

STRATEGIE DOSAŽENÍ HORNÍHO STROMOVÉHO PATRA SMRKU ZTEPILÉHO (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) V PŘIROZENÝCH LESÍCH RUMUNSKA

CANOPY ACCESSION STRATEGIES OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) IN PRIMEVAL MOUNTAIN FORESTS OF CALIMANI AND GIUMALAU, ROMANIA

HANA MRHALOVÁ ✉ - VOLODYMYR TROTSIUK - MIROSLAV SVOBODA - PAVEL JANDA - RADEK BAČE - VOJTĚCH ČADA - MARTIN MIKOLÁŠ

Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Kamýcká 1176, CZ - 165 21 Praha 6 - Suchbátka

✉ e-mail: mrhalova@fld.czu.cz

ABSTRACT

Types and proportions of natural canopy accession strategies of Norway spruce reflect local changes in historical forest structure and dynamics. Through the detection of growth strategies, it is possible to identify historical events such as disturbances; the main drivers affecting primeval forests dynamics. Moreover, the effect of local thermal conditions plays a role in the development and dynamics of the natural forest. Using dendrochronology, more than 3,000 cores sampled from canopy spruce trees were analyzed from the primeval mountain forests of Calimani and Giumalau, Romania. Three canopy accession strategies were detected: (1) the majority of trees (70%) accessed canopy through gap recruitment; (2) trees in the second growth strategy (21%) grew under the canopy until they underwent one 'release' episode; (3) the minority of trees (9%) were released with a suppression period. The thermal conditions given by altitude and aspect play a specific role in the natural dynamics of mountain spruce forests of Calimani and Giumalau. Nevertheless, disturbances are the main drivers affecting these ecosystems.

Klíčová slova: dendroekologie, disturbance, růstové strategie, přirozený vývoj lesa, trajektorie růstu

Key words: dendroecology, disturbance, growth strategies, growth trends, natural forest development

ÚVOD

Pralesy, v dnešní době v myslích lidí vědecké komunity známé jako lesy neovlivněné činností člověka, patří ve střední a západní Evropě k jednomu z nejhroženějších ekosystémů na světě (BENGTSSON et al. 2000). Pouze v těchto lesích lze zkoumat jejich přirozenou dynamiku a reakce na vnější vlivy životního prostředí (např. změna klimatu).

Chápání a náhled na přirozené horské smrkové lesy se v posledních desetiletích významně změnilo, a to díky přítomnosti náhlých a rozsáhlých narušení (disturbancí) v podobě větrných kalamit a následných gradací podkorního hmyzu (např. SVOBODA, POUSKA 2008; ZIELONKA et al. 2009; ČADA, SVOBODA 2011; SVOBODA et al. 2012; BALANDA et al. 2013). Dynamika těchto lesů již není chápána tak jako dřív, kdy byl přirozený les vnímán jako ekosystém spějící k dynamické rovnováze, tzv. homeostázi (ODUM 1969; KORPEL 1989). Na druhé straně, lesní narušení o různém rozsahu, intenzitě a závažnosti jsou dnes vnímána jako hlavní složky přirozené dynamiky horských smrkových lesů (např. PICKETT, WHITE 1985; WHITE 1979; HOLLING 1992; FRELICH 2002).

Přirozenou dynamiku horského smrkového lesa lze z pohledu struktury, síly, rozsahu a historie přírodních disturbancí sledovat a hodnotit na úrovni krajiny (SVOBODA et al. 2014), porostu (ČADA et al. 2013; BEDNAŘÍK, MATĚJKA 2014; SVOBODA et al. 2014), či jednotlivých stromů (BIGLER, VELEN 2009; ČADA et al. 2013).

Kvůli oteplování klimatu, které je jedno z nejdiskutovanějších témat dnešní doby (LINDNER et al. 2010), je potřeba posuzovat lesní ekosys-

témy a jejich změny i z biogeografického pohledu, jehož základním předpokladem je, že klima zaujímá hlavní kontrolu nad přirozeným rozšířením druhů (PEARSON, DAWSON 2003).

Detekce růstových strategií dosažení horního stromového patra v přirozených horských smrkovinách, navíc s přihlédnutím k lokálním teplotním podmínkám daným nadmořskou výškou a expozicí svahu, tak přispěje ke komplexnímu a ucelenějšímu obrazu o dynamice těchto lesů v pohoří Calimani a Giumalau.

Cílem této studie je popsání přirozených strategií smrku ztepilého při dosahování horního stromového patra v přirozených lesích pohoří Calimani a Giumalau v Rumunsku a vyhodnocení jejich zastoupení s přihlédnutím k lokálním teplotním podmínkám stanovišť daných expozicí svahu a nadmořskou výškou.

