

REAKCIA BYLINNEJ SYNÚZIE JEDĽOVÝCH BUČÍN NA ZMENU DREVINOVÉHO ZLOŽENIA A ŠTRUKTÚRY PORASTU

RESPONSE OF HERB LAYER OF FIR-BEECH FORESTS TO TREE SPECIES COMPOSITION AND STAND STRUCTURE CHANGE

MICHAL MARTINÁK¹⁾ - KAROL UJHÁZY²⁾ ✉ - MARIANA UJHÁZYOVÁ³⁾ - MARTA MARTINÁKOVÁ¹⁾

¹⁾ Poštová 67, SK - 900 27 Bernolákovo

²⁾ Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta, T.G. Masaryka 24, SK - 960 53 Zvolen

³⁾ Technická univerzita vo Zvolene, Fakulta ekológie a environmentalistiky, T.G. Masaryka 24, SK - 960 53, Zvolen

✉ e-mail: karol.ujhazy@tuzvo.sk

ABSTRACT

Natural montane fir-beech forests are frequently replaced by spruce plantations in Central Europe. Significant impact on understorey species diversity is expected. However, mechanisms of dominant tree influence on the understorey have not been completely revealed yet. The aim of the study is to determine changes of herb layer composition and diversity in managed forests with altered tree species composition (beech/spruce), in comparison to original natural unmanaged fir-beech stands. Combination of geostratification and random sampling design was applied in the southern part of the Poľana Mts., Slovakia (about 1100 m a.s.l.). Subsequently, 153 research plots were established in homogenous habitat conditions in three stand types: secondary managed spruce and beech stands and a natural fir-beech forest. CCA analyses and permutation test were used to explain the herb layer variability. Spearman's rank correlation coefficient was applied to find relationship between the herb layer and variables expressing tree influence. According to the results of CCA, herb layer was mostly influenced by dendrometric and litter characteristics of spruce; light conditions were not significant. Lower values of understorey diversity indices, pH of topsoil and litter were recorded in the spruce stands. Understorey of secondary beech stands and primeval fir-beech stands is more similar, but beech stands are rich in the spring geophytes occurrence.

Kľúčové slová: *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, Poľana, Slovensko, andezit, synúzia podrastu, druhová diverzita, cievnaté rastliny

Key words: European beech, Norway spruce, Poľana Mts., Slovakia, andesite, understorey, species diversity, vascular plants

ÚVOD

Jedľové bučiny pôvodne tvorili v 5. vegetačnom stupni rozsiahle lesné komplexy. V odľahlých horských polohách sa dokonca zachovalo pomerne veľa pralesovitých porastov až do 19., miestami do polovice 20. storočia. Približne v posledných 200 rokoch boli buk a jedľa postupne nahradzané smrekom, ktorý sa v týchto podmienkach (s výnimkou tzv. bezbukových oblastí; cf. ZLATNÍK 1978; MICHALKO et al. 1986) prirodzene vyskytoval len ako „menšia prímes“ (ZLATNÍK 1959). Z prác zaoberajúcich sa rekonštrukciou pôvodného drevinového zloženia (VLADOVIČ 2003) vyplýva, že recentné zastúpenie smreka na Slovensku je päťnásobne vyššie ako pôvodné, pričom najväčší rozdiel medzi prirodzeným a sekundárnym výskytom smreka je práve v 5. vegetačnom stupni. Zmena pôvodných pralesovitých lesov na hospodárske porasty zásadne mení aj porastovú štruktúru.

V teórii geobiocenológie a lesnickej typológii sa predpokladá, že charakteru trvalých ekologických podmienok stanovišťa zodpovedá jeden typ potenciálnej prirodzenej vegetácie. Trvalé stanovištné podmienky je možné indikovať podľa kombinácie druhov synúzie podrastu (ZLATNÍK 1978). Vplyvom zámény pôvodnej drevinovej zložky ako aj porastovej štruktúry, ktorá významným spôsobom ovplyvňuje lesný ekosystém (SLAVÍKOVÁ 1986), sa čiastočne mení bylinná zložka fytocenózy. Bylinný podrast totiž citlivo reaguje na zmeny v environmen-

tálnych faktoroch (ZHU et al. 2007), ktoré môžu byť priamo vyvolané zámennou dominantných drevín. To môže v konečnom dôsledku spôsobiť zhoršenie fytoindikácie potenciálnej prírodnej vegetácie (MORAVEC et al. 1994), resp. nepresnosti v typizácii s možnými dopadmi do hospodárskej praxe – najmä pri návrhoch optimálneho drevinového zloženia pri obnove porastov.

Vo všeobecnosti sa predpokladá, že zámena smreka negatívne ovplyvňuje druhovú diverzitu lesných spoločenstiev, predovšetkým zhoršením charakteristik diverzity bylinnej synúzie (TEUSCHER 1985; SKOV 1997; EMMER et al. 1998; MARTINÁK et al. 2012). Neplatí to ale všeobecne, rôzne regionálne štúdie z odlišných prírodných podmienok prinášajú často protichodné výsledky. Reakcia bylinnej etáže na antropogénne zmeny lesov je zrejme špecifická pre každý typ fytocenózy, resp. asociáciu (SCHMIDT 2005). Vyššiu druhovú diverzitu podrastu v porastoch so zvýšeným podielom smreka oproti pôvodným prevažne kvetnatým bučinám na kryštaliniku a karbonátoch stredného Slovenska zistili MÁLIŠ et al. (2010, 2012), UJHÁZY et al. (2013). Vplyvom sekundárnych smrekových porastov na podrastovú vegetáciu na Slovensku sa okrem už spomenutých autorov zaoberali aj KRIŽOVÁ et al. (2007), UJHÁZY et al. (2010) a NIČ, TÓBIS (2011). O vysokej diverzite sekundárnych smrečín referujú aj slovinskí autori (JUVAN et al. 2013). EWALD (2000a) nepotvrdil zmeny v diverzite bylinnej etáže vzhľadom

keď vzrastajúcemu podielu smreka v severných karbonátových Alpách, keď študoval širokú škálu stanovišť bučín zväzu *Fagion* (od kalcifilných po acidofilné typy). Súčasnú poznatky o vplyve sekundárnych smrečín na podrast možno zhrnúť tak, že zvýšené zastúpenie smreka oproti pôvodnému stavu významne mení druhové zloženie, spôsobuje zvýšenie zastúpenia acidofilných druhov (ŠOMŠÁK 2003; MÁLIŠ et al. 2012), stúpa pokrývnosť a diverzita machorastov (EWALD 2000a, 2000b) a naopak znižuje sa účasť nitrofilných druhov (MÁLIŠ et al. 2010). Za najdôležitejší faktor ovplyvňujúci podrastovú vegetáciu možno považovať smrekový opad a jeho množstvo (ŠOMŠÁK 2003; JANIŠOVÁ et al. 2007; GLONČÁK 2009).

Cieľom práce je zistiť (i) či a aký vplyv má druh dominantnej dreveniny na druhovú skladbu a diverzitu synúzie podrastu, (ii) ktoré ekologické faktory súvisiace s druhom dominantnej dreveniny majú najväčší vplyv na bylinnú synúziu, (iii) či a ako sa odlišuje reakcia jednotlivých druhov na dané ekologické faktory a či je možné rozlíšiť druhy preferujúce pôvodné dreveniny (a ich porasty) a druhy preferujúce sekundárne smrečiny.

MATERIÁL A METODIKA

Modelovým územím je časť vulkanického pohoria Poľana, a to komplex hospodárskych lesov v južnej časti CHKO Poľana hraničiaci s komplexom pralesovitých porastov v juhovýchodnej časti Národnej prírodnej rezervácie (NPR) Zadná Poľana. Pôvodné porasty zachovalé v NPR sú tvorené hlavne bukcom (*Fagus sylvatica*), relatívne vysoké je aj zastúpenie jedle (*Abies alba*) a javora horského (*Acer pseudoplatanus*), ako jednotlivá prímies sa prirodzene vyskytuje aj smrek (*Picea abies*). Často sa vyskytujú aj ďalšie cenné listnáče (*Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *Fraxinus excelsior*) či efemérne a pionierske druhy (najmä *Salix caprea* a *Sorbus aucuparia*). V hospodárskych lesoch striedavo dominuje buk alebo smrek, časté sú ich zmesi, jedľa až na výnimky absentuje a v oboch porastových typoch bývajú v menšej miere primiešané cenné listnáče, predovšetkým javor horský.

Výskumné plochy boli zakladané na normálne vyvinutých pôdach 5. vegetačného stupňa (nadmorské výšky od 950 do 1260 m) edaficko-trofického radu B, skupiny lesných typov (slt) *Abieto-Fagetum* nižší stupeň (nst) a na prechodoch k slt *Fageto-Aceretum* nst (s porovnatelným druhovým zložením). ŠÁLY (2000) uvádza pre záujmové územie budované andezitovými lávovými prúdmi výskyt pedologických jednotiek: andozem typická, kyslá, mulová; andozem rankrová, kyslá, mulová a kambizem andozemná, kyslá, mullová. Podľa odberu pôdných vzoriek z výskumných plôch išlo však až na výnimky o kambizeme, miestami s prechodmi k andozemiam. Lokality s kamenitosťou nad 30 % boli pri výbere plôch vylúčené.

