jedinci/m<sup>2</sup>), ale zároveň jich zde nejvíce přežilo (1,4 jedince/m<sup>2</sup>). V následujících letech (2020-2021) byla míra mortality na této lokalitě (4,9 %) nejvyšší a výrazně převyšovala hodnoty zaznamenané na ostatních lokalitách, kde mortalita dosahovala 0 % - 3,9 %. Výrazně nižší úmrtnost v prvním roce života semenáčků může vysvětlovat přítomnost buku lesního (*Fagus sylvatica*), o kterém je známo, že svou nadprůměrnou úrodou plodů mezi lety synchronizuje se semennými roky *Picea abies* (Nussbaumer et al. 2018). Vyšší dostupnost smrkových semen a bukvic je atraktivní pro jejich konzumenty, kteří redukují v první řadě nutričně bohatší bukvice, čímž se snižuje jejich kapacita konzumace a tvorba zásob smrkových semen. Predátoři semen a plodů často nestíhají na tak velké množství zdrojů potravy zareagovat, čímž mohou zvýšit dostupnost smrkových semen pro vznik nových semenáčků (Nussbaumer et al. 2016).

Úspěšnost přežívání semenáčků jehličnatých stromů je druhově specifická a v případě *Picea abies* závisí především na velikostních kategoriích. Mortalitu malých semenáčků do výšky 15 cm ovlivňuje typ substrátu, složení vegetace v podrostu a abiotické podmínky, především teplota a srážky. Naopak u semenáčků nad 15 cm je limitujícími faktory dostupnost světla a půdní vlhkost (Miina et al. 2024, Hunziker et al. 2005, Daněk et al. 2022, Mori a Mizumachi 2005). Vliv těchto faktorů a jejich vzájemné interakce, které ovlivňují růst a přežívání smrkových semenáčků, jsou popsány v následujících podkapitolách.

## Vliv substrátu na mortalitu semenáčků *Picea abies* ze semenného roku 2019

Přítomnost semenáčků *Picea abies* v šumavských horských smrčínách byla zaznamenána na různých typech substrátu nebo v přítomnosti různých druhů vegetace zahrnujících mechy, traviny, brusnici borůvku, hrabanku a mrtvé dřevo ve formě padlých kmenů či pařezů s různým stupněm rozkladu. Analýza tří nejčastěji se vyskytujících substrátů – hrabanky, mechů a vegetace, a jejich vzájemných interakcí ukázala odlišný vliv na přežívání semenáčků. Mechy vykazovaly pozitivní vztah k mortalitě, s jejím rostoucím podílem mortalita rostla. Naopak u hrabanky byl pozorován negativní vztah, kdy vyšší podíl hrabanky souvisel s nižší mortalitou. Vegetace, na rozdíl od mechů a hrabanky, neměla významný vliv na mortalitu. Rovněž vzájemné interakce mezi vegetací, mechy a hrabankou nevysvětlily dostatečnou variabilitu v mortalitě mladých semenáčků. Tyto výsledky naznačují, že mortalitu smrkových semenáčků ovlivňují i další významné faktory, jako je dostupnost tlejícího dřeva, optimální teplota, dostatek srážek a vlhkost půdy, nebo působení herbivorů a škůdců.

Vztah smrkových semenáčků k substrátu je častým předmětem diskuze mnoha studií. Optimální podmínky pro jejich vývoj často poskytuje mrtvé dřevo, které se objevuje po přírodních disturbancích. Semenáčky úspěšně kolonizují padlé kmeny stromů, pařezy nebo vývraty s dostatečnou vlhkostí, zdrojem živin a nízkou akumulací hrabanky, jež by mohla bránit jejich vzniku (Daněk, Šamonil, a Hort 2022; Svoboda et al. 2010). Studie Mori et al. (2004, 2005) zdůrazňuje význam tlejícího dřeva pro přežívání semenáčků v prvním roce jejich života a poukazují na význam stupně rozkladu dřeva ve vztahu k letním teplotám a srážkám. Nejnižší mortalita semenáčků byla pozorována na dřevě se středním stupněm rozkladu. Dřevo v rané fázi rozkladu nedisponuje dostatečnou vlhkostí a živinami, zatímco a dřevo ve velmi pokročilém stadiu rozkladu začíná svými vlastnostmi připomínat půdu, která během letních měsíců může podléhat suchu a tím zvýšit mortalitu semenáčků. Mrtvé tlející dřevo má významný potenciál pro přirozenou regeneraci lesa, avšak jeho dostupnost v nedisturbovaných smrčínách na Šumavě byla minimální. Při terénním sběru dat byly pozorovány fragmenty mrtvého dřeva s přítomností semenáčků.