MATERIÁL A METODIKA

Lokalita a design odebrání vzorků

Data byla sesbírána v přirozených smrkových lesích pohoří Calimani (47°6'45.78"S, 25°15'30.56"E) a Giumalau (47°26'26.40"S, 25°27'55.31"E), v Rumunsku. Umístění a charakteristiky jednotlivých výzkumných ploch jsou detailněji popsány v předešlé publikaci (SVOBODA et al. 2014). Přívlastek „přirozený“ značí pro naše účely takový les, který nebyl, alespoň v rámci našich znalostí a pozorování, vystaven vlivu člověka. V takovém lese je předpoklad jeho přirozeného vývoje (VRŠKA, HORT 2003) včetně režimu přírodních disturbancí. Lokality

byly vybrány na základě terénního průzkumu a historických podkladů. Zájmové plochy v národním parku Calimani (Calimani National Park) zaujímají přibližně 80 ha, zatímco plochy na lokalitě Giumalau jsou zastoupeny na celkové ploše cca 101 ha. Obě lokality zahrnují široký rozsah geografické variability, včetně velké variability v expozičních, svazitosti a nadmořských výškách.

Na lokalitách jsme rovnoměrně pomocí sítě náhodných bodů založili 132 výzkumných kruhových ploch (1000 m²). Vývrty byly na každé ploše odebrány pomocí přírůstového nebozezu u 25 očíslovaných nepotlačených stromů s průměrem ve výčetní tloušťce větším než 10 cm. Tyto stromy byly vybírány pomocí generátoru náhodných čísel a vývrty byly u nich odebírány ve výšce 100 cm nad zemí. Velikost ploch s homogenní strukturou a vysokou hustotou porostu byla redukována na 500 m². Na těchto plochách byly odebrány vzorky pouze u 15 náhodně vybraných stromů. Takto zvolený postup redukce velikosti ploch byl vykonán v 58 % případů.

Zpracování vzorků a analýza dat

Vývrty byly vyndány z přenosných obalů, vysušeny, upevněny v dřevěných drážkách a seříznuty mikrotomem. V případě chybějící dřevě byly chybějící letokruhy odhadnuty pomocí metody odhadu chybějících letokruhů (DUNCAN 1989). Odhady věku v této studii jsou vztaženy k výšce 100 cm nad zemí, ve které byly odebrány všechny vývrty. Šírky ročních přírůstů byly pomocí stereomikroskopu, posuvného měřicího zařízení (LintabTM) a softwaru TSAP-WinTM (www.rinntech.de) měřeny s přesností na 0,01 mm. Ke kontrole byly využity metody křížového datování. Jako první byla použita metoda významných roků (YAMAGUCHI 1991), pomocí níž se datuje a kontroluje měření a také se odstraňují nedokonalosti růstu v podobě chybějících, nebo naopak zdvojených letokruhů. Následně byla vytvořena referenční chronologie, sloužící pro statistické vyhodnocení v programu COFECHA (HOLMES 1983). Pro analýzu růstových strategií smrku ztepilého byly využity pouze zkontrolované a správně datované letokruhové série.

Uvolnění byla detekována za pomoci jednoho z nejpodstatnějších dendroekologických přístupů (FRELICH 2002; BLACK, ABRAMS 2004) – pomocí metody klouzavých průměrů (BLACK, ABRAMS 2003). Tato metoda popisuje uvolnění na základě porovnání změny průměrného ročního přírůstu s průměrným přírůstem během předchozích let, čímž tedy vzniká „boundary line“. Zvolený přístup má výhodu především v tom, že prostřednictvím dřívějšího růstu pomáhá normovat reakci uvolnění stromů rozličných průměrů, věků a stupňů zápoje (BLACK, ABRAMS 2003, 2004). Detekci počátečního růstu jedinců jsme klasifikovali stromy odrostlé pod zápojem nebo mimo něj (FRELICH 2002).

Pro posouzení vlivu teplotních podmínek na růstové strategie byly stromy seřazeny do jedenácti skupin kombinujících dvě statistické proměnné – nadmořskou výšku a expozici svahu (tab. 1). Kromě vizuální klasifikace byla dále zjišťována zastoupení jednotlivých růstových strategií a rozdílů mezi nimi pomocí metody regresních a klasifikačních stromů (CART – classification and regression trees). Data byla zpracována a analyzována pomocí statistického softwaru R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2014).