Výber plôch sme realizovali pomocou kombinácie geostratifikácie a náhodného výberu v prostredí GIS (ArcGIS 10) pomocou informačných vrstiev z lesníckej evidencie, ortofotomáp a digitálneho modelu terénu. Kritéria geostratifikácie boli: slt *Abieto-Fagetum* nst, vek 40 rokov a viac, zakmenenie 0,6 a viac, južná expozícia (vrátane JZ, JV), sklon 10–35°; výrazné doliny a hrebene boli vylúčené. V stratifikovanom území boli vektorizované na podklade ortofotomapy segmenty homogénneho drevinového zloženia bučín a smrečín (min. 90 % zastúpenie príslušnej dreveniny), v hospodárskych lesoch a segmentov bez rozlíšenia drevinového zloženia v pralese, s viac-menej rovnomerne zastúpením všetkých vekových tried (resp. rastových štádií v pralese) a v nich bol následne vykonaný náhodný výber plôch. Segmenty smrečín v hospodárskych porastoch označujeme ďalej v texte ako typ porastov SM, segmenty hospodárskych bučín ako typ porastov BK a segmenty v pralese ako typ porastov NPR. Tieto typy porastov predstavujú základnú porovnávaciu bázu tejto práce, pričom za referenčnú považujeme typ NPR. Spolu bolo založených 153 plôch, 63 v bučinách, 45 v smrečinách a 45 v pralesovitých porastoch rezervácie.

Plochy mali kruhový tvar s polomerom 10 m (314 m²). Synúzia podrastu sa sledovala na štvorcovej ploche s dĺžkou strany 1,5 m (2,25 m²), obsahujúcej mriežku 9 štvorcových podplôch o veľkosti 0,5 × 0,5 m, umiestenej v strede kruhu. V každej podploche (0,5 × 0,5 m) sme zaznamenávali prezenciu bylín a drevín (s rozlíšením vrstiev). Z týchto údajov sme zistili frekvenciu druhu na ploche. V dôsledku sezónnej dynamiky (výskyt jarných geofytov) sme vegetáciu zachytili dvakrát – v jarnom aj letnom aspekte (cf. MÖLDER et al. 2008; MÁLIŠ, VODÁLOVÁ 2010) a v analýzach sme použili maximálne hodnoty frekvencií z oboch aspektov. Na plochách boli odoberané vzorky pôdy a opadu. Z nich sme po príslušnom spracovaní (VAN REEUWIJK 2002) stanovili výmennú reakciu (pH/KCl) opadu (*pH O*) a pôdy (*pH A*). Vek bol v hospodárskych lesoch zisťovaný Presslerovým nebožiecom, v rôzno-vekých porastoch rezervácie sme prevzali vek (180 rokov) z Programu starostlivosti o lesy (<http://lvu.nlcsk.org/lgis>). Na hodnotenie vplyvu stromov na vegetáciu podrastu sme použili IP faktor (KUULUVAINEN, PUKKALA 1989; SAETRE 1999): $IP = \sum DBH_i e^{-cr}$, kde *DBH* je hrúbka stromu (vo výške 1,3 m) a *r* je jeho vzdialenosť od stredu plochy, *c* je parameter s hodnotou 0,5 (GLONČÁK 2009). Do výpočtu vstupovali živé stromy od výšky 1,3 m do vzdialenosti 5 m a stromy s hrúbkou nad 5 cm do 10 m od stredu plochy. Svetelné charakteristiky plôch sú analyzované pomocou hemisférických fotografií zo stredu plôch v programe GLA (FRAZER et al. 1999).

Nomenklatúra rastlinných taxónov je uvedená v zmysle publikácie MARHOLD, HINDÁK (1998). *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata* a *Dryopteris expansa* uvádzame vo forme agregátu *Dryopteris carthusiana* agg. Väčšinou išlo o jedince, ktoré vykazovali prechodné znaky medzi *Dryopteris dilatata* a *D. expansa*. Väčšinu jedincov druhov rodu *Galeopsis* (*G. speciosa*, *G. tetrahit*, *G. pubescens*) nebolo možné spoľahlivo determinovať (nerozkvitnuté jedince v jarnom aspekte, v letnom prevažná väčšina stále bez kvetov), v analýzach boli preto zlúčené do *Galeopsis* sp. V tabuľkách a obrázkoch sú použité skratky z prvých troch písmen rodového a druhového mena taxónu.

Vzťahy medzi druhmi, indexmi diverzity a charakteristikami prostredia je vyjadrený pomocou Spearmanovho poradového koeficientu vypočítaného v programe STATISTICA (StatSoft[®]), kde bola aj testovaná jeho významnosť (pomocou t-testu). Ukazovatele α diverzity ako Shannonov index (*H'*, SHANNON, WEAVER 1963) a vyrovnanosť (*evenness*, PIELOU 1975) boli vypočítané v programe JUICE (TICHÝ 2002). V programe CANOCO (TER BRAAK, ŠMILAUER 1998) sme vykonali priamu gradientovú analýzu metódou CCA (*Canonical Correspondence Analysis*). Túto unimodálnu metódu sme vybrali vzhľadom na predpoklad nelineárnych odoziev druhov v rámci sledovaných typov porastov (viacero porastových typov a vekových tried). Vplyv jednotlivých premenných bol testovaný Monte Carlo permutačným testom s 999 permutáciami. Ako druhové dáta sme použili absolútne hodnoty frekvencií (0–9) bylinných a krovitých druhov. Súčet hodnôt frekvencií všetkých druhov (*sum frek*) bol využitý ako jedna z charakteristík podrastu.

Pre výpočet charakteristík rôznych faktorov bolo použitých viacerých veličín, pre ktoré sme použili skratky vysvetlené v tab. 1. Na vysvetlenie vplyvu jednotlivých drevín na podrast a prostredie sme pri niektorých dendrometrických veličinách použili samostatne hodnoty podľa jednotlivých druhov (za skratkou veličiny je potom uvedená skratka druhu dreveniny). Okrem výpočtov IP faktora do výpočtov dendrometrických charakteristík vstupovali len stromy hrubiny s hrúbkou ≥ 7 cm v $d_{1,3m}$.

VÝSLEDKY

Najprv sme zisťovali či a do akej miery ovplyvňujú jednotlivé charakteristiky drevenovej zložky druhové zloženie podrastu. Permutačný test potvrdil, že viaceré charakteristiky drevenovej zložky štatisticky významne vplyvajú na variabilitu bylinnej synúzie (tab. 2). Najväčší

marginálny vplyv (percento variability vysvetlenej jednotlivými faktormi samostatne) bol zistený pri dendrometrických charakteristikách súvisiacich so smrekom ako počet smrekovej hrubiny (≥ 7 cm) (*Nh sm*), potenciálny vplyv smreka (*IP sm*), suma hrúbok hrubiny smreka (*Shh sm*). Bylinná zložka je tiež výrazne ovplyvnená charakterom opadu, a to jeho zložením (*opad sm, opad bk*) a hodnotou pH (*pH O*). Hrúbka opadu (*Ohrub*) ovplyvňuje variabilitu bylinnej synúzie v menšej miere. Vplyv svetelných charakteristík na druhovú variabilitu sa podľa permutačného testu neukazuje ako signifikantný.

Ako environmentálne premenné súvisia s pôsobením dvoch dominantných drevín dokazuje analýza prezentovaná v tab. 3. Vo viacerých prípadoch teda vidieť významné rozdiely medzi pôsobením buka

a smreka. S vekom porastov (a s ním súvisiacich zmien v dendrometrických ukazovateľoch) sa však väčšina vlastností prostredia vrátane svetelných podmienok v hospodárskych lesoch nemení. Významné sú len zmeny v množstve a kvalite humusu v rámci O aj A horizontu, a to bez ohľadu na druh dreviny.

Pomocou Spearmanovho poradového koeficientu (tab. 4) je možné vyjadriť akým spôsobom ovplyvňujú dreviny štruktúru a diverzitu bylinnej synúzie. Boli zistené signifikantne negatívne interakcie vplyvu smreka (*IP sm, opad sm*) na charakteristiky diverzity. Výnimku tvorí pozitívna interakcia s pokrývnosťou machorastov (*pok_mach*). Ako charakteristiky pozitívne ovplyvňujúce diverzitu bylinnej synúzie sa ukazujú najmä opad buka a javora, vplyv buka (*IP bk*), cenných listná-

Tab. 1.

Zoznam a vysvetlenie skratiek analyzovaných premenných
List, abbreviations and explanation of analysed variables

Premenná	Variable	Skratka/ Abbreviation	Jednotka/Unit
dendrometrické charakteristiky Dendrometric variables			
počet stromov hrubiny	Number of trees (DBH ≥ 7 cm)	Nh	N.100 m ⁻²
index vplyvu stromov hrubiny	Tree influence potential	IP	
potenciálny vplyv len živých stromov	Tree influence potential of living trees	IP live	
suma hrúbok hrubiny	Sum of tree diameters	Shh	cm
vek porastu	Age of stand	vek	roky/years
charakteristiky podrastu			
pokrývnosť bylín	Cover of herbs	pok_byl	%
pokrývnosť machorastov	Cover of mosses	pok_mach	%
suma frekvencií bylín	Sum of herb species frequencies	sum_fre	N
druhová bohatosť podrastu	Species richness of understorey vascular plants	SR	N.2,25 m ⁻²
Shannon-Wienerov index diverzity	Shannon-Wiener diversity index	H'	
vyrovnanosť	Pielou evenness index	Evenness	
charakteristiky prostredia			
otvorenosť zápoja	Canopy openness	CanOpen	%
priame svetlo	Direct radiation	Rdir	mol.m ⁻² .deň/day ⁻¹
difúzne svetlo	Diffuse radiation	Rdif	mol.m ⁻² .deň/day ⁻¹
celkové svetlo (Rdif+Rdir)	Total radiation	Rtot	mol.m ⁻² .deň/day ⁻¹
index listovej plochy	Leaf area index	LAI	
pôdna reakcia O horizontu	Reaction of O horizon	pH O	
pôdna reakcia A horizontu	Reaction of A horizon	pH A	
obsah uhlíka v A horizonte	Total carbon content in A horizon	C%	%
obsah dusíka v A horizonte	Total nitrogen content in A horizon	N%	%
pomer C/N v A horizonte	C/N ratio in A horizon	C/N	
pokrývnosť opadu drevín	Tree litter cover	opad	%
hrúbka O horizontu (OI+Of+Oh)	Depth of O horizon	Ohrub	cm
hrúbka OI horizontu	Depth of OI horizon	OI	cm
hrúbka Of horizontu	Depth of Of horizon	Of	cm
hrúbka Oh horizontu	Depth of Oh horizon	Oh	cm
hmotnosť sušiny O horizontu	Dry matter weight of O horizon	mOs	kg.m ⁻²
druhy drevín Tree species			
buk lesný	<i>Fagus sylvatica</i>	bk	
smrek obyčajný	<i>Picea abies</i>	sm	
jedľa biela	<i>Abies alba</i>	jd	
javor horský	<i>Acer pseudoplatanus</i>	jh	
cenné listnáče	noble broadleaves (<i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>A. platanoides</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Ulmus glabra</i>)	cl	

Tab. 2.

Vplyv vysvetľujúcich premenných na variabilitu bylinnej synúzie (v rámci CCA analýzy). V druhom stĺpci je uvedené percento variability druhových dát vysvetlené samostatne danou premennou (z variability vysvetlenej všetkými premennými spoločne)

Impact of environmental variables on the variability of herb layer (within CCA analysis). Percentage of explained variability of species data is presented (% of variability explained by all variables; for abbreviations see the Methods)

Premenná/Variable	exp.	p
Nh sm	0,18	0,001
IP sm	0,17	0,001
Shh sm	0,16	0,001
opad sm	0,15	0,001
pH A	0,14	0,001
pH O	0,14	0,001
opad bk	0,14	0,001
Shh bk	0,12	0,001
IP bk	0,12	0,001
Nh bk	0,11	0,001
vek	0,10	0,001
Nh	0,10	0,002
Shh	0,10	0,001
IP	0,10	0,001
IP live	0,10	0,001
Of	0,07	0,004
Ohrub	0,05	0,022
opad	0,07	0,026
IP cl	0,07	0,027

Tab. 3.

Vplyv stromov na charakteristiky prostredia vyjadrené hodnotami Spearmanovho poradového koeficientu (*p ≤ 0,05; **p ≤ 0,01; ***p ≤ 0,001)

Tree influence on environmental variables expressed by Spearman's rank coefficient values

Premenná/ Variable	IP_sm	IP_bk	Vek/Age ¹
CanOpen	0,20*	-0,17*	-0,11
LAI	0,31***	-0,32***	0,10
Rdir	0,00	-0,03	0,09
Rdif	0,27***	-0,24**	-0,07
RTot	0,11	-0,12	0,04
OI	0,04	0,03	0,13
Of	-0,31***	0,40***	0,13
Oh	0,29***	-0,25**	-0,21*
Ohrub	-0,18*	0,30***	0,11
mOs	0,31***	-0,23**	0,01
pH O	-0,50***	0,30***	0,16
pH A	-0,49***	0,28***	0,22*
C%	0,10	0,00	0,20*
N%	0,01	0,07	-0,15
C/N	0,37***	-0,31***	-0,28***

¹Premenná Vek bola analyzovaná len z údajov z hospodárskych lesov/Age was analysed only in the subset of managed forests

Tab. 4.

Vplyv drevín na charakteristiky druhovej diverzity. Hodnoty Spearmanovho koeficientu *p ≤ 0,05; **p ≤ 0,01; ***p ≤ 0,001 (sum_frek – súčet frekvencií bylín; pok_mach – percento pokrvnosti machorastov; pok_byl – percento pokrvnosti bylín)

Impact of trees on the species diversity characteristics. Values of Spearman's coefficient are shown and significance levels indicated as *p ≤ 0.05; **p ≤ 0.01; ***p ≤ 0.001 (sum_frek – suma of frequencies of herbs; pok_mach – percentage of cover of bryophytes; pok_byl – percentage of cover of herbs)

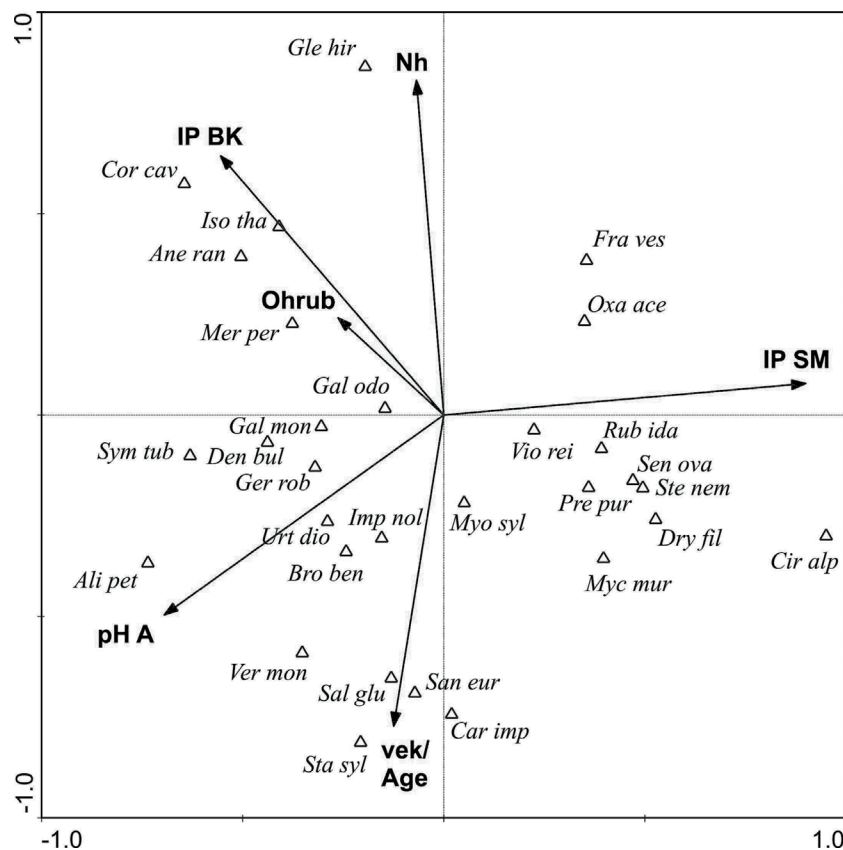
Premenná/ Variable	Počet druhov/ SR	Vyrovnanosť/ Evennes	Diverzita/ H'	sum_frek	pok_byl	pok_mach
opad	-0,06	-0,02	-0,06	-0,04	-0,02	-0,32***
opad bk	0,27***	0,15	0,27***	0,27***	0,12	-0,51***
opad sm	-0,43***	-0,30***	-0,43***	-0,38***	-0,17*	0,45***
opad jh	0,30***	0,22**	0,31***	0,25**	0,15	-0,12
CanOpen	-0,11	-0,08	-0,12	-0,02	0,07	0,22**
LAI	-0,06	-0,06	-0,07	-0,08	0,09	0,19*
Rdif	-0,11	-0,10	-0,12	-0,02	0,11	0,26**
Ohrub	-0,15	-0,08	-0,14	-0,11	-0,09	-0,27***
mOs	-0,27***	-0,42***	-0,31***	-0,36***	-0,17*	0,07
pH O	0,32***	0,16*	0,32***	0,25**	0,12	-0,36***
pH A	0,42***	0,23**	0,43***	0,38***	0,19*	-0,34***
C/N	-0,31***	-0,29***	-0,33***	-0,34***	-0,35***	0,23**
IP live	-0,62***	-0,30***	-0,61***	-0,59***	-0,50***	0,03
IP sm	-0,54***	-0,35***	-0,55***	-0,51***	-0,33***	0,41***
IP bk	0,18*	0,20*	0,19*	0,17*	-0,01	-0,49***
IP cl	0,23**	0,22**	0,24**	0,23**	0,15	-0,22**
vek	0,49***	0,25**	0,49***	0,48***	0,45***	-0,11

čov (*IP cl*). Na charakteristiky diverzity má pozitívny vplyv tiež nárast veku a hodnôt pH opadu a A horizontu. Absentujú významné väzby charakteristík svetelných podmienok s charakteristikami diverzity, výnimku tvorí pokrývnosť machorastov.

Spearmanov poradový korelačný koeficient (tab. 5) poukazuje aj na vplyv drevín na jednotlivé bylinné druhy. Hoci sa ukázalo, že svetelné pomery nemajú štatisticky významný vplyv na charakteristiky diverzity, odozva jednotlivých druhov bylinnej synúzie na ne je rôzna. Najtesnejšia kladná korelácia (0,60) bola zistená medzi druhom *Geranium robertianum* a pH pôdy. S priaznivejšími svetelnými pomermi v poraste (otvorenosť zápoja – *Can Open*, difúzne *Rdif* a celkové svetlo *Rtot*) sa významne zvyšujú frekvencie druhov *Senecio ovatus*, *Festuca gigantea*, *Poa nemoralis*, *Dryopteris carthusiana* agg. a *Hypericum maculatum*. Naopak, poklesom frekvencií reagujú druhy *Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*, *Veronica montana*, *Corydalis cava*, *Isopyrum thalictroides*, *Asarum europeum* a *Mercurialis perennis*. Všetky bylinné druhy, ktoré významne reagujú na vplyv buka a smreka, reagujú protikladne. Na nárast vplyvu smreka má väčšina

druhov negatívnu odozvu. Výnimkou sú druhy *Poa nemoralis*, *Moe-hringia trinervia* a *Veronica officinalis*. V starších smrečinách sú takými druhmi aj *Circaea alpina*, *Prenanthes purpurea*, *Mycelis muralis*, *Stellaria nemorum*, *Dryopteris filix-mas*. Druh *Dentaria bulbifera* ako jediný pozitívne reagoval na hrúbku opadu (a súčasne negatívne reaguje na *IP smreka*). S dominanciou buka v stromovej etáži pozitívne korelujú najmä druhy *Dentaria bulbifera*, *Galium odoratum*, *Galeobdolon montanum* a jarné geofyty ako *Corydalis cava* a *Anemone ranunculoides*. S vplyvom jedle (ktorá sa vyskytuje takmer výlučne v starých pôvodných jedlovo-bukových lesoch prírodnej rezervácie) pozitívne korelujú frekvencie druhov *Veronica montana*, *Sanicula europaea*, *Prenanthes purpurea*, *Dryopteris filix-mas*, *Salvia glutinosa*. Tieto spolu s nitrofilnými druhmi *Stachys sylvatica* a *Cardamine impatiens* inklinujú k najstarším porastom (obr. 1).

Odozvu konkrétnych druhov na najvýznamnejšie dendrometrické ukazovatele, resp. faktory, ktoré sú podmienené stromovou etážou ukazuje ordinačný graf na obr. 1. Väčšina druhov bylinnej synúzie negatívne reaguje na hustotu stromov (hrubších ako 7 cm v $d_{1,3}$ m). V po-



Obr. 1.

Odozva druhov bylinnej synúzie na najvýznamnejšie premenné podľa CCA analýzy. Zobrazené sú len druhy s váhou väčšou ako 3%

Fig. 1.

Herb-species response to the most significant variables as a result of the CCA analysis. Species with the highest weight in the analysis are shown (> 3%)

Alliaria petiolata – *Ali pet*, *Anemone ranunculoides* – *Ane ran*, *Bromus bennekeni* – *Bro ben*, *Cardamine impatiens* – *Car imp*, *Circaea alpina* – *Cir alp*, *Corydalis cava* – *Cor cav*, *Dentaria bulbifera* – *Den bul*, *Dryopteris filix-mas* – *Dry fil*, *Fragaria vesca* – *Fra ves*, *Galeobdolon montanum* – *Gal mon*, *Galium odoratum* – *Gal odo*, *Geranium robertianum* – *Ger rob*, *Glechoma hirsuta* – *Gle hir*, *Impatiens noli-tangere* – *Imp nol*, *Isopyrum thalictroides* – *Iso tha*, *Mercurialis perennis* – *Mer per*, *Mycelis muralis* – *Myc mur*, *Myosotis sylvatica* – *Myo syl*, *Oxalis acetosella* – *Oxa ace*, *Prenanthes purpurea* – *Pre pur*, *Rubus idaeus* – *Rub ida*, *Salvia glutinosa* – *Sal glu*, *Sanicula europaea* – *San eur*, *Senecio ovatus* – *Sen ova*, *Stachys sylvatica* – *Sta syl*, *Stellaria nemorum* – *Ste nem*, *Symphytum tuberosum* – *Sym tub*, *Urtica dioica* – *Urt dio*, *Veronica montana* – *Ver mon*, *Viola reichenbachiana* – *Vio rei*

Tab. 5.

Interakcia druhov s charakteristikami prostredia vyjadrená hodnotami Spearmanovho koeficientu; * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$
 Interaction of species with environmental variables expressed by Spearman's rank coefficient; * $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.01$; *** $p \leq 0.001$

	CanOpen	LAI	Rdir	Rdif	Rtot	Ohrub	pH O	pH A	IP live	IP sm	IP bk	IP jd	IP cl	vek/Age
<i>Sambucus racemosa</i>	0,01	0,10	0,04	0,04	0,04	-0,09	-0,21*	-0,23**	0,17*	0,21*	-0,07	-0,04	-0,15	-0,17*
<i>Geranium robertianum</i>	-0,26**	-0,09	-0,08	-0,30***	-0,19*	0,13	0,53***	0,60***	-0,28***	-0,44***	0,28***	0,06	0,35***	0,33***
<i>Asarum europaeum</i>	-0,21**	0,15	-0,17*	-0,20*	-0,20*	0,01	0,14	0,11	-0,09	-0,07	0,07	-0,07	0,08	-0,01
<i>Veronica montana</i>	-0,26**	0,07	-0,08	-0,27***	-0,17*	0,04	0,08	0,22**	-0,28***	-0,13	-0,03	0,29***	0,08	0,24**
<i>Alliaria petiolata</i>	-0,29***	0,08	-0,10	-0,31***	-0,22**	0,10	0,25**	0,33***	-0,14	-0,21**	0,14	0,06	-0,06	0,12
<i>Corydalis cava</i>	-0,23**	-0,06	0,02	-0,24**	-0,08	0,10	0,26***	0,26**	0,04	-0,32***	0,41***	-0,09	0,14	-0,06
<i>Mercurialis perennis</i>	-0,17*	-0,11	0,04	-0,18*	-0,05	-0,02	0,24**	0,24**	-0,09	-0,29***	0,22**	0,02	0,31***	-0,01
<i>Isopyrum thalictroides</i>	-0,23**	-0,01	-0,10	-0,24**	-0,14	0,04	0,09	0,14	-0,05	-0,21**	0,31**	0,04	0,20*	0,05
<i>Anemone ranunculoides</i>	-0,12	-0,06	-0,06	-0,15	-0,11	0,07	0,18*	0,22**	-0,05	-0,29***	0,33***	0,10	0,14	0,08
<i>Dryopteris carthusiana</i> agg.	0,18*	0,07	0,12	0,19*	0,15	-0,07	-0,26***	-0,20*	-0,05	0,19*	-0,28***	0,02	-0,07	0,02
<i>Festuca gigantea</i>	0,30***	-0,29***	0,19*	0,29***	0,27***	-0,17*	-0,05	0,12	-0,19*	-0,03	-0,15	-0,09	0,03	0,12
<i>Poa nemoralis</i>	0,20*	0,07	0,11	0,22**	0,18*	-0,20*	-0,19*	-0,15	0,09	0,26**	-0,27***	-0,03	-0,14	-0,17*
<i>Senecio ovatus</i>	0,30***	-0,01	0,11	0,32***	0,21**	-0,12	-0,23**	-0,06	-0,37***	-0,08	-0,21**	0,04	-0,03	0,39***
<i>Athyrium filix-femina</i>	-0,01	0,04	0,05	-0,01	0,03	-0,06	-0,06	-0,08	-0,25**	0,05	-0,22**	0,04	0,08	0,16*
<i>Galeobdolon montanum</i>	-0,07	-0,11	0,00	-0,10	-0,05	0,06	0,19*	0,20*	-0,30***	-0,45***	0,32***	0,25**	0,09	0,33***
<i>Dentaria bulbifera</i>	-0,13	-0,22*	0,02	-0,18*	-0,06	0,25*	0,36***	0,47***	-0,34***	-0,55***	0,41***	-0,01	0,23*	0,33***
<i>Galium odoratum</i>	-0,03	-0,19*	0,08	-0,08	0,05	-0,04	0,29***	0,32***	-0,45***	-0,58***	0,37***	0,15	0,28***	0,44***
<i>Salvia glutinosa</i>	-0,03	-0,16*	0,13	-0,06	0,06	0,00	0,24**	0,29***	-0,42***	-0,33***	0,00	0,19**	0,27***	0,40***
<i>Impatiens noli-tangere</i>	-0,06	-0,02	0,06	-0,06	0,02	-0,12	0,30***	0,39***	-0,41***	-0,28**	-0,02	0,10	0,15	0,31***
<i>Oxalis acetosella</i>	0,15	0,16*	0,05	0,22**	0,15	0,00	-0,38***	-0,35***	-0,01	0,14	-0,13	-0,01	-0,10	0,08
<i>Bromus benekenii</i>	-0,02	0,04	-0,06	-0,02	-0,04	-0,02	0,23**	0,24**	-0,26**	-0,19**	0,07	-0,06	-0,12	0,14
<i>Dryopteris filix-mas</i>	-0,03	-0,02	-0,04	-0,05	-0,08	-0,06	-0,07	-0,11	-0,21*	-0,02	-0,13	0,25***	0,10	0,19*
<i>Prenanthes purpurea</i>	0,03	-0,13	0,06	0,01	0,04	-0,02	-0,09	-0,11	-0,17*	-0,11	0,04	0,17*	0,01	0,17*
<i>Rubus idaeus</i>	0,13	0,16	0,13	0,20*	0,20*	-0,10	-0,28***	-0,16	-0,37***	-0,06	-0,14	0,07	-0,10	0,37***
<i>Veronica officinalis</i>	0,15	0,12	0,10	0,19*	0,14	-0,17*	-0,16*	-0,19*	0,22**	0,33***	-0,21*	-0,10	-0,14	-0,19*
<i>Sanicula europaea</i>	-0,03	-0,14	-0,16*	-0,10	-0,15	-0,16*	0,13	0,17*	-0,13	-0,15	0,03	0,28***	0,13	0,24**
<i>Stellaria nemorum</i>	0,09	0,05	0,07	0,12	0,12	-0,25**	-0,18*	-0,06	-0,25**	0,03	-0,21*	0,11	0,06	0,17*
<i>Urtica dioica</i>	-0,03	0,02	0,10	-0,04	0,05	-0,14	0,32***	0,35***	-0,22**	-0,23*	0,07	0,01	0,04	0,15
<i>Viola reichenbachiana</i>	0,05	-0,08	0,12	0,06	0,12	-0,14	-0,05	0,05	-0,26**	-0,19**	0,07	0,03	0,07	0,28***
<i>Glechoma hirsuta</i>	0,00	-0,06	0,00	0,03	0,03	0,09	0,12	0,03	0,08	-0,24**	0,36***	-0,11	-0,03	-0,20*
<i>Cardamine impatiens</i>	-0,11	-0,01	0,07	-0,09	-0,01	-0,04	0,14	0,16*	-0,24**	-0,10	-0,08	0,01	0,14	0,21*
<i>Circaea alpina</i>	0,02	0,05	0,15	0,05	0,13	-0,18*	-0,11	-0,12	-0,16*	0,08	-0,22**	-0,10	0,00	0,06
<i>Hypericum maculatum</i>	0,18*	0,00	0,07	0,18*	0,14	0,07	-0,03	0,07	-0,12	0,00	-0,10	-0,05	0,06	0,04
<i>Moehringia trinervia</i>	0,15	0,12	0,11	0,18*	0,15	0,03	-0,12	-0,16*	0,04	0,17*	-0,17*	-0,07	-0,09	-0,05
<i>Mycelis muralis</i>	0,00	-0,11	-0,02	0,01	-0,01	0,05	0,01	0,12	-0,26***	-0,05	-0,06	-0,05	0,13	0,23**
<i>Stachys sylvatica</i>	0,12	-0,18*	0,06	0,07	0,04	-0,11	0,08	0,13	-0,38***	-0,21*	-0,03	0,08	0,06	0,28***
<i>Symphytum tuberosum</i>	-0,03	0,02	-0,04	-0,05	-0,04	0,04	0,23**	0,24**	-0,14	-0,20*	0,10	-0,09	0,00	-0,02

rastoch s vyšším vplyvom buka a súčasne vyššou hustotou (relatívne mladšie hospodárske bučiny) majú optimum jarné geofyty *Corydalis cava*, *Anemone ranunculoides* a *Isopyrum thalictroides*. Tieto porasty sa súčasne vyznačujú najhrubšou vrstvou opadu (*Ohrub*). V pravej polovici grafu sú zobrazené druhy s optimom v sekundárnych smrečinách, pričom väčšina z nich inklinuje k starším a redším porastom. Druhy ako *Stachys sylvatica*, *Salvia glutinosa*, *Cardamine impatiens* a *Sanicula europea* inklinujú k starým porastom, teda prevažne k porastom v pralesovitej rezervácii, v ktorých bola pravidelnou prímiesou na rozdiel od hospodárskych porastov aj jedľa. Z grafu môžeme vidieť ako faktor *ph A* smeruje opačným smerom ako vplyv smreka (*IP sm*), čo znamená nízke hodnoty pH opadu a pôdy v smrekových porastoch (medzi pH pôdy a opadom je úzka korelácia).

DISKUSIA

Vplyv druhu dominantnej dreviny na druhovú skladbu a diverzitu synúzie podrastu

Naše výsledky dokazujú zmenu druhového zloženia aj diverzity bylinnej synúzie vplyvom zámery pôvodných jedlovo-bukových porastov smrekom. Vplyv smreka sa prejavuje znížením ukazovateľov diverzity. Hoci sa takéto pokles všeobecne očakáva, BARBIER et al. (2008) prezentujú v širokom prehľade publikovaných štúdií pozitívne aj negatívne prípady vplyvu dominantných ihličnanov na diverzitu podrastu. V prípade smreka (na rozdiel od druhov rodov *Pinus* a *Larix*) prevažuje pokles druhovej bohatosti cievnatých rastlín v porovnaní s bučinami (napr. TEUSCHER 1985; EMMER et al. 1998; SKOV 1997), aj keď je podľa práce BARBIER et al. (2008) málo preukazný. Podobne sa javí málo preukazný nárast počtu druhov uvádzaný v ďalších prácach (EWALD 2000a).

Novšie štúdie zo Slovenska venované vplyvu sekundárnych smrečín na diverzitu podrastu doteraz nepotvrdili všeobecný trend poklesu druhovej bohatosti v smrečinách. Výsledky sa odlišujú podľa jednotlivých lokalít, podľa podložia a typov spoločenstiev. Vyššie počty druhov cievnatých rastlín v sekundárnych smrečinách oproti bučinám zistili MÁLIŠ et al. (2012) na karbonátoch Veľkej Fatry. Vo Veľkej Fatre však signifikantne klesla vyrovnanosť a rozdiel hodnôt indexu diverzity bol nevýznamný (podobne ako v karbonátoch severných alpách; EWALD 2000a). KANKA (2008) v Belianskych Tatrách zistil, že v kultúrnych smrečinách na mieste potenciálnych bučín asociácie *Dentario glandulosae-Fagetum* bolo v priemere takmer o 6 druhov menej ako v bukových porastoch. V sekundárnych smrečinách na stanovišti javorových bučín asociácie *Aceri-Fagetum* sa však druhová bohatosť v priemere zvýšila o 6 druhov.

Nárast druhovej bohatosti v niektorých typoch spoločenstiev na karbonátoch môže súvisieť s nižšou konkurenčnou schopnosťou smreka na relatívne plytkých a na živiny chudobnejších pôdach. Navyše, pôdy s vyšším pH majú vyššiu pufráciu schopnosť, a preto obmedzujú acidifikačný efekt pozorovaný pod smrečinami (MÁLIŠ et al. 2012). Druhy bučín sa preto môžu udržať aj v sekundárnych smrečinách, ktoré sú naopak ešte obohatené o niektoré acidofilné druhy a najmä machorasty. Na silikátových podkladoch môže preto byť efekt smreka na bylinnú synúziu výraznejší, čo sa prejavilo aj v našom prípade na minerálne stredne bohatých andezitoch. Na kryštaliniku vo Veporských vrchoch sa diverzita a počet druhov v porastoch s dominanciou buka a smreka (na širšej škále stanovišť) významne nelíši vďaka kompenzácii poklesu eutrofných druhov bučín nárastom oligotrofných (MÁLIŠ et al. 2010), pričom najvyššia diverzita je v zmiešaných porastoch s podielom smreka do 50%. V ochrannom pásme Dobročského pralesa (v tom istom pohorí) ale zistili UJHÁZY et al. (2013) nárast počtu druhov cievnatých rastlín v sekundárnych smrečinách (zhruba 90-ročných) v porovnaní s priemerom všetkých štádií pralesa (vrátane hustých a mladých dorastaní). Tento výsledok naznačuje význam porovnania adekvátnych vývojových štádií, resp. rovnako starých ale-

bo hustých porastov. Zatiaľ čo pri cievnatých rastlinách sú výsledky rôzne, nárast počtu druhov machorastov sa ako preukazný potvrdil v mnohých prípadoch (BARBIER et al. 2008; EWALD 2000a, 2010b). To zodpovedá aj našim výsledkom, hoci sme nerozlišovali ich druhy, len celkovú frekvenciu a pokryvnosť. Pokryvnosť machorastov narastá so zvyšujúcou sa pokryvnosťou smrekového opadu a vplyvom smreka, čo úzko súvisí s negatívnou koreláciou na rast pH opadu aj pôdy.

V našom prípade sa ukázal ako významný aj vplyv buka, ktorého podiel sa v sekundárnych porastoch zvýšil oproti pralesovitým porastom. Jeho vplyv na diverzitu podrastu sa javil ako neutrálny v prípade cievnatých rastlín a výrazne negatívny v prípade machorastov. V štúdiu z neďalekého Dobročského pralesa a jeho okolia so severných svahov na kryštaliniku sa naopak preukázal negatívny vplyv buka na druhovú bohatosť aj diverzitu podrastu (UJHÁZY et al. 2013). Negatívny vplyv konkurenčne silného buka na diverzitu podrastu sa prejavuje najmä v podmienkach jeho ekologického optima (HRIVNÁK et al. 2014). Neutrálny vzťah zistený v 5. vs na Poľane zrejme súvisí s tým, že buk je tu už mimo svojho optima (na rozdiel od smreka, ktorý tu práve dosahuje produkčné optimum; KORPEE 1991; KRÍŽOVÁ et al. 2010). Pokles diverzity v bylinnej etáži s rastom podielu buka potvrdili aj MÖLDER et al. 2008 v spoločenstvách podzväzu *Eu-Fagenion* a zväzu *Carpinion* v pahorkatine stredného Nemecka. GAZOL a IBÁÑEZ (2009) zase zistili nárast pokryvnosti bylinnej etáže s rastom diverzity stromov v prípade oceánických kyslomilných bukových a dubovo-bukových lesov. Z poľských flyšových Východných Karpát dokladá negatívny efekt abundancie buka (na rozdiel od jedle a javora horského) na diverzitu bylinnej etáže v kyslomilných a eutrofných spoločenstvách (asociácií *Luzulo nemorosae-Fagetum* a *Dentario glandulosae-Fagetum*) DURAK (2012). Rozdielne vzťahy medzi bukom, smrekom a diverzitou podrastu zistené v rôznych pohoriach zrejme súvisia s rozdielnymi kompetičnými schopnosťami drevín vzhľadom na rôzne podložia, rôzne vegetačné stupne a typy fytoceoz. Väčšina prác (EWALD 2000a; MÖLDER et al. 2008; DURAK 2012; MÁLIŠ et al. 2012; VERSTRAETEN et al. 2013), ktoré sa venovali vplyvu smreka alebo buka na diverzitu podrastu, spoločne hodnotila širšiu škálu spoločenstiev, resp. stanovišť danej oblasti. To je možno dôvodom, prečo v mnohých prípadoch neboli „v priemere“ zistené zmeny diverzity po zámene buka smrekom. SCHMIDT (2005) ale zdôrazňuje, že sa reakcie druhovej diverzity rôznych typov spoločenstiev na zmeny v dominancii buka odlišujú podľa rôznych typov spoločenstiev (na úrovni subasociácií a asociácií) a potvrdzujú to aj štúdie z nášho územia (KANKA 2008). Preto sme v našej štúdiu zakladali plochy v rovnakých stanovištných podmienkach v jednom type potenciálnej vegetácie a zrejme aj preto sa zistené zmeny ukázali ako signifikantné.

Vplyv ekologických faktorov na bylinnú synúziu súvisiacich s druhom dominantnej dreviny

Vzťah medzi dendrometrickými veličinami a podrastom sa najčastejšie rieši len na úrovni porastotvorných drevín a ich zmladenia (napr. BRANDEIS et al. 2001; AGESTAM et al. 2003; PITNER, SANIGA 2008; POURMAJIDIAN et al. 2012). Zdôrazňuje sa najmä vplyv zápoja, a tým pádom aj svetla na zmladenie a predpokladá sa, že podobne bude rozhodujúci pre ostatné rastliny, keďže svetlo je pre ne rozhodujúcim ekologickým faktorom. Zmena svetelných podmienok (zápoja) vplyvom jednotlivých druhov drevín je v lesníctve známa. BARBIER et al. (2008) potvrdzuje, že priepustnosť svetla korunami buka je nižšia ako u smreka, ako aj LÜCKE, SCHMIDT (1997) na základe ekoanalýzy. V našom prípade sa medzi podrastom týchto drevín prejavil len rozdiel v difúznom svetle. Napriek tomu sa nepreukázal významný vplyv zmien svetelných podmienok na variabilitu bylinnej synúzie a druhovej diverzity. Nárast svetla významne súvisel len s nárastom pokryvnosti machorastov. To je však dôsledkom vyšších hodnôt žiarenia v smrečinách súčasne s vyššou pokryvnosťou machorastov na ihličnatom opade. Pozitívne reagovali aj niektoré druhy bylinnej

synúzie. To neznamená, že by svetlo bolo nevýznamným faktorom pre druhy podrastu. Variabilita hodnôt ukazovateľov svetla a zápoja však bola vo viac-menej zapojených hospodárskych lesoch menšia v porovnaní s inými meranými charakteristikami. Znamená to, že pre byliny sú v daných typoch porastov významnejšie faktory súvisiace so štruktúrou a drevinovým zložením porastov. Ako premenné najvýraznejšie ovplyvňujúce variabilitu bylinnej synúzie sa ukazujú charakteristiky súvisiace s drevinovým zložením a denzitou porastu, čiže počet stromov hrubiny, potenciálny vplyv (IP) a suma hrúbok, čo korešponduje so zisteniami UJHÁZYHO et al. (2009, 2013). Druhová diverzita, počet druhov aj pokryvnosť druhov bylín pozitívne koreluje s vekom porastu. K maximálnemu rozvoju bylinného podrastu dochádza v starých porastoch rezervácie (okolo 180 rokov). Keďže rubná doba je v hospodárskych bučinách 100–120 rokov, v smrečinách 70–110 rokov (ŽIHĽAVNÍK 2008), bylinná synúzia nemá dostatok času na optimálny vývin. To zodpovedá realite v modelovom území, kde bol vek smrečín v priemere nižší. Nižší vek smrečín teda čiastočne vysvetľuje nižšiu druhovú diverzitu synúzie v smrečinách.

Najvýznamnejším mechanizmom pôsobenia smreka na podrast sa javí modifikácia opadu a povrchu pôdy – predovšetkým znižovaním pH (O aj A horizontu) a zhoršovaním kvality humusu vyjadrenej zvýšením pomeru C/N. Dokazuje to aj opačné smerovanie faktora pH a faktora *IP sm* pri CCA analýze (obr. 1) a zároveň negatívna korelácia *IP sm*, pH, C/N s charakteristikami diverzity (tab. 3). Že majú smrekové porasty vysoký acidifikačný potenciál v porovnaní s bukovými porastmi je všeobecne známe (napr. AUGUSTO et al. 2002). Vplyv smreka na pokles pH opadu a nárast C/N dokazuje aj EWALD (2000b) v O horizonte, zatiaľ čo v A horizonte je pokles nevýznamný, podobne ako ukazovatele druhovej diverzity. KOSTIĆ et al. (2012) zaznamenali navyše aj zvýšenie pomeru C/N vo všetkých horizontoch pôdy v 40-ročných výsadbách smreka na stanovišti bučín v Srbsku.

Vplyvom acidifikácie a zmeny humusu sa následne mení aj celkové druhové zloženie fytoocenóz, zvýšením zastúpenia acidofilných druhov (EWALD 2000b; ŠOMŠÁK 2003; MÁLIŠ et al. 2012; VERSTRAETEN et al. 2013) a naopak znížením účasti nitrofilných druhov (ŠIMURDOVÁ 2001; MÁLIŠ et al. 2010).

Reakcia bylinných druhov podrastu na dané ekologické faktory a vplyv drevín

Väčšina bylinných druhov reaguje na rastúci vplyv smreka negatívne, no niekoľko druhov nachádza v smrekových porastoch svoje optimum. U druhov *Moehringia trinervia*, *Veronica officinalis*, *Oxalis acetosella*, *Senecio ovatus*, *Rubus idaeus* a *Dryopteris carthusiana* agg. potvrdzuje pozitívnu afinitu k sekundárnym smrečinám aj UJHÁZY et al. (2010), s výnimkou prvého druhu MÁLIŠ et al. (2010, 2012) a s výnimkou prvých dvoch druhov CHYTRÝ et al. (2002). EWALD (2000b) hodnotí ako negatívne reagujúce na rastúci podiel smreka v poraste druhy *Sanicula europaea*, *Cicerbita alpina*, *Fragaria vesca* a pozitívne reagujúci len druh *Oxalis acetosella* na karbonátoch severných Álp. Tieto interakcie sa v našom prípade nepotvrdili, čo môže súvisieť s odlišným typom podložia (andezity). *Oxalis acetosella* bol jedným z najčastejších druhov v celom území, hoci aj v našom prípade dosahoval v smrečinách v priemere o niečo vyššiu frekvenciu.

Vďaka druhom *Senecio ovatus*, *Rubus idaeus* a *Dryopteris carthusiana* agg. nadobúdajú smrečiny v staršom veku vysokobylinný vzhľad, ktorý má byť práve typický pre 5. a 6. vs v rade B (RANDUŠKA et al. 1986; KRIŽOVÁ, NIČ 2002; KRIŽOVÁ et al. 2010). Tento charakter sekundárnym smrečín spolu so zvýšenou pokryvnosťou druhu *Oxalis acetosella* budí dojem relatívne vyššieho vegetačného stupňa oproti čisto bukovým porastom, kde naopak rastie podiel nízkych bylín, a to najmä v jarnom aspekte.

Podobne ako smrek, aj buk je drevina so silným kompetičným vplyvom, negatívne pôsobiaci aj na bylinnú synúziu, ktorý však dokáže eliminovať rôznymi adaptačnými mechanizmami vo svoj prospech jarné

geofyty (SLAVIKOVÁ 1986; MÖLDER et al. 2008; UJHÁZY et al. 2010). V našom prípade sme zaznamenali výskyt jarných geofytov (*Corydalis cava*, *Anemone ranunculoides* a *Isopyrum thalictroides* a *Dentaria bulbifera*) predovšetkým v mladých bukových porastoch s vysokou denzitou. Pozitívna reakcia na rastúci vplyv buka bola zaznamenaná aj u niektorých typických bučinových druhov (*sensu* KRIŽOVÁ, NIČ 2002), ako sú *Galeobdolon montanum*, *Dentaria bulbifera* a *Galium odoratum*. Pozitívny efekt vplyvu buka na frekvenciu druhu *Dentaria bulbifera* opisuje aj UJHÁZY et al. (2009), ktorí zistili, že frekvencia tohto druhu v Dobročskom pralesi rástla s objemom hrubiny bez ohľadu na vývojové štádium. UNAR (2013) zase potvrdzuje reakciu tohto druhu na zápoj vrstvy 4 (*sensu* Zlatník). Pri ďalších „bučinových“ druhoch (*Viola reichenbachiana*, *Asarum europaeum*, *Sanicula europaea*, *Cardamine impatiens*) sa však pozitívna väzba na buk nepotvrdila. Druh *Viola reichenbachiana* mal naopak optimum v sekundárnym smrečinách ochranného pásma Dobročského pralesa (UJHÁZY et al. 2013). Jeho frekvencia však rastie v starých porastoch, čo korešponduje s výsledkami prác ONDRUŠ (2010) a UJHÁZY et al. (2010), v ktorých je *Viola reichenbachiana* charakterizovaná ako indikátor štádia optima.

ZÁVER

Výsledky prezentované v práci poukazujú na skutočnosť, že antropogénne podmienené zmeny v drevinovom zložení, priestorovej a vekovej štruktúre lesných porastov sa prejavujú aj v zmene bylinnej synúzie. V podmienkach hospodárskych lesov 5. vs na andezitovom podloží mení smrek druhovú diverzitu, frekvenciu aj pokryvnosť druhov podrastu výraznejšie ako buk. Smrek významne vplyva na zloženie bylinnej synúzie a znižuje frekvencie väčšiny druhov. Vplyvom zámény drevín sa menia predovšetkým vlastnosti opadu a následne dochádza na miestach s vysadeným smrekom k zakysľovaniu pôdy a zhoršovaniu kvality humusu. V dôsledku toho pozorujeme nárast niekoľkých taxónov charakteristických pre kyslomilné bukové a smrekové lesy. Naopak v sekundárnym bučinách s maximálnym vplyvom buka, ale väčším množstvom svetla na začiatku vegetačného obdobia majú optimum jarné geofyty. V najstarších pralesovitých porastoch rezervácie, kde nedochádza k odoberaniu denromasy, sa sústreďujú druhy náročné na obsah živín a vyššie hodnoty pH. Druhové zloženie tu modifikuje okrem porastovej štruktúry aj vplyv jedle, na ktorú tiež pozitívne reaguje niekoľko druhov.

Na zmeny v bylinnej synúzii má významný vplyv porastová štruktúra a vek bez ohľadu na druh dreviny. Diverzita, počet a frekvencia druhov bylín (aj juvenilných drevín) klesá s nárastom hustoty porastu a naopak rastie s vekom. Vplyv veku porastu (negatívne korelujúceho s hustotou) je dokonca silnejší v porovnaní s vplyvom zámény drevín. Nižšia diverzita v smrečinách preto do určitej miery súvisí s kratšou rubnou dobou (v prípade Poľany až o 30 rokov). V rôznovekých a štruktúrne zložitých porastoch pralesa sa rozdiely v diverzite medzi jednotlivými plochami až natoľko neprejavili, čo ukazuje na dlhodobú ustálenosť fytoocenóz v dynamickej maloplošnej mozaike s dostatkom svetla a priaznivým cyklom živín.

Na záver treba dodať, že výsledky sú platné pre prvú generáciu smreka na relatívne priaznivom andezitovom podloží. V prípade opakovaného pestovania smreka na týchto stanovištiach alebo na chudobnejších substrátoch sa negatívne efekty výsadby tejto dreviny na druhovú diverzitu podrastu pravdepodobne prejavujú oveľa výraznejšie.

Podakovanie:

Táto publikácia vznikla vďaka podpore v rámci operačného programu Výskum a vývoj pre projekt: Dobudovanie centra excelentnosti: Adaptívne lesné ekosystémy, ITMS: 26220120049, spolufinancovaný zo zdrojov Európskeho fondu regionálneho rozvoja. Výskum bol financovaný aj z prostriedkov grantovej agentúry VEGA 1/1190/12, 1/0831/09 a 1/0362/13.

LITERATÚRA

- AGESTAM E., EKÖ P.M., NILSSON U., WELANDER N.T. 2003. The effects of shelterwood density and site preparation on natural regeneration of *Fagus sylvatica* in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 176: 61–73.
- AUGUSTO L., RANGER J., BINKLEY D., ROTHE A. 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59: 233–235.
- BARBIER S., GOSSELIN F., BALANDIER P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254 (1): 1–15.
- BRANDEIS T.J., NEWTON M., COLE E. 2001. A comparison of overstory density measures for describing understory conifer growth. *Forest Ecology and Management*, 152: 149–157.
- DURAK T. 2012. Changes in diversity of the mountain beech forest herb layer as a function of the forest management method. *Forest Ecology and Management*, 276: 154–164.
- EMMER I.M., FANTA J., KOBUS A.T., KOOIJMAN A., SEVINK J. 1998. Reversing borealization as a means to restore biodiversity in Central-European mountain forests – an example from the Krkonoše mountains, Czech Republic. *Biodiversity Conservation*, 7: 229–247.
- EWALD J. 2000a. The influence of coniferous canopies on understory vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Applied Vegetation Science*, 3: 123–134.
- EWALD J. 2000b. The partial influence of Norway spruce stands on understory vegetation in montane forests of the Bavarian Alps. *Mountain Research and Development*, 20 (4): 364–371.
- FRAZER G.W., CANHAM C.D., LERTZMAN K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users' manual and program documentation. Burnaby, Simon Fraser University: 36 s.
- GAZOL A., IBÁÑEZ R. 2009. Different response to environmental factors and spatial variables of two attributes (cover and diversity) of the understory layers. *Forest Ecology and Management*, 258: 1267–1274.
- GLONČÁK P. 2009. Dynamika prízemnej vegetácie prírodných horských smrečín. Dizertačná práca. Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene: 93 s.
- HRIVNÁK R., GÖMÖRY D., SLEZÁK M., UJHÁZY K., HÉDL R., JARČUŠKA B., UJHÁZOVÁ M. 2014. Species richness pattern along altitudinal gradient in Central European beech forests. *Folia Geobotanica*, 49: 425–441.
- CHYTRÝ M., EXNER A., HRIVNÁK R., UJHÁZY K., VALACHOVIČ M., WILLNER W. 2002. Context-dependence of diagnostic species: A case study of the central European spruce forests. *Folia Geobotanica*, 37: 403–417.
- JANIŠOVÁ M., HRIVNÁK R., GÖMÖRY D., UJHÁZY K., VALACHOVIČ M., GÖMÖRYOVÁ E., HEGEDŮŠOVÁ K., ŠKODOVÁ I. 2007. Changes in understory vegetation after Norway spruce colonization of an abandoned grassland. *Annales Botanici Fennici*, 44: 256–266.
- JUVAN N., KOŠIR P., MARINŠEK A., PAUŠIČ A., ČARNI A. 2013. Differentiation of the *Piceetalia* and *Athyrio-Piceetalia* forests in Slovenia. *Tuexenia*, 33: 25–48.
- KANKA R. 2008. *Lesy Belianskych Tatier*. Bratislava, Veda: 250 s.
- KORPEE Š. 1991. *Pestovanie lesa*. Bratislava, Príroda: 472 s.
- KOŠTIĆ O., MITROVIĆ M., JARIĆ S., DJURDJEVIĆ L., GAJIĆ G., PAVLOVIĆ M., PAVLOVIĆ P. 2012. The effects of forty years of spruce cultivation in a zone of beech forest on Mt. Maljen (Serbia). *Archives of Biological Sciences*, 64: 1181–1196.
- KRIŽOVÁ E., NIČ J. 2002. *Fytocenológia a lesnícka typológia. Návod na cvičenia*. Zvolen, Vydavateľstvo TU vo Zvolene: 116 s.
- KRIŽOVÁ E., UJHÁZY K., ČAJA R. 2007. Zmeny fytoocenóz dealpínskych bučín v dôsledku zmien drevinového zloženia. In: Neuhoferová, P. (ed.): *Problematika lesníckej typologie IX. Typologické hodnotení antropogénne ovplyvnených lokalít*. Kostelec nad Černými lesy, 24.–25. ledna 2007. Brno, MZLU; Praha, ČZU: 89–99.
- KRIŽOVÁ E., UJHÁZY K., NIČ J. 2010. *Fytocenológia a lesnícka typológia*. Zvolen, Vydavateľstvo TU vo Zvolene: 191 s.
- KUULUVAINEN T., PUKKALA T. 1989. Effect of Scot pine seed trees on the density of ground vegetation and tree seedlings. *Silva Fennica*, 23: 159–167.
- LÜCKE K., SCHMIDT W. 1997. *Vegetation und Standortsverhältnisse in Buchen-Fichten-Mischbeständen des Sollings*. Forstarchiv, 68: 135–143.
- MÁLIŠ F., VLADOVIČ J., ČABOUN V., VODÁLOVÁ A. 2010. The influence of *Picea abies* on herb vegetation in forest plant communities of the Veporské vrchy Mts. *Journal of Forest Science*, 56 (2): 58–67.
- MÁLIŠ F., VODÁLOVÁ A. 2010. Hodnotenie vegetácie. In: Pavlenda, P. et al. 2010: *Monitoring lesov Slovenska. Správa za ČMS Lesy a projekt FutMon za rok 2009*. Zvolen, NLC–LVÚ: 140–151.
- MÁLIŠ F., UJHÁZY K., VODÁLOVÁ A., BARKA I., ČABOUN V., SITKOVÁ Z. 2012. The impact of Norway spruce planting on herb vegetation in the mountain beech forests on two bedrock types. *European Journal of Forest Research*, 131 (5): 1551–1569.
- MARHOLD K., HINDÁK F. (eds.) 1998. *Zoznam nižších a vyšších rastlín Slovenska*. Bratislava, Veda: 687 s.
- MARTINÁK M., MARTINÁKOVÁ M., UJHÁZY K. 2012. Zmeny lesných fytoocenóz v hospodárskych lesoch 5. vegetačného stupňa na andezitovom podloží. *Acta Facultatis Forestalis*, 54 (2): 153–166.
- MICHÁLKO J. et al. 1986. *Geobotanická mapa ČSSR, Slovenská socialistická republika*. Bratislava, Veda: 163 s.
- MORAVEC J. et al. 1994. *Fytocenologie*. Praha, Academia: 403 s.
- MÖLDER A., BERNHARDT-RÖMERMANN M., SCHMIDT W. 2008. Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management*, 256: 272–281.
- NIČ J., TÓBIS Š. 2011. Effect of the first generation of spruce on ground vegetation. *Beskydy*, 4 (2): 119–126.
- ONDRUŠ M. 2010. *Dynamika fytoocenóz bukových a jedľovo-bukových prírodných lesov*. Dizertačná práca. Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene: 120 s.
- PIELOU E.C. 1975. *Ecological diversity*. New York, John Wiley and Sons: 165 s.
- PITTNER J., SANIGA M. 2008. A change in structural diversity and regeneration processes of the spruce virgin forest in Nefcerka NNR (TANAP) in relation to altitude. *Journal of Forest Science*, 54 (12): 545–553.
- POURMAJIDIAN M.R., JALILVAND H., FALLAH A., HOSSEINI S.A., PARSAKHOO A., VOSOUGHIAN A., RAHMANI A. 2012. Effect of shelterwood cutting method on forest regeneration and stand structure in a Hyrcanian forest ecosystem. *Journal of Forestry Research*, 21 (3): 265–272.
- RANUŠKA D., VOREL J., PLÍVA K. 1986. *Fytocenológia a lesnícka typológia*. Bratislava, Príroda: 339 s.
- SAETRE P. 1999. Spatial patterns of ground vegetation, soil microbial biomass and activity in a mixed spruce–birch stand. *Ecography*, 22: 183–192.

- SHANNON C.E., WEAVER W. 1963. The mathematical theory of communication. Urbana, University of Illinois Press: 132 s.
- SCHMIDT W. 2005. Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. *Forest Snow and Landscape Research*, 79: 111–125.
- SKOV F. 1997. Stand and neighbourhood parameters as determinants of plant species richness in a managed forest. *Journal of Vegetation Science*, 8: 573–578.
- SLAVÍKOVÁ J. 1986. *Ekologie rostlin*. Praha, SPN: 366 s.
- ŠÁLY R. 2000. Pôdy Chránenej krajiny oblasti – biosférickej rezervácie Poľana. Bratislava, VÚPOP: 44 s.
- ŠIMURDOVÁ B. 2001. Sekundárne smrekové lesy v povodí Hnilca. *Bulletin Slovenskej botanickej spoločnosti*, 23: 141–147.
- ŠOMŠÁK L. 2003. Effect of secondary spruce forests on phytoenvironment in the Slovenské Rudohorie Mountains. *Folia Oecologica*, 30 (2): 41–59.
- TER BRAAK C.J.F., ŠMILAUER P. 2002. CANOCO. Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide. Software for canonical community ordination (version 4.5). Wageningen, Biometris: 500 s.
- TEUSCHER F. 1985. Fichtenforste im Mittelland. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 136: 755–761.
- TICHÝ L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 13: 451–453.
- UJHÁZY K., KRIŽOVÁ E., MURÍN M., ONDRUŠ M. 2009. Krátkodobé zmeny vegetácie jedľových bučín Dobročského pralesa. *Zprávy České botanické společnosti*, 44 (24): 59–77.
- UJHÁZY K., GLONČÁK P., KRIŽOVÁ E., BENČAŤOVÁ B., ČAŇOVÁ I., GALLAY I., GÖMÖRYOVÁ E., CHOVANCOVÁ G., NIČ J. 2010. Vplyv porastu na bylennú zložku a stanovište. In: Pirchala M. et al. (eds.): *Lesnícka typológia a zisťovanie stavu lesa*. Zborník príspevkov a prezentácií. Zvolen, NLC: 4–7. [CD ROM].
- UJHÁZY K., KRIŽOVÁ E., GLONČÁK P., BENČAŤOVÁ B., NIČ J. 2013. Tree species and management effect on herb layer species composition in mountain fir-beech forests of the Western Carpathians. In: Kozak, J. et al. (eds.): *The Carpathians: Integrating nature and society towards sustainability*. Berlin, Springer: 239–255.
- UNAR P. 2013. Role dřevinného patra ve vývoji bylenného podrostu přirozených temperátních lesů v České republice. *Dizertační práce*. Brno, MENDELU: 88 s.
- VAN REEUWIJK L.P. (ed.) 2002. *Procedures for soil analysis*. Wageningen, International Soil Reference and Information Centre: [120 s.] Technical Paper 9.
- VERSTRAETEN G., BAETEN L., FRENNE P. DE, VANHELLEMONT M., THOMAS A., BOONENW., MUYS B., VERHEYEN K. 2013. Understorey vegetation shifts following the conversion of temperate deciduous forest to spruce plantation. *Forest Ecology and Management*, 289: 363–370.
- VLADOVIČ J. 2003. Oblastné východiská a princípy hodnotenia drevinového zloženia a ekologickej stability lesov Slovenska. Bratislava, *Príroda*: 160 s.
- ZHU J., MAO Z., HU L., ZHANG J. 2007. Plant diversity of secondary forests in response to anthropogenic disturbance levels in montane regions of northeastern China. *Journal of Forest Research*, 12 (6): 403–416.
- ZLATNÍK A. 1959. *Přehled slovenských lesů podle skupin lesních typů*. Brno, LF VŠZ: 195 s.
- ZLATNÍK A. 1978. *Lesnícká fytoecologie*. Praha, SZN: 495 s.
- ŽIHLAVNÍK A. 2008. *Hospodárska úprava lesov*. Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene: 388 s.

RESPONSE OF HERB LAYER OF FIR-BEECH FORESTS TO TREE SPECIES COMPOSITION AND STAND STRUCTURE CHANGE

SUMMARY

Fir-beech forests were widespread as natural climax vegetation in the Central European mountain ranges. Especially in the 19th and 20th century, they were frequently replaced by spruce plantations. As a consequence, secondary Norway spruce forests along with the mixtures with European beech prevail in some regions recently. Moreover, the process of natural fir-beech forest replacement by the secondary plantations is still in progress in the region, despite the broadly accepted knowledge of its negative consequences on stand and ecological stability. Its negative impact on species diversity is largely expected as well. However, it was not exactly quantified and mechanisms of dominant tree influence on the understorey were not completely revealed yet, with the exception of topsoil acidification effect.

The aim of the study is to determine the changes of the herb layer composition and diversity in the managed forests with altered tree species composition (beech or spruce monodominant stands), in comparison to the original natural unmanaged fir-beech stands. Volcanic Poľana mountain range in the Central Slovakian Western Carpathians was selected as a model area. The combination of geostratification (to guarantee comparable habitat conditions in the 5th altitudinal vegetation zone in altitudes ranging from 950 to 1260 m and mesotrophic edaphic-trophic series on well developed, well-drained soils) and a random selection design was applied in the southern part of the mountain range. Subsequently, 153 (each of 2.25 m²) research plots were established in three stand types: secondary managed spruce (*Picea abies*, 1st generation; age 40–108 yrs; with limited admixture of *Fagus sylvatica* and/or *Acer pseudoplatanus*) and beech stands (*Fagus sylvatica* frequently with *Acer pseudoplatanus* admixture; 43–140 years old) and a natural unevenaged fir-beech forests (*Fagus sylvatica*, *Abies alba* with the admixture of *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Picea abies*). Frequency of vascular plant species in herb layer was recorded on 9 subplots of 2.25 m² squares. From the squares, hemispherical photographs and soil samples were taken. Dendrometric variables were calculated using data from the circular plots (314 m²) around the squares in the centre, including analysis of wood core sample extracted from the biggest tree of the plot.

Using CCA ordination analyses and Monte Carlo permutation test (in the Canoco program) environmental variables significantly affecting herb-layer variability were identified (Tab. 2, Fig. 1), including variables representing tree layer properties (tree species, IP factor, tree density, age) as well as topsoil and litter characteristics. Values of the understorey diversity indices (Tab. 4) and pH of topsoil (and litter layer) significantly decrease with the increased spruce influence (IP factor) and spruce-tree density, respectively. Also species composition is changing under spruce-dominated stands, where acidophilic and oligotrophic species (increasing frequency of *Veronica officinalis*, *Dryopteris carthusiana* agg. and mosses). Changes in light conditions caused by specific crown-forms and canopy closure of spruce (larger amount of diffuse radiation and lower canopy openness comparing to beech) were not significant for the herb layer variability in general, but particular species show distinct relationship to light availability variables (according to Spearman's rank correlations; Tab. 5). On the other hand, stand age (with opposite effect as stand density – Fig. 1) was found as a key factor for understorey vegetation variability, diversity and vascular-species frequency. All vascular-plant diversity indices significantly correlate with stand age (both in the beech and spruce stands; Tab. 4). Increasing beech proportion in the secondary managed stands is also significant and it leads to increased frequencies of early-spring geophytes due to higher light availability in the very beginning of growing season (*Corydalis solida*, *Isopyrum thalictroides*, *Anemone ranunculoides*, *Dentaria bulbifera*). Due to better topsoil and litter quality, also another eutrophic species occur more frequently (*Geranium robertianum*, *Mercurialis perennis*). Several species showing positive affinity to fir influence (*Veronica montanam*, *Prenanthes purpurea*, *Sanicula europaea*, *Dryopteris filix-mas*) can be considered as species indicating natural stands.

In conclusion, decrease of vascular-species diversity and changes in species composition were proved as a consequence of anthropogenic tree-species changes. Tree influence is realised by environment alteration, especially by litter and topsoil modification. However, the most important factor seems to be stand age, which is lower in spruce plantations (due to shorter rotation period) in average. Observed shifts in floristic composition of understorey vegetation induced by management interventions (changes in stand structure and tree-species composition) may lead to improper site classification which can result into incorrect application of forest management models. Finally, the changes will be probably amplified in the next generations of spruce plantations or beech stand rotations.