Mechy a hrabanka jsou přirozeně nejběžnějšími typy substrátů v zapojených smrkových lesích. Jejich vliv na mortalitě smrkových semenáčků je v důsledku působení abiotických faktorů, zejména teploty a úhrnu srážek během letního období, pozitivní nebo negativní. Vyšší hustoty mladších semenáčků bývají častěji spojovány s mechovými substráty, které díky své vyšší kapacitě zadržovat vodu snižují fyziologický stres semenáčků, v porovnání s hrabankou (Hanssen 2002; Hunziker a Brang 2005; Mori et al. 2004). Konkurenční výhodu hrabanky

na úkor mechů ovlivňuje složení mechového společenstva, protože některé druhy mechů mohou klíčení a přežívání smrkových semenáčků nejen podporovat, ale také omezovat. Studie Hansen et al. (2002) studující vztahy substrátů ke klíčení a přežívání semenáčků *Picea abies* v disturbovaných a nedisturbovaných smrkových porostech ukázala mechy rodu *Sphagnum* (rašeliník) jako nejvhodnější substrát v podmínkách vyšších letních úhrnů srážek a středně průměrných teplot. Naopak při nižších letních srážkách a extrémnějším teplotách se jako úspěšnější substrát ukázala hrabanka. Další přítomné druhy mechů jako trávník Schreberův (*Pleurozium schreberi*), rokytník skvělý (*Hylocomium splendens*) a mechy rodu *Dicranum* (dvouhrotec) nepodporovaly přežívání semenáčků, pravděpodobně kvůli nedostatečné vlhkosti způsobené vyšší transpirací nebo vytvořením silnější vrstvy mechů, která semenáčky v prvních dvou letech jejich života přerůstá. Hunziker et al. (2005) rovněž zaznamenal vysoké hustoty semenáčků na mechových substrátech. Tento pozitivní vztah vysvětlil nízkou vrstvou mechů s optimální vlhkostí, která byla podpořena rovnoměrným rozložením srážek v době vzniku semenáčků a nízkou intenzitou slunečního záření na severně orientovaných svazích.

Mortalitu smrkových semenáčků také významně ovlivňuje přítomnost konkurenčních travin, zejména metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), která omezuje dostupnost světla a vláhy. Tento konkurenční tlak vede během letních měsíců k vysušování mechového patra. Konkurence *Avenella flexuosa* je intenzivnější na pasekách, zatímco v hustém smrkovém lese se hlavním konkurentem stává brusnice borůvka *Vaccinium myrtillus* s alelopatickými účinky (Hunziker a Brang 2005; Valkonen a Maguire 2005). Mechy rodu *Sphagnum* a *Dicranum*, dále *Pleurozium schreberi* a *Hylocomium splendens*, stejně jako *Avenella flexuosa* a *Vaccinium myrtillus* byly pozorovány v různém zastoupení v podrostu horských smrčín na Šumavě. Studium interakčních mechanismů těchto druhů poskytuje důležité poznatky pro lepší pochopení pozitivního vztahu s mechy a nespécifickému vlivu vegetace na jejich mortalitu.

Nejllepších výsledků mezi analyzovanými substráty dosahovala hrabanka tvořená opadem smrkových, případně bukových listů, uložených na povrchu půdy. S rostoucím podílem hrabanky na sledovaných lokalitách mortalita smrkových semenáčků klesala. Hrabanka může být důležitým substrátem pro přirozenou regeneraci *Picea abies*, pokud má dostatečnou vlhkost a není příliš mocná. Dlouhodobý úspěch semenáčků však závisí na kombinaci faktorů jako je dostupnost vody, světla, optimální teplota a kvalita dalších přítomných substrátů.