VÝSLEDKY

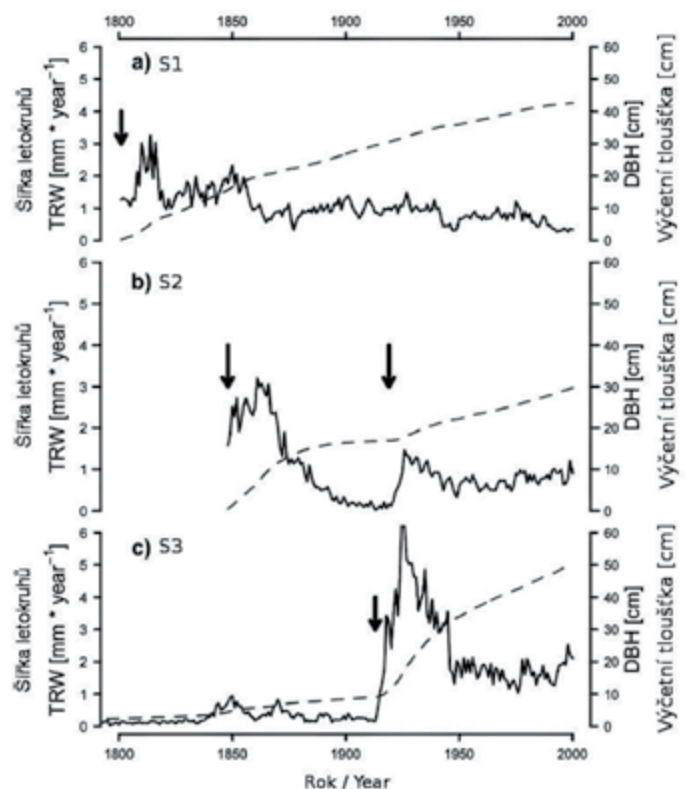
Typy a základní charakteristiky jednotlivých růstových strategií

Analýzou více než 3000 vývrťů, sesbíraných v přirozených smrkových lesích pohoří Calimani a Giumalau, jsme u stromů detekovali 3 hlavní strategie pro dosažení horního stromového patra (obr. 1), které jsou pro lepší přehlednost v dalším textu, obrázcích a tabulkách označeny jako S1-S3. První, nejčastěji zastoupená strategie růstu (S1, 70 %), je typická obdobím rychlého počátečního růstu (v anglickém

jazyce tzv. gap recruitment) a následným poklesem, kdy je již strom v zápoji a jeho růst je ovlivněn pouze kompeticí a podmínkami na daném stanovišti. Nejméně byli v těchto lesích zastoupeni jedinci (9 %), u kterých se v chronologii vyskytlo jak období rychlého počátečního růstu, tak i období uvolnění, které předcházela perioda pomalého růstu v potlačení (S2). Růst stromů ve druhé nejčastěji zastoupené skupině (S3, 21 %) je typický pomalým počátečním růstem v potlačení a následným uvolněním stromu, které se v chronologii projevuje náhlým a intenzivním zvýšením přírůstu (v anglickém jazyce tzv. release).

Téměř třetina stromů (30 %) rostla určité období svého života v potlačení pod korunovým zápojem. Se zvyšující se dobou růstu v potlačení, která měla maximum trvání 202 let (Med = 44), klesal průměrný roční přírůst v potlačení (obr. 2, pouze S3). Zajímavý je také fakt, že s rostoucí dobou růstu stromu v potlačení se nesnižoval, ale ani nezvyšoval u této strategie průměrný přírůst v uvolněné periodě růstu po narušení porostu. Všechny stromy během života zažily alespoň jedno „uvolněné“ období, ať už na začátku růstu nebo uprostřed jejich životní dráhy, které jim tak zajistilo dosažení horního stromového patra.

Věk stromů v oblastech Calimani a Giumalau dosahoval v průměru 130 let (rozmezí 22–379, Med = 126) a šířka přírůstů za jednotlivé roky sahala od 0,02 do 10,82 mm (Med = 1,16 mm).



Obr. 1.

Příklady jednotlivých strategií dosažení horního stromového patra: a) S1 – začátek růstu v porostní mezeře; b) S2 – začátek růstu v porostní mezeře s následným potlačením a opětovným uvolněním; c) S3 – potlačený růst pod zápojem s následným uvolněním

Fig. 1.

Examples of individual canopy accession strategies: a) S1 – gap recruitment; b) S2 – both, as gap recruitment as release with period of suppression in between; c) S3 – tree is from the beginning of growth suppressed and grows under close canopy until release period

Zastoupení růstových strategií v závislosti na expozici svahu a nadmořské výšce

V závislosti na nadmořské výšce a expozici svahu nebyly pozorovány velké rozdíly ve změně zastoupení jednotlivých růstových strategií (tab. 1, obr. 3). Stromy dosahovaly horního stromového patra pomocí strategie č. 1 (S1) nejvíce na západně orientovaných svazích v nadmořských výškách mezi 1200 a 1599 m n. m. a nejméně v nejvyšších polohách (1400–1599 m n. m.) na svazích orientovaných na sever. Strategii dvou uvolněných období pro dosažení horního stromového patra (S2) nejvíce využívaly stromy, které rostly na svazích s expozicí na západ v nejnižších nadmořských výškách (1000–1199 m n. m.) a nejméně jedinci rostoucí v nejvyšších polohách (1400–1599 m n. m.) na severně orientovaných svazích. Poslední strategie (S3) byla detekována v největším zastoupení u stromů rostoucích na svazích s expozicí na sever a v nejvyšších polohách (1400–1599 m n. m.).

Se zvyšujícím se věkem je patrný trend postupného, rovnoměrně se zvyšujícího průměru stromu, s minimálními rozdíly mezi jednotlivými růstovými strategiemi a nezávisle na expozici svahu (obr. 4).

Nejstarší stromy jsou zpravidla ty, které rostou určitou dobu svého života v zastínění, to znamená strategie S2 a S3 (obr. 5).

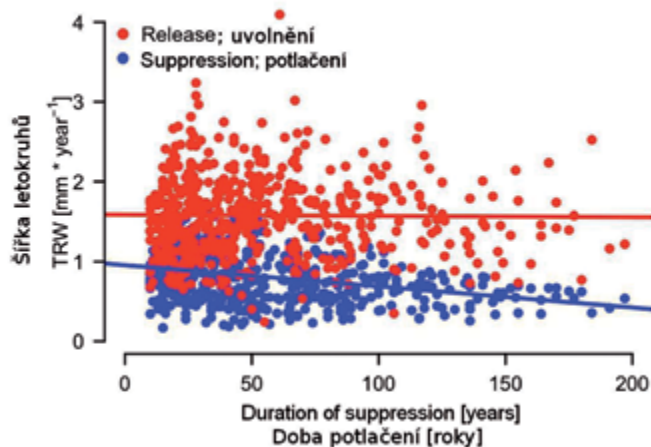
DISKUSE

Většina stromů, které dosáhly horního stromového patra, využila výhod zrychleného počátečního růstu v porostní mezeře. Rychlý start jim poskytlo narušení porostu, které může mít v těchto specifických ekosystémech jak podobu malé disturbance – například díky odumření sousedního jedince nebo větve – tak i podobu rozsáhlých velkoplošných disturbance s velkou závažností, způsobených vichřicemi, gradacemi podkorního hmyzu nebo jejich kombinací (SVOBODA et al. 2012; ČADA et al. 2013; TROTSIUK et al. 2014). Tato zjištění jsou důležitá zejména proto, že byly tyto lesy ještě donedávna vnímány jako ekosystémy spějící k dynamické rovnováze, tzv. homeostázi, což znamená, že dokáží pohotově reagovat na rušivé vlivy nastavením takových podmínek a složek, které umožní delší zachování původního stavu (ODUM 1969; KORPEL 1989). Nicméně tato teorie byla již vyvrácena a výsledky současné studie podporují stejně jako mnoho jiných vědeckých publikací (např. JONÁŠOVÁ, PRACH 2004; PANAYOTOV et al.

2011; ČADA et al. 2013; SVOBODA et al. 2014; TROTSIUK et al. 2014) fakt, že disturbance, od malých, přes středně velké až po velké, jsou přirozenou součástí dynamiky horských smrkových lesů.

Je důležité pochopit pružnost a přizpůsobivost smrku ztepilého ke světelným podmínkám na stanovišti. Stromy v oblasti pohoří Calimani a Giumalau byly schopné přežít až 200 let ve stínu pod korunovým zápojem, což potvrzuje ekologické nároky smrku ztepilého jako dřeviny s širokou amplitudou tolerance k zastínění (TJOELKER et al. 2007). Ty stromy, které jsou schopné přežít a růst dlouhou dobu v potlačení pod korunovým zápojem, jsou zpravidla i nejstaršími stromy na plochách (obr. 5) a je u nich větší pravděpodobnost dlouhověkosti (BIGLER, VEBLEN 2009). Tak se liší od rychle rostoucích stromů, u kterých je rychlejší růst spojen s nižší hustotou dřeva, sníženou mechanickou odolností a zvýšeným rizikem zlomu v důsledku vysokého podílu nadzemní biomasy k podzemní biomase (JYSKE et al. 2008; BIGLER, VEBLEN 2009; LARSON 2001). Pomalý počáteční růst tak může být kompetiční nevýhodou v častěji disturbovaných porostech, kde častěji dosahují horního stromového patra jedinci s rychlým počátečním růstem (LANDIS, PEART 2005), což koresponduje s dosaženými výsledky.

Výše uvedené skutečnosti navíc souvisí s faktem, že stromy, které využívaly pro dosažení horního stromového patra strategie S3, což jsou jedinci, kteří rostli určitou dobu svého života v potlačení pod korunovým zápojem, byly nejvíce zastoupeny v nejvyšších nadmořských výškách a na svazích orientovaných na sever, tedy v potencionálně nejchladnějších oblastech (SWANSON et al. 1988). Jak je známo,

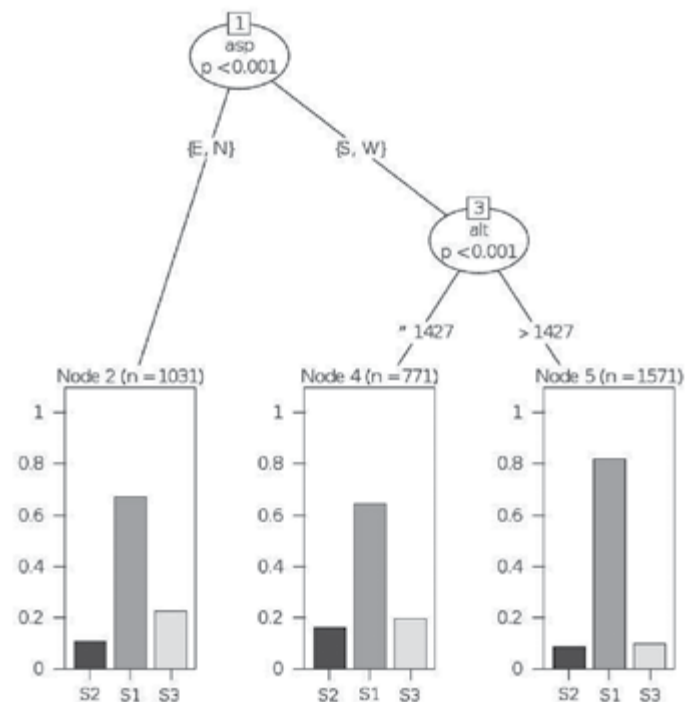


Obr. 2.

Vývoj průměrného ročního přírůstu v závislosti na trvání doby potlačení nebo uvolnění u stromů využívajících pro dosažení horního stromového patra růstové strategie S3

Fig. 2.

Mean ring width vs. duration of suppression or release periods in trees using canopy accession strategy S3



Obr. 3.

Regresní strom pro zjištění vlivu a závislosti nadmořské výšky a expozice svahu na procentuální zastoupení jednotlivých růstových strategií (asp – expozice; alt – nadmořská výška; N – sever; S – jih; E – východ; W – západ)

Fig. 3.

Regression tree of three significantly different groups of trees grouped according to influence of aspect (asp) and altitude (alt) on representation of canopy accession strategies (N – north; S – south; E – east; W – west)

v chladnějších podmínkách rostou stromy pomaleji (OLEKSYN et al. 1998) a teplota je v těchto oblastech, co se týká variability v přírůstech, často jedním z hlavních limitujících faktorů (SPEER 2010). Stromy rostoucí v chladnějších oblastech tedy častěji „upřednostňují“ strategie růstu, kde je větší pravděpodobnost potlačeného období (S2, S3). Tyto stromy při pokusu o dosažení horního stromového patra pomocí strategie S1, tedy obnovou v porostní mezeře, reagují pomaleji na změnu v podobě lepších světelných podmínek než stromy

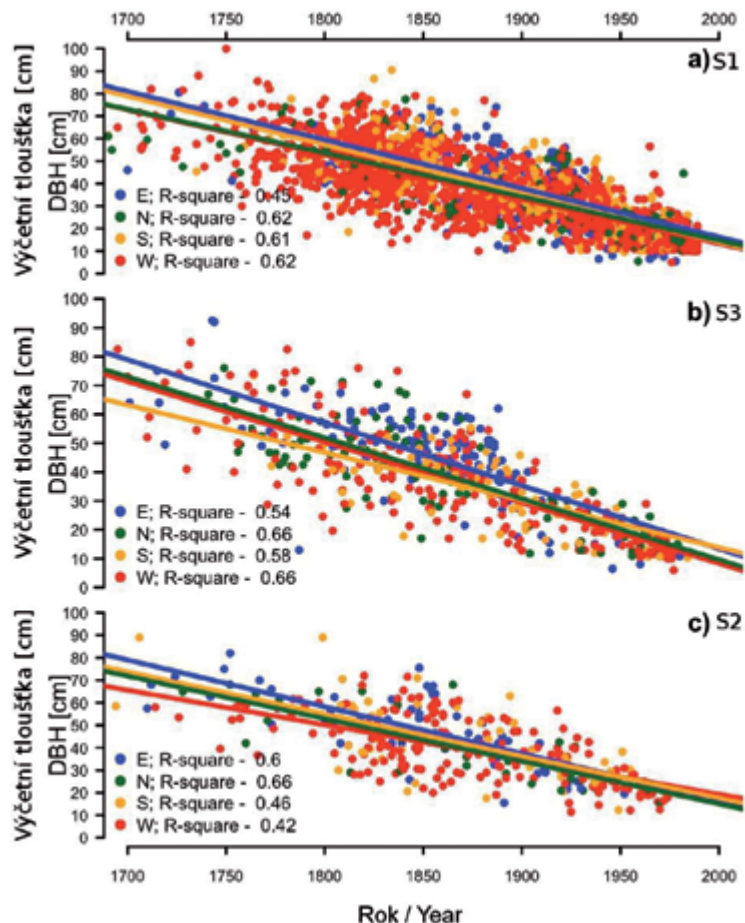
rostoucí v níže položených teplejších oblastech. Nicméně limitující faktory se mohou měnit jak během roku, tak i během celého života stromu, a může docházet i ke kombinacím limitujících faktorů ve stejnou dobu, což stěžuje interpretaci výsledků (SPEER 2010). Na základě těchto informací lze předpokládat menší vliv rozsáhlých disturbancí na formování horského smrkového lesa ve vyšších, tedy chladnějších polohách s tendenčním směřováním ke klimaxovému typu lesa. Tyto hypotézy ovšem nepotvrzuje fakt, že zástupci strategie S2, to znamená

Tab. 1.

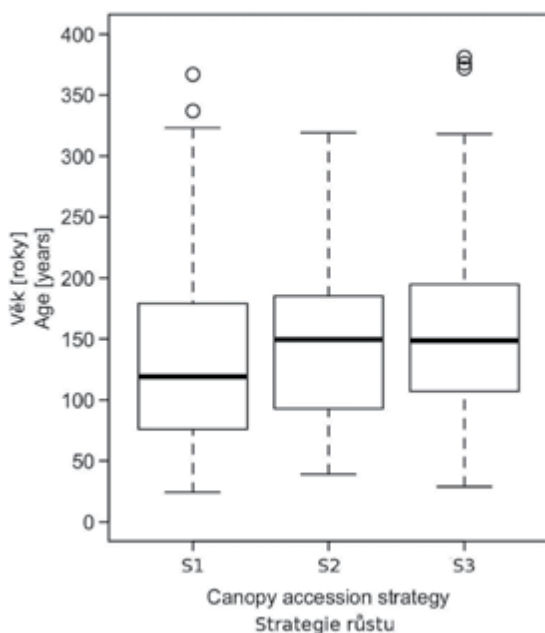
Zastoupení jednotlivých růstových strategií stromů (S1-S3 – obr. 1), distribuce věku a průměru kmene v závislosti na nadmořské výšce a expozici svahu (skupiny A-K)

Canopy accession strategies (S1-S3 – Fig. 1), age and DBH distribution along the altitudinal and aspect gradient (groups A-K)

Skupina/ Group	Nadmořská výška (m n.m.)/ Elevation range (m a.s.l.)	Expozice/ Aspect	Strategie růstu/ Growth strategy	%	Výčetní tloušťka Median/ DBH Median	Věk Median/ Age Median
A	1000-1199	Sever/North	S2	10	347.5	127.5
			S1	68	235	80
			S3	22	317.5	153
B	1000-1199	Jih/South	S2	15	378	121
			S1	63	276	86.5
			S3	22	398.5	145.5
C	1000-1199	Západ/West	S2	17	370	146
			S1	65	256	83
			S3	17	333	143
D	1200-1399	Východ/East	S2	13	485	157
			S1	66	390	102
			S3	21	490	146
E	1200-1399	Sever/North	S2	10	422.5	152.5
			S1	71	330	90
			S3	19	457.5	172
F	1200-1399	Jih/South	S2	11	394	132
			S1	75	340	94
			S3	14	305	118
G	1200-1399	Západ/West	S2	9	392.5	147
			S1	81	390	152
			S3	10	368	146.5
H	1400-1599	Východ/East	S2	7	420	142.5
			S1	70	335	114
			S3	13	470	179.5
I	1400-1599	Sever/North	S2	5	520	236
			S1	56	393.5	161.5
			S3	39	465	202
J	1400-1599	Jih/South	S2	7	392	174
			S1	80	443.5	194.5
			S3	13	410	200
K	1400-1599	Západ/West	S2	6	528	219
			S1	81	417	178
			S3	14	302	169



Obr. 4.
 Výčetní tloušťka (cm) ve vztahu k věku a k expozici u třech růstových strategií
Fig. 4.
 Diameter (DBH) versus age of three canopy accession strategies in relation to aspect



Obr. 5.
 Porovnání dosahovaného věku u tří hlavních růstových strategií
Fig. 5.
 Relationship between age and type of canopy accession strategy

jedinci, kteří také rostli určitou dobu v potlačení, byli nejvíce zastoupeni v nejnižších polohách na západně orientovaných svazích.

Obě strategie, které využívají období rychlého počátečního růstu (S1, S2) k tomu, aby dosáhly horního stromového patra, se nejvíce vyskytovaly na svazích orientovaných na západ, nezávisle na nadmořské výšce. Toto nás přivádí na myšlenku, že tyto typy růstu jsou zvýhodňovány v oblastech, které jsou více formovány disturbancemi způsobenými větrem (KOLEJKA et al. 2010). Nicméně, i když je větší pravděpodobnost disturbancí způsobených větrem ve vyšších polohách na horní části svahu, více faktorů, jako je např. síla a směr větru, topografická expozice a specifická náchylnost každé oblasti k těmto disturbancím, ovlivňuje v krajinném měřítku mozaiku lesního narušení (SWANSON et al. 1988; FOSTER et al. 1998; KOLEJKA et al. 2010). Bohužel historické údaje o vichřicích v pohoří Calimani a Giumalau nejsou dostupné, a proto nelze přesně identifikovat původce narušení v těchto oblastech.

ZÁVĚR

Byly detekovány tři hlavní typy růstových strategií pro dosažení horního stromového patra a jejich procentuální zastoupení v přirozených horských smrkových lesích pohoří Calimani a Giumalau v Rumunsku, které odrážejí místní dynamiku a vývoj lesních porostů. Tepelné podmínky dané nadmořskou výškou a expozicí svahu hrají určitou specifickou roli v zastoupení jednotlivých růstových strategií, nicméně disturbance jsou hlavními faktory, které ovlivňují dynamiku těchto lesů. Tyto poznatky mohou přispět k detailnějšímu porozumění fungování

těchto ekosystémů a mohou být využity pro hospodaření v přírodě blízkých lesnických systémech, kde aplikací lesnických zásahů napodobením přirozených procesů můžou zvýšit biodiverzitu, a tak plnit další mimoprodukční funkce lesa. Navíc mohou být výsledky z této studie brány v potaz při managementových opatřeních v lesích, kde ochrana přírody je hlavní prioritou (např. národní parky nebo chráněné krajinné oblasti).

Poděkování:

Príspevek vznikl díky finanční podpoře Interní grantové agentury (IGA no. B0114), Fakulty lesnické a dřevařské, České zemědělské univerzity v Praze a grantů CIGA/20154316 a MŠMT COST CZ LD14074. Autoři děkují všem, kteří pomáhali při sběru a zpracování dat. Velký dík patří také recenzentům za podnětné připomínky, které pomohly vylepšit kvalitu článku.

LITERATURA

- BALANDA M., PITTNER J., SANIGA M., JAĐUŠ J., DANKOVÁ L., ĐURIŠ M. 2013. Stand dynamics of the subalpine spruce (*Picea abies* L. Karst) forest – a disturbance driven development. *Šumarski list*, 7–8: 379–385.
- BEDNAŘÍK J., MATĚJKA K. 2014. Structure of *Picea abies* (L.) Karst. stands affected by anthropogenic disturbances in the Medvědí hora area (Šumava National Park), Czech Republic. *Zprávy lesnického výzkumu*, 59 (1): 18–27.
- BENGTSSON J., NILSSON S.G., FRANC A., MENOZZI P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 132: 39–50.
- BIGLER C., VELEN T.T. 2009. Increased early growth rates decrease longevities of conifers in subalpine forests. *Oikos*, 118: 1130–1138.
- BLACK B.A., ABRAMS M.D. 2003. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological repase criteria. *Ecological Applications*, 13 (61): 1733–1749.
- BLACK B.A., ABRAMS M.D. 2004. Development and application of boundary-line repase criteria. *Dendrochronologia*, 22: 31–42.
- ČADA V., SVOBODA M. 2011. Structure and origin of mountain Norway spruce in the Bohemian Forest. *Journal of Forest Science*, 57 (12): 523–535.
- ČADA V., SVOBODA M., JANDA P. 2013. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 295: 59–68.
- DUNCAN R.P. 1989. An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in kahika tea (*Dacrycarpus dacrydioides*). *New Zealand Natural Science*, 16: 31–37.
- FOSTER D.R., KNIGHT D.H., FRANKLIN J.F. 1998. Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems*: 497–510.
- FRELICH L.E. 2002. *Forest dynamics and disturbance regimes – studies from temperate evergreen – deciduous forests*. Cambridge, Cambridge University Press: 266 s.
- HOLLING C.S. 1992. Cross-scale morphology, geometry and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs*, 62: 447–502.
- HOLMES R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring Bulletin*, 43: 69–78.
- JONÁŠOVÁ M., PRACH K. 2004. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15–27.
- JYSKE T., MÄKINEN H., SARANPÄÄ P. 2008. Wood density within Norway spruce stems. *Silva Fennica*, 42 (3): 439–455.
- KOLEJKA J., KLIMÁNEK M., MIKITA T., SVOBODA J. 2010. Polomy na Šumavě způsobené orkáne Kyrill a spoluúčast reliéfu na poškození lesa. *Geomorphologia Slovaca et Bohemica*, 2: 16–28.
- KORPEL Š. 1989. *Pralesy Slovenska*. Bratislava, Veda: 329 s.
- LANDIS R.M., PEART D.R. 2005. Early performance predicts canopy attainment across life histories in subalpine forest trees. *Ecology*, 86 (1): 63–72.
- LARSON D.W. 2001. The paradox of great longevity in a short-lived tree species. *Experimental Gerontology*, 36: 651–673.
- LINDNER M., MAROSCHEK M., NETHERER S., KREMER A., BARBATI A., GARCIA-GONZALO J., SEIDL R., DELZON S., CORONA P., KOLSTROM M., LEXER M.J., MARCHETTI M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259 (4): 698–709.
- ODUM E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262–270.
- OLEKSYN J., MODRZYNSKI J., TJOELKER M.G., ZYTKOWIAK R., REICH P.B., KAROLEWSKI P. 1998. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology*, 12: 573–590.
- PANAYOTOV M., KULAKOWSKI D., LARANJEIRO DOS SANTOS L., BEBI P. 2011. Wind disturbances shape old Norway spruce-dominated forest in Bulgaria. *Forest Ecology and Management*, 262: 470–481.
- PEARSON R.G., DAWSON T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361–371.
- PICKETT S.T.A., WHITE P.S. (eds.) 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando, Academic Press: 472 s.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, R.C. 2014. R: A language and environment for statistical computing. Vienna. <https://www.r-project.org/>
- SPEER J.H. 2010. *Fundamentals of tree ring research*. Tucson, University of Arizona Press: 333 s.
- SVOBODA M., POUŠKA V. 2008. Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *Forest Ecology and Management*, 255: 2177–2188.
- SVOBODA M., JANDA P., NAGEL T.A., FRAVER S., REJZEK J., BAČE R. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 23: 86–97.
- SVOBODA M., JANDA P., BAČE R., FRAVER S., NAGEL T.A., REJZEK J., MIKOLÁŠ M., DOUDA J., BOUBLÍK K., ŠAMONIL P., ČADA V., TROTSIUK V., TEODOSIU M., BOURIAUD O., BIRIS A.I., SÝKORA O., UZEL P., ZELENKA J., SEDLÁK V., LEHEJČEK J. 2014. Landscape-level variability in historical disturbance in primary *Picea abies* mountain forests of the Eastern Carpathians, Romania. *Journal of Vegetation Science*, 25 (2): 386–401.
- SWANSON F.J., KRATZ T.K., CAINE N., WOODMANSEE R.G. 1988. Landform effects on ecosystem patterns and processes. *BioScience*, 38 (2): 92–98.
- TJOELKER M.G., BORATYNSKI A., BUGAŁA W. (eds.) 2007. *Biology and ecology of Norway spruce*. Dordrecht, Springer: 469 s. *Forestry Sciences* 78.
- TROTSIUK V., SVOBODA M., JANDA P., MIKOLAS M., BACE R., REJZEK J., SAMONIL P., CHASKOVSKYY O., KOROL M., MYKLUSH S. 2014. A mixed severity disturbance regime in the primary *Picea abies* (L.) Karst. Forests of the Ukrainian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 334: 144–153. DOI 10.1016/j.foreco.2014.09.005
- VRŠKA T., HORT L. 2003. Terminologie pro lesy v chráněných územích. *Lesnická práce*, 82: 585–587.

- WHITE P.S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review*, 45: 229–299.
- YAMAGUCHI D.K. 1991. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 21: 414–416.
- ZIELONKA T., HOLEKSA J., FLEISCHER P., KAPUSTA P. 2009. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, 21(1): 1–12.

CANOPY ACCESSION STRATEGIES OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) IN PRIMEVAL MOUNTAIN FORESTS OF CALIMANI AND GIUMALAU, ROMANIA

SUMMARY

Types and proportions of natural canopy accession strategies of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) reflect local changes in historical forest structure and dynamics. Through the detection of growth strategies, it is possible to identify historical events such as disturbances; the main drivers affecting primeval forests dynamics. Moreover, the effect of local thermal conditions plays a role in the development and dynamics of the natural forests.

The main aim of this paper is to detect and describe canopy accession strategies of Norway spruce in primeval forests of Calimani and Giumalau (Romania), and to compare proportion of individual growth strategies regarding thermal conditions on plots given by altitude and aspect.

Using dendrochronological methods, we analyzed more than 3,000 cores from sampled canopy trees from 132 plots in primeval mountain forests of Calimani and Giumalau. The episodes of releases were detected using the boundary line method. We used methods of FRELICH (2002) to detect gap recruited trees as trees growing from the beginning of their growth under closed canopy. To compare proportion of canopy accession strategies regarding thermal conditions on plots, trees were grouped according to aspect and elevation into eleven groups representing proportion of individual growth strategies driven by potential thermal conditions on sites. Moreover, regression and classification trees (CART) were used to find the relationship between proportion of individual growth strategies and combination of variables: aspect and altitude.

Three canopy accession strategies were detected (Fig. 1): (1) the majority of trees (70%) accessed canopy through gap recruitment, (2) trees in the second growth strategy (21%) grew under the canopy until they underwent one release period, and (3) the minority of trees (9%) were as gap released with a suppression period. Up to 30% of trees grew under closed canopy at some point of their life. With an increasing duration of suppression, mean year growth decreased (Fig. 2). There were no observed variations in change of individual canopy accession strategies in relation to elevation and aspect (Tab. 1, Fig. 3). Age strongly correlated with diameter and this relationship has a similar trend regardless of aspect and type of growth strategy (Fig. 4). The oldest trees are usually the most suppressed, which means they have experienced periods of suppression, thus are the two less represented groups (Fig. 5).

Three main types of canopy accession strategies that reflect development and dynamics of natural spruce forests of Calimani and Giumalau mountains were detected. The thermal conditions determined by altitude and aspect play a specific role in the proportion of individual canopy accession strategies. Nevertheless, the main drivers affecting dynamics of these forests are disturbances. The results could be used for management in close-to-nature silvicultural systems, where through mimicking natural forest dynamics other ecosystem functions can be fulfilled.