

## PRED A POSTDISTURBANČNÝ VÝVOJ SMREKOVÉHO PRÍRODNÉHO LESA V ZÁPADNÝCH TATRÁCH

### PRE- AND POST-DISTURBANCE DEVELOPMENT OF HIGH MOUNTAIN SPRUCE FORESTS IN THE WESTERN TATRAS

JÁN PITTNER - DENISA SEDMÁKOVÁ - ZUZANA PAROBKOVÁ ✉ - PETER JALOVIAR - STANISLAV KUCBEL - JAROSLAV VENCURIK- MILAN SANIGA

Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta, T.G. Masaryka 24, 960 01 Zvolen, Slovak Republic

✉ e-mail: parobekova@tuzvo.sk

#### ABSTRACT

The research deals with the description of basic characteristics of stand structure and regeneration processes according to affecting factors. Characteristics are described before and after large-scale bark beetle outbreak in the high mountain spruce forest of the National Nature Reserve (NNR) Kotlov žlab. In 1968, a series of three permanent research plots (PRP) with the size of 0.50 ha was established at an altitude of 1400–1500 m. Measurements of the stand structure and regeneration processes were carried out in 1968, 1978, 1988, 1998 and 2019. Before the large-scale disturbance, the high mountain spruce forest was little differentiated and was dominated by single tree layer with stagnant regeneration. The development in PRP 3, which had initially the lowest number of trees, the highest variability of tree diameters and was located at the lowest altitude, responded best to the effect of disturbance. However, taking into account the forest development after disturbance, we can state that in 2019 there was a sufficient amount of advanced spruce regeneration in all PRPs, which will ensure that development does not take place through early successional stages. In the initial stage of the forest development, rowan could be expected to fill openings among remaining spruce trees.

For more information see Summary at the end of the article.

**Kľúčové slová:** štruktúra porastu; regeneračné procesy; sukcesia; jarabina vtáčia

**Key words:** stand structure; regeneration dynamics; succession; rowan

#### ÚVOD

Disturbančné procesy sú kľúčovým faktorom, ktorý ovplyvňuje štruktúru a vývoj lesných ekosystémov (OLIVER, LARSON 1996). Skúmanie a pochopenie rastových a vývojových procesov prebiehajúcich pri disturbančnom pôsobení má podstatný vplyv pre odvodnenie zásad a princípov trvalo udržateľného obhospodarovania lesných ekosystémov (ATTIWILL 1994). Najčastejšie sa vyskytujúcimi disturbanciami vo vysokororských smrekových ekosystémoch sú vetrové a podkôrníkové kalamity (SEIDL et al. 2011; ZEPPENFELD et al. 2015; HOLEKSA et al. 2017). Ako potvrdili dendrochronologické analýzy, rizikom rozpadu smrekových prírodných lesov na Slovensku je skutočnosť, že v minulosti boli tieto lesné ekosystémy veľkoplošne atakované vetrom s následným vytvorením reálnych rovnovekých štruktúr. V súčasnom období sa prevažná časť smrekových prírodných lesov Slovenska nachádza v štádiu optima (JANDA et al. 2017). Takáto textúra vysoko-

horských smrekových ekosystémov, pri významnom vplyve emisí (SANIGA, KMEŤ 1994), má pri súčasnej klimatickej zmene za následok ich fyziologické oslabenie, ktoré je spojené so silným atakom lykožrúta smrekového (*Ips typographus* L.). Zmenená ekologická situácia sa prejavuje rastom teploty, nerovnomerným rozložením a deficitom zrážok vo vegetačnom období (VENCURIK et al. 2017), ale aj zvýšenou frekvenciou víchric a následnou abundanciou lykožrúta smrekového (ŠKVARENINA et al. 2018). Tieto faktory spôsobili za posledných 30 rokov veľkoplošný rozpad smrekových prírodných lesov na území Slovenska, hlavne v orografických celkoch Pilsko, Babia hora a Vysoké Tatry (SANIGA 2002; VORČÁK et al. 2006; GRODZKI et al. 2010), ako aj v celej strednej Európe (BAUER et al. 2008; SVOBODA et al. 2012; JANDA et al. 2017).

Vývoj lesných ekosystémov po veľkoplošných disturbanciách prebieha prevažne cez ontogenetický vývoj s iniciálnou fázou prípravné-

ho lesa, ktorý je tvorený pionierskymi drevinami (initial succession stages) (e.g. FISCHER, FISCHER 2012; KORPEL 1995a) a je výrazne ovplyvňovaný viacerými faktormi, ako sú napr. stanovištné pomery (pôda, klíma) alebo prítomnosť semenného zdroja (REIF, SAYER 1993). Výskum na kalamitných plochách v strednej Európe potvrdil, že na živinovo bohatých stanovištiach prevláda v sukcesii pomocou pionierskych drevín jaseň štíhly (*Fraxinus excelsior* L.) a vrbka rakyta (*Salix caprea* L.) a na priemerne zásobených ku vrbke rakyte pristupuje breza plstnatá (*Betula pendula* Roth). Na živinovo slabo zásobených stanovištiach je to jarabina vtáčia (*Sorbus aucuparia* L.) (REIF, SAYER 1994), ktorá prevláda aj v sukcesii európskych subalpínskych lesov (ŻYWIĘC et al. 2013). Naopak, pri priaznivých podmienkach ako je napríklad prítomnosť pokročilej prirodzenej obnovy (advance regeneration) alebo bohatej semennej úrody klimaxových drevín (late succession species), nemusí sukcesia prebiehať pomocou prípravného lesa, ale môže si zachovať druhové zloženie porastu zo stavu pred disturbanciou, a to aj po veľkoplošných disturbanciách (ROMME et al. 2011; KRAMER et al. 2014; WILD et al. 2014).

Zmena dynamiky disturbančných procesov a klimatických podmienok má vplyv na vývojové procesy a rastové zákonitosti, ktoré prebiehajú v lesných ekosystémoch. Preto je dôležité skúmať ich vplyv na štruktúru porastu a regeneračné procesy (HILL et al. 2017). Kľúčová otázka sa sústreďuje na schopnosť obnovy štruktúry a drevinového zloženia lesných ekosystémov do stavu pred disturbanciou (ZEPPENFELD et al. 2015). V tejto štúdiu analyzujeme dynamiku zmeny štruktúry porastu a regeneračných procesov vysokohorského smrekového lesa v obdobiach pred a po veľkoplošnej disturbancii, ktorá je spôsobená podkôrníkovou kalamitou. Cieľom práce je popísať základné charakteristiky zmeny štruktúry a regeneračných procesov vysokohorského smrekového prírodného lesa NPR Kotlov žľab za obdobie 50 rokov a analyzovať faktory, ktoré ovplyvňujú jeho vývoj (nadmorská výška, vývojové štádium, intenzita disturbancie). Vyhodnotením databázových súborov je riešená aj otázka postdisturbančného vývoja smrekového prírodného lesa, t.z. či vývoj smrekového lesného ekosystému bude prebiehať v malom vývojovom cykle, t.z. cez klimaxovú drevinu smrek, alebo nastúpi ontogenetický vývoj lesa cez fázu prípravného lesa.

## MATERIÁL A METODIKA

### Lokalita

V Západných Tatrách v oblasti Roháčov v závere Látanej doliny sa zachovali zvyšky smrekového prírodného lesa, v ktorých bola v roku 1926 vyhlásená národná prírodná rezervácia (NPR) Kotlov žľab (49°14'13"S 19°45'12"E) s výmerou 46,9 ha. V roku 1984 bola rozšírená na terajších 70,77 ha. Nachádza sa vo výškovom rozpätí 1230–1572 m n. m. s prevažne juhozápadnou, čiastočne západnou a juhovýchodnou expozíciou so sklonom 20–30° (KORPEL 1995b). Priemerná ročná teplota je 1,0–2,7 °C, priemerný ročný úhrn zrážok 800–1200 mm (HARRIS et al. 2014; WMO 2020). Geologické podložie tvoria horniny kryštalínika väčšinou permské kremence a pegmatitová a aplitická žula. Pôdnym typom na prevažnej časti rezervácie je humusový podzol. Pôda je piesočnato hlinitá, plytká až stredne hlboká, stredne až silne kyslá, chudobná na prístupné živiny, profil je kamenitý (KORPEL 1995b). V plošne najrozsiahljšom smrekovom, 7. lesnom vegetačnom stupni (Ivs) sa vyskytujú skupiny lesných typov (slt): *Sorbeto-Piceetum*, *Acereto-Piceetum* a v dolnej časti rezervácie *Fagetum abietino-piceosum*. Kosodrevinový, 8. Ivs, ktorý tvoria slt *Mughetum* a *Ribeto-Mughetum*, sa nachádza v nadmorskej výške nad 1530 m. Rezerváciu tvoria rovnorodé, pôvodné smrekové lesné ekosystémy s prímiesou jarabiny vtáčej, ktoré od roku 1992 významne ovplyvňuje podkôrníková kalamita (SANIGA 2002).

### Zber a analýza dát

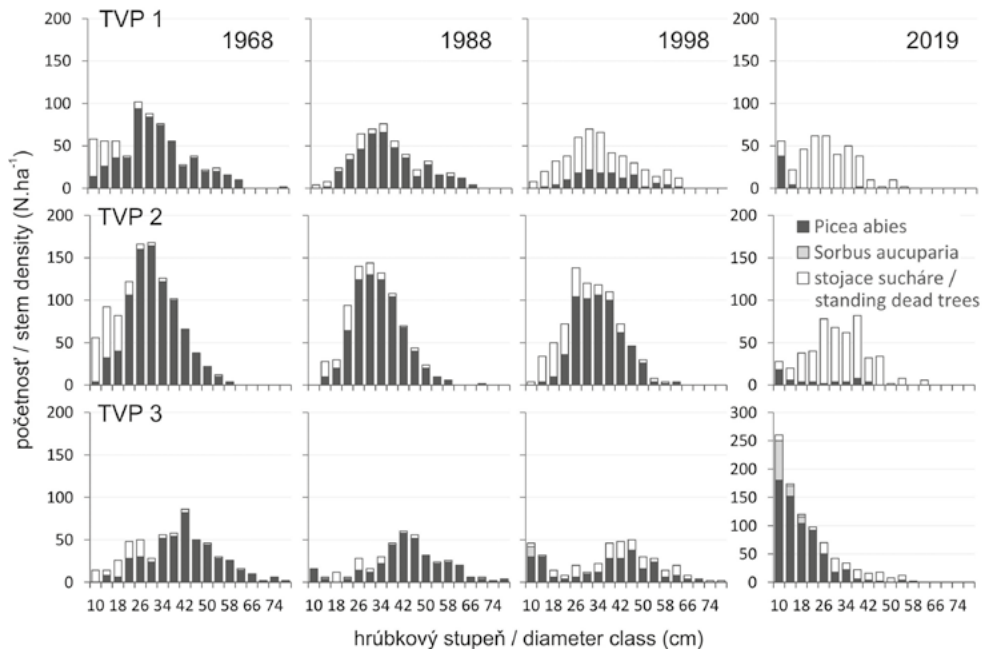
V roku 1968 bola v národnej prírodnej rezervácii, v slt. *Sorbeto-Piceetum*, založená séria 3 trvalých výskumných plôch (TVP) s výmerou 0,50 ha v rôznych nadmorských výškach a vývojových štádiách prírodného lesa. TVP 1 – pokročilá fáza štádia dorastania, nadmorská výška 1520 m; TVP 2 – pokročilá fáza štádia optima, nadmorská výška 1480 m a TVP 3 – počiatočná fáza štádia rozpadu, nadmorská výška 1380 m. Merania na výskumných plochách sa uskutočnili v rokoch 1968, 1978, 1988, 1998 a 2019. Na TVP sa evidovali jedince s hrúbkou  $d_{1,3}$  väčšou ako 2 cm. Pri meraní sa na všetkých jedincoch určoval druh dreviny, hrúbka  $d_{1,3}$  a status (živý, odumretý). Za účelom zostrojenia výškovej krivky a analýzy regeneračných procesov sa na každej TVP vyznačil transekt s rozmermi 10 × 70 m (0,07 ha) umiestnený uprostred plochy s dlhšou stranou po spádnici. Na ploche transektu sa na všetkých jedincoch zmerala výška a výška nasadenia koruny a evidovala sa obnova jednotlivých druhov drevín v 5 výškových kategóriách (do 20 cm, 21–50, 51–80, 81–130 a nad 131 cm do  $d_{1,3} = 2$  cm).

Objem hrubiny jednotlivých stromov sa počítal pomocou vzorcov PE-TRÁŠ, PAJTIK (1991), v ktorých sa použili výšky stromov vyrovnané pomocou Prodanovej funkcie. Pre charakteristiku štruktúry porastov na jednotlivých TVP boli okrem kvantifikácie základných dendrometrických veličín využité aj dva štruktúrne indexy – index porastovej denzity (REINEKE 1933) a koeficient homogenity (CAMINO 1976). Index porastovej denzity (SDI) je všeobecne použiteľnou mierou hustoty porastu, vychádzajúcou z hektárového počtu jedincov a strednej hrúbky. Hodnota indexu udáva početnosť jedincov na hektár, ktorú by daný porast dosahoval pri strednej hrúbke 25 cm. Koeficient homogenity (H) vyjadruje vzťah medzi početnosťou jedincov a ich zásobou v hrúbkových stupňoch a využíva sa na určenie stupňa štruktúrnej homogenity porastu (CAMINO 1976; BACHOFEN, ZINGG 2001, 2005).

## VÝSLEDKY

### Štruktúra prírodného lesa

Drevinové zloženie prírodného lesa je na všetkých výskumných plochách tvorené smrekom so sporadickým výskytom jarabiny vtáčej v nižších hrúbkových stupňoch na TVP 3 (obr.1). Na uvedenej TVP mala jarabina v roku 1998 zastúpenie 5,2 % z početnosti a 0,1 % zo zásoby. V roku 2019 bol zaznamenaný jej nárast v počte na 13,9 %, resp. na 3,1 % v objeme hrubiny. Zvýšenie jej zastúpenia súvisí s rozpadom zápoja porastu za posledných 20 rokov, kedy náhle odclonená plocha po odumretých smrekoch bola pohotovo vyplnená touto drevinou. Túto skutočnosť potvrdzujú poznatky o regeneračných procesoch na tejto TVP (obr. 2). Zmena hrúbkovej štruktúry v závislosti od vývojového štádia pralesa mala v prvých dvoch dekádach merania typický tvar pre príslušné štádiá (obr. 1). Významný nástup podkôrnika smrekového v 90. rokoch minulého storočia, ako synergický dôsledok otepľovania a fyziologického oslabenia, spôsobeného vplyvom zmenšovania zrážkového úhrnu (obr. 3) a pôsobením dlhotrvajúceho imisného tlaku, sa prejavil na TVP 1, ktorá sa nachádza v najvyššej nadmorskej výške a na začiatku výskumu sa nachádzala v štádiu dorastania. V roku 1998 na ploche prevládali odumreté stromy s malým počtom živých stromov nerovnomerne rozdelených po hrúbkových stupňoch. V poslednom roku merania plocha predstavuje stojace odumreté stromy s vitálnymi živými smrekmi len v prvých dvoch hrúbkových stupňoch (obr. 1; tab. 1). Hrúbková štruktúra na TVP 2, ktorá reprezentovala štádium optima, si zachovala do roku 1998 jednovrcholové rozdelenie živých stromov po hrúbkových stupňoch typické pre toto vývojové štádium. Za posledných 20 rokov je stav na tejto ploche z hľadiska rozdelenia hrúbkových početností mierne priaznivejší ako na TVP 1. Časový priebeh hrúbkovej štruktúry na TVP 3, ktorá reprezentuje štádium rozpadu, má iný charakter. Merania z roku 1998



**Obr. 1.**

Hystogram hrúbkových početností stromov ( $d_{1,3} > 8$  cm) podľa jednotlivých TVP a rokov merania

**Fig. 1.**

Diameter distribution of trees (dbh > 8 cm) on individual permanent research plots (PRP) according to year of inventory

**Tab. 1.**

Zmeny charakteristík štruktúry porastu (stromy s  $d_{1,3} > 8$  cm) podľa jednotlivých rokov merania (v zátvorke sú uvedené údaje pre suché stojace stromy)

Changes of stand characteristics (trees of dbh > 8 cm) according to year of inventory (in parenthesis are values of standing dead trees)

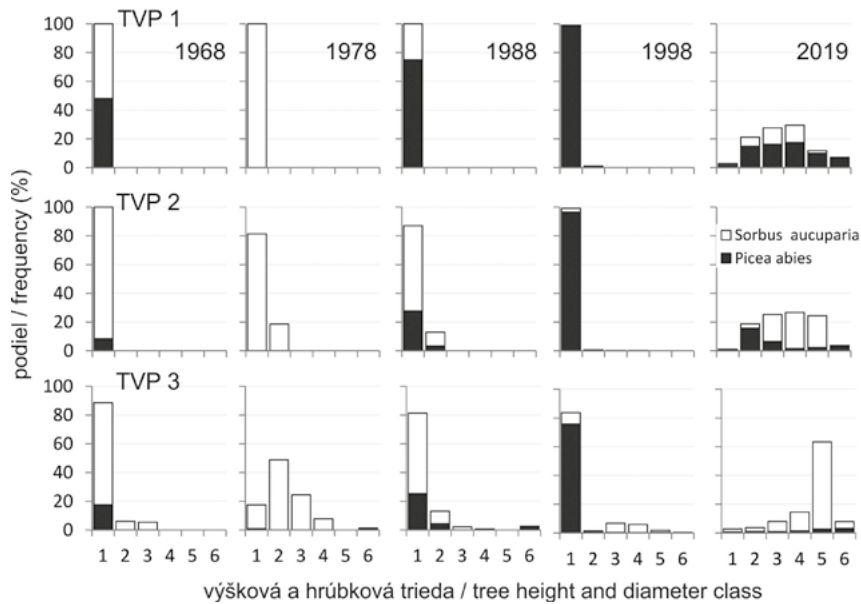
	rok merania/year of inventory					
	1968	1978	1988	1998	2019	
TVP 1	N (ks.ha <sup>-1</sup> )	550 (120)	492 (26)	404 (82)	134 (340)	44 (356)
	G (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	53,2 (4,2)	51,0 (1,4)	45,4 (7,4)	14,5 (34,2)	0,6 (22,9)
	V (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> )	452,7	436,8	392,3	125,4	2,9
	$d_{1,3} \pm SD$ (cm)	32,9 $\pm$ 12,2	34,4 $\pm$ 11,7	36,1 $\pm$ 11,3	35,7 $\pm$ 10,5	11,6 $\pm$ 5,8
	H	4,7	5,5	4,0	4,1	1,6
	SDI	908	862	760	245	14
TVP 2	N (ks.ha <sup>-1</sup> )	868 (188)	802 (30)	722 (110)	606 (204)	54 (444)
	G (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	71,3 (4,7)	68,0 (1,6)	67,0 (6,5)	59,6 (11,8)	2,7 (38,5)
	V (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> )	658,1	630,3	627,4	562,7	23,5
	$d_{1,3} \pm SD$ (cm)	31,1 $\pm$ 8,9	31,7 $\pm$ 8,8	33,3 $\pm$ 8,6	34,4 $\pm$ 8,3	22,2 $\pm$ 11,7
	H	4,8	6,3	7,4	6,3	1,6
	SDI	1277	1205	1170	1034	51
TVP 3	N (ks.ha <sup>-1</sup> )	466 (102)	384 (30)	340 (56)	268 (138)	734 (142)
	G (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	69,1 (5,6)	58,3 (3,5)	55,6 (5,2)	32,2 (21,7)	19,3 (14,4)
	V (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> )	809,7	685,8	658,8	374,6	154,3
	$d_{1,3} \pm SD$ (cm)	41,6 $\pm$ 12,4	42,3 $\pm$ 11,8	43,6 $\pm$ 13,4	35,0 $\pm$ 17,4	16,6 $\pm$ 7,6
	H	4,8	5,5	4,6	2,5	3,3
	SDI	1098	922	868	516	422

N – početnosť stromov/number of stems (pcs.ha<sup>-1</sup>); G – kruhová základňa/basal area; V – zásoba/growing stock;  $d_{1,3} \pm SD$  – priemerná hrúbka  $\pm$  smerodajná odchýlka/average diameter  $\pm$  standard deviation; H – koeficient homogenity/homogeneity coefficient; SDI – index porastovej denzity/stand density index

potvrdili, že na tejto ploche dochádza ku významnému odumretiu stromov v celom hrúbkovom diapazóne. Táto štruktúra smrekového prírodného lesa zabezpečila podmienky pre regeneračné a rastové procesy smreka, čiastočne jarabiny, čo sa prejavilo presunom jedincov do vyšších hrúbkových stupňov. Histogram hrúbkových početností zistený v roku 2019 pripomína výberkovú štruktúru (obr. 1).

Na všetkých troch TVP prebiehal vývoj počas prvých troch meraní (1968, 1978 a 1988), determinovaný imisným atakom, vnútoroduhovou kompetíciou. Svedčí o tom pomerne nízka hodnota kruhovej základne stojacich odumretých stromov a ich prevažné zastúpenie v nižších hrúbkových stupňoch (obr. 1; tab. 1). V ďalších rokoch merania

(1998, 2019) už bola dynamika vývoja na všetkých TVP odlišná a bola ovplyvňovaná synergiou otepľovania a vysokou abundanciou lykožrúta smrekového. Na TVP 2 sa pôsobenie veľkoplošnej disturbance prejavilo za posledných 20 rokov, kedy odumrelo až 91 % stromov a zásoba klesla z 563 na 24 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> (tab. 1). Na TVP 1 a 3 sa pôsobenie disturbance prejavilo už v roku 1998, pričom na TVP 1 bola jej intenzita výraznejšia a početnosť, resp. zásoba tam klesla na 33, resp. 32 % z hodnôt v roku 1988. Pôsobenie disturbance malo vplyv aj na vývoj hodnôt priemernej hrúbky na jednotlivých TVP. Pred intenzívnym pôsobením priemerná hrúbka stúpala na všetkých plochách. Po rozpade materského porastu vplyvom podkôrníkovej kalamity sa hodnoty priemernej hrúbky znížili na všetkých TVP a pohybovali sa

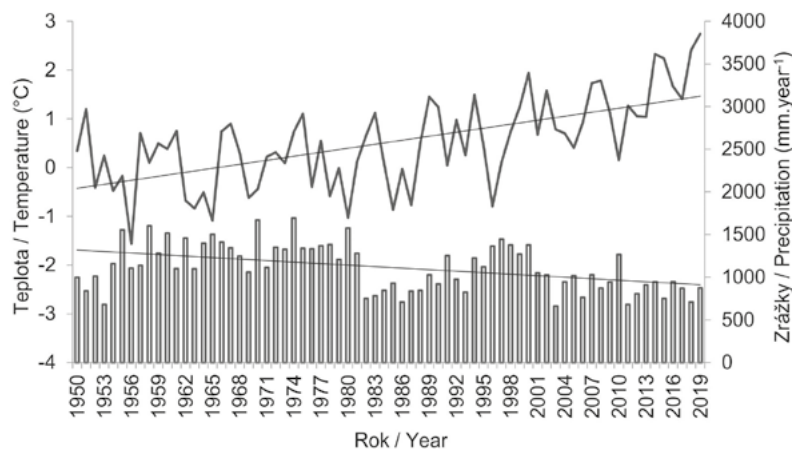


**Obr. 2.**

Podiel prirodzenej obnovy drevín v jednotlivých výškových a hrúbkových kategóriách (1 – do 20 cm; 2 – 21–50 cm; 3 – 51–80 cm; 4 – 81–130 cm; 5 – 131 cm-d<sub>1,3</sub> 2,0 cm; 6 – d<sub>1,3</sub> 2,1–8,0 cm)

**Fig. 2.**

Frequency of regenerating tree species according to height and diameter classes (1 – up to 20 cm; 2 – 21–50 cm; 3 – 51–80 cm; 4 – 81–130 cm; 5 – 131cm-bhd 2,0 cm; 6 – bhd 2,1–8,0 cm)



**Obr. 3.**

Vývoj priemernej ročnej teploty (lína) a ročného úhrnu zrážok (stĺpce) v NPR Kotlov žľab (WMO 2020) vyrovnaný lineárnou funkciou

Development of mean annual temperature (line) and annual precipitation sums (bars) of the NNR Kotlov žľab (WMO 2020) fitted with linear function

v rozmedzí od 11,6 do 22,2 cm (tab. 1). Celkovo môžeme konštatovať, že diferenciácia štruktúry tohto vysokohorského prírodného lesa je pomerne malá. Výstavba sa v prvých troch meraniach na všetkých TVP blíži jednovrstvovému typu lesa, čoho dôkazom sú jednovrstvové rozdelenia početností (obr. 1). Dokazujú to aj hodnoty koeficientu homogenity, ktoré sú okrem roku 2019, kedy sa na všetkých plochách prejavilo pôsobenie intenzívnej disturbancie, vo všetkých meraniach vyššie ako 4,0, čo sú hodnoty udávané pre porasty vychovávané podúrovňovými prebierkami. Výnimku tvorí rok 1998 na TVP 3, kde tento koeficient dosiahol hodnotu 2,5 (tab. 1). Rôznu vývojovú dynamiku na skúmaných TVP nám potvrdzujú aj hodnoty indexu hustoty porastu, ktoré na TVP 3 ani v jednom meraní neklesli pod hodnotu 400 ks.ha<sup>-1</sup>, ktorá nám udáva priemerné ochranné pôsobenie porastu. Na TVP 2 boli hodnoty tohto indexu okrem roku 2019 vždy vyššie ako 1000 ks.ha<sup>-1</sup> a na TVP 1 klesli pod hodnotu 400 ks.ha<sup>-1</sup> už v roku 1998 (tab. 1), čo naznačuje nízke ochranné pôsobenie porastu v tomto období.

### Regeneračné procesy

Informačnú hodnotu regeneračných procesov v jednotlivých vývojových štádiách pralesa prezentuje tab. 2 a obr. 2. Drevinové zloženie je tvorené smrekom a jarabinou vtáčou. V dynamike prirodzenej obnovy smreka môžeme vylíšiť dve časové obdobia bez ohľadu na vývojové štádium a nadmorskú výšku. Prvé je obdobie do roku 1988, kde sa počet jedincov na 1 ha pohyboval v stovkách kusov a jedince sa nachádzali vo výškových kategóriách do 50 cm. Druhé je obdobie po roku 1998, ktoré sa vyznačuje vyššou abundanciou jedincov smreka a v roku 2019 aj ich prítomnosťou vo vyšších kategóriách obnovy (obr. 2). Čo sa týka dynamiky obnovy na jednotlivých plochách, jedince na TVP 1 a 2 sa vyskytovali prevažne vo výškovej kategórii do 20 cm. Na TVP 3, ktorá charakterizuje štádium rozpadu, sa v drevinovom zložení vyskytuje jarabina vtáčia aj vo vyšších kategóriách obnovy. Náhly atak lykožrútom smrekovým od roku 1990 do roku 2005 spôsobil pozvoľnú mortalitu odchádzajúcej generácie smreka, čím sa