Studie ukazují, že vlhká a mírně silná vrstva hrabanky může poskytovat vhodné podmínky pro klíčení a růst semenáčků v prvních letech jejich života, zatímco příliš silná vrstva hrabanky představuje překážku. Danek et al. (2022), kteří se zabývali přirozenou regenerací

smíšených buk-smrkových porostů v Boubínském pralesu na Šumavě zjistili, že smrkové semenáčky mohou klíčit i na slabé vrstvě opadu bukových listů. Nízká vlhkost tohoto substrátu však může omezovat jejich další vývoj. Hanssen et al. (2002) uvedli, že hrabanka byla v jejich studii druhým nejvhodnějším substrátem po mechu. Slabší vrstva hrabanky, která umožnila kořínkům snáze proniknout do půdy s příznivou teplotou a vlhkostí, se ukázala jako klíčová pro úspěšné přežívání semenáčků. Na vlhké a teplé hrabance se semenáčkům dařilo výrazně lépe na suché. Po 2–3 vegetačních sezónách v nedisturbovaném smrkovém lese však bylo přežívání semenáčků podobné na různých typech substrátů, což naznačuje, že dlouhodobý vliv substrátu může být méně výrazný. Naopak Hunziker et al. (2005) zjistili pozitivní, ale statisticky nevýznamný vztah mezi přežíváním smrkových semenáčků a přítomností hrabanky. Podle autorů může mít hrabanka omezený přínos pro růst semenáčků, a to zejména kvůli nižší vlhkosti a nedostatku živin ve srovnání s příznivějšími substráty, jako je tlející dřevo. Podobně Mori et al. (2004, 2005) zjistili nižší hustoty semenáčků na hrabance než na mechu. Nejvyšší mortalita semenáčků byla zaznamenána během prvního roku po vyklíčení, což autoři vysvětlují přítomností silné vrstvy hrabanky, která ztěžuje pronikání kořenů do půdy s optimálními vlastnostmi.

## Závěr

Banka semenáčků *Picea abies* hraje důležitou roli v procesu přirozené regenerace horských smrkových lesů na Šumavě. Smrkové zmlazení v podrostu lesa přežívalo po dlouhou dobu ve stavu sníženého růstu až do roku 2021. Průměrná míra přežívání smrkového zmlazení s výškou do 50 cm během období 2017–2021 dosahovala vysoké hodnoty 85 %. Nejvyšší míra přežívání dosahovala 94 % a na čtyřech lokalitách míra přežívání trvale přesahovala 90 %. Nejnižší míra přežívání odpovídala 67 %. Vývoj banky semenáčků v horské smrčíně je příznivý a podmínky prostředí významně ovlivňují jeho míru přežívání. Rok 2020 měl negativní vliv na všechny lokality, zatímco rok 2018 byl z pohledu přežívání nejpříznivější. Semenný rok 2019 s nadprůměrnou úrodou semen měl významný vliv na banku semenáčků. Mnohonásobně větší úroda semen vedla ke vzniku velkého množství nových smrkových jedinců. Rozdílné hustoty semenáčků naznačují, že nebyly na všech lokalitách synchronizovány. Prostorová variabilita v počtu nových semenáčků byla ovlivněna nejen charakterem lokality, ale také podmínkami prostředí, především pokryvností mechů a hrabanky. Typ substrátu měl rovněž významný vliv na mortalitu semenáčků. S rostoucím podílem mechů a vegetace počet uhynulých semenáčků narůstal, zatímco se zvyšujícím se podílem hrabanky mortalita klesala. Nejvyšší mortalita postihla semenáčky v prvním roce života a dosáhla kritické hodnoty 92 %, která se další rok snížila na 1,5 %. Celkově se za první dva roky (2019–2021) mortalita semenáčků pohybovala v rozmezí 71 %–99,5 % a znovu potvrzuje vliv podmínek prostředí.

Zjištění této práce zdůrazňují klíčovou úlohu banky semenáčků, semenných let a různých typů substrátů pro dlouhodobou dynamiku přirozené regenerace horských smrčín. Semenáčky jsou schopny žít ve stinném podrostu smrkového lesa několik let a počkat na příznivější podmínky prostředí pro jejich růst, jako je otevření korunového zápoje například větrnými bouřemi nebo gradací kůrovce. Tyto disturbance mohou vytvořit příznivější podmínky pro klíčení a růst semenáčků, což přispívá ke stabilitě a obnově lesních ekosystémů v dlouhodobém horizontu.

## Literatura

- Ascoli, Davide, Giorgio Vacchiano, Marco Turco, Marco Conedera, Igor Drobyshev, Janet Maringer, Renzo Motta, a Andrew Hacket-Pain. 2017. „Inter-annual and decadal changes in teleconnections drive continental-scale synchronization of tree reproduction". *Nature Communications* 8(1): 1–9. doi:10.1038/s41467-017-02348-9.
- Caudullo, G, W Tinner, a D de Rigo. 2016. „Caudullo et al 2016 Picea abies". *European Atlas of Forest Tree Species*: 114–16. <https://forest.jrc.ec.europa.eu/en/european-atlas/atlas-data-and-metadata/>.
- Čížková, Pavla, Pavel Hubený, a Miroslav Svoboda. 2017. „Současné rozšíření smrku ztepilého a buku lesního v Národním parku Šumava v území ponechaném samovolnému vývoji: dochází ke změně druhové skladby ve prospěch buku lesního?; Recent distribution of spruce and beech in the Šumava national park in the non-con". *Zprávy lesnického výzkumu* 62(4): 213–22.
- Daněk, Pavel, Pavel Šamonil, a Libor Hort. 2022. „Forest floor alteration by canopy trees and soil wetness drive regeneration of a spruce-beech forest". *Forest Ecology and Management* 504(November 2021). doi:10.1016/j.foreco.2021.119802.
- Dobrovolny, Lumir. 2016. „Density and spatial distribution of beech (*Fagus sylvatica* L.) regeneration in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) stands in the central part of the Czech Republic". *IForest* 9(4): 666–72. doi:10.3832/ifor1581-008.
- Gratzer, Georg, Mario B. Pesendorfer, Frederik Sachser, Laura Wachtveitl, Ursula Nopp-Mayr, Jerzy Szwagrzyk, a Charles D. Canham. 2022. „Does fine scale spatiotemporal variation in seed rain translate into plant population structure?" *Oikos* 2022(2): 1–12. doi:10.1111/oik.08826.
- Hacket-Pain, Andrew, a Michał Bogdziewicz. 2021. „Climate change and plant reproduction: Trends and drivers of mast seeding change". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 376(1839). doi:10.1098/rstb.2020.0379.
- Hanssen, Kjersti Holt. 2002. „Effects of seedbed substrates on regeneration of *Picea abies* from seeds". *Scandinavian Journal of Forest Research* 17(6): 511–21. doi:10.1080/02827580260417161.

Hunziker, Urs, a Peter Brang. 2005. „Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps". *Forest Ecology and Management* 210(1–3): 67–79. doi:10.1016/j.foreco.2005.02.019.

Kaitera, J., R. Hiltunen, T. Kauppila, M. Pitkäranta, a J. Hantula. 2014. „Fruiting and sporulation of *Thekopsora* and *Chrysomyxa* cone rusts in *Picea* cones and *Prunus* leaves". *Forest Pathology* 44(5): 387–95. doi:10.1111/efp.12114.

Knížek, Miloš. 2009. *Zpravodaj ochrany lesa*. <http://www.vulhm.cz>.

Koenig, Walter D., Johannes M.H. Knops, William J. Carmen, a Ian S. Pearse. 2015. „What drives masting? The phenological synchrony hypothesis". *Ecology* 96(1): 184–92. doi:10.1890/14-0819.1.

Kornhuber, Kai, Scott Osprey, Dim Coumou, Stefan Petri, Vladimir Petoukhov, Stefan Rahmstorf, a Lesley Gray. 2019. „Extreme weather events in early summer 2018 connected by a recurrent hemispheric wave-7 pattern". *Environmental Research Letters* 14(5). doi:10.1088/1748-9326/ab13bf.

Mendelova univerzita v Brně. „Vlastnosti hlavních lesních dřevin, Smrk ztepilý - *Picea abies* (L.) Karsten". [https://rumex.mendelu.cz/uzpl/pestovani\\_v\\_heslech/vychodiska/dreviny/drev\\_sm.html](https://rumex.mendelu.cz/uzpl/pestovani_v_heslech/vychodiska/dreviny/drev_sm.html).

Modlinger, Roman, a Jan Liška. 2016. „Review of Lepidoptera with trophic relationships to *Picea abies* (L.) in the conditions of Czechia". *Forestry Journal* 62(4): 178–94. doi:10.1515/forj-2016-0015.

Mori, Akira, Eri Mizumachi, Takashi Osono, a Yusuke Doi. 2004. „Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan". *Forest Ecology and Management* 196(2–3): 287–97. doi:10.1016/j.foreco.2004.03.027.

Mottet, Marie Josée, Marie Claude Lambert, a Josianne DeBlois. 2021. „Natural regeneration of Norway spruce, an introduced species, in and around plantations in Quebec, Canada". *Forest Ecology and Management* 498(August): 2–10. doi:10.1016/j.foreco.2021.119553.

Nopp-Mayr, Ursula, Iris Kempter, Gerald Mural, a Georg Gratzner. 2012. „Seed survival on experimental dishes in a central European old-growth mixed-species forest - effects of predator guilds, tree masting and small mammal population dynamics". *Oikos* 121(3): 337–46. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19099.x.



NP Šumava. „Příroda NP Šumava". <https://www.npsumava.cz/>.

Nussbaumer, Anita, Peter Waldner, Vladislav Apuhtin, Fatih Aytar, Sue Benham, Filippo Bussotti, Johannes Eichhorn, et al. 2018. „Impact of weather cues and resource dynamics on mast occurrence in the main forest tree species in Europe". *Forest Ecology and Management* 429(July): 336–50. doi:10.1016/j.foreco.2018.07.011.

Nussbaumer, Anita, Peter Waldner, Sophia Etzold, Arthur Gessler, Sue Benham, Iben Margrete Thomsen, Bruno Bilde Jørgensen, et al. 2016. „Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Central and Northern Europe". *Forest Ecology and Management* 363: 237–51. doi:10.1016/j.foreco.2015.12.033.

Obladen, Nora, Pia Dechering, Georgios Skiadaresis, Willy Tegel, Joachim Keßler, Sebastian Höllerl, Sven Kaps, et al. 2021. „Tree mortality of European beech and Norway spruce induced by 2018-2019 hot droughts in central Germany". *Agricultural and Forest Meteorology* 307(May). doi:10.1016/j.agrformet.2021.108482.

Pesendorfer, Mario B., Michał Bogdziewicz, Iris Oberklammer, Ursula Nopp-Mayr, Jerzy Szwagrzyk, a Georg Gratzer. 2024. „Positive spatial and temporal density-dependence drive early reproductive economy-of-scale effects of masting in a European old-growth forest community". *Journal of Ecology* 112(8): 1872–84. doi:10.1111/1365-2745.14368.

Prach, K., J. Lepš, a J. Michálek. 1996. „Establishment of *Picea abies* seedlings in a central European mountain grassland: an experimental study ". *Journal of Vegetation Science* 7(5): 681–84. doi:10.2307/3236379.

Rossi, Sergio, Hubert Morin, François Gionest, a Danielle Laprise. 2012. „Episodic recruitment of the seedling banks in balsam fir and white spruce". *American Journal of Botany* 99(12): 1942–50. doi:10.3732/ajb.1200267.

Rozman, Andrej, Jurij Diaci, Anze Krese, Gal Fidej, a Dusan Rozenbergar. 2015. „Forest regeneration dynamics following bark beetle outbreak in Norway spruce stands: Influence of meso-relief, forest edge distance and deer browsing". *Forest Ecology and Management* 353: 196–207. doi:10.1016/j.foreco.2015.04.028.

Schreiner, Martin, Eva Maria Bauer, a Johannes Kollmann. 2000. „Reducing predation of conifer seeds by clear-cutting *Rubus fruticosus* agg. in two montane forest stands". *Forest Ecology and Management* 126(3): 281–90. doi:10.1016/S0378-1127(99)00100-0.

- Selonen, Vesa, Ralf Wistbacka, a Erkki Korpimäki. 2016. „Food abundance and weather modify reproduction of two arboreal squirrel species". *Journal of Mammalogy* 97(5): 1376–84. doi:10.1093/jmammal/gyw096.
- Svoboda, Miroslav, Shawn Fraver, Pavel Janda, Radek Bače, a Jitka Zenáhlíková. 2010. „Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest". *Forest Ecology and Management* 260(5): 707–14. doi:10.1016/j.foreco.2010.05.027.
- Urbanová, Renáta. 2019. „Přirozená regenerace smrku v horské smrčíně a na plochách disturbovaných kůrovcem". Univerzita Karlova.
- Valkonen, Sauli, a Douglas A. Maguire. 2005. „Relationship between seedbed properties and the emergence of spruce germinants in recently cut Norway spruce selection stands in Southern Finland". *Forest Ecology and Management* 210(1–3): 255–66. doi:10.1016/j.foreco.2005.02.039.
- Vogel, Martha M., Jakob Zscheischler, a Sonia I. Seneviratne. 2018. „Varying soil moisture-atmosphere feedbacks explain divergent temperature extremes and precipitation projections in central Europe". *Earth System Dynamics* 9(3): 1107–25. doi:10.5194/esd-9-1107-2018.
- Zamorano, Juan Gallego, Tatu Hokkanen, a Aleksi Lehikoinen. 2018. „Climate-driven synchrony in seed production of masting deciduous and conifer tree species". *Journal of Plant Ecology* 11(2): 180–88. doi:10.1093/jpe/rtw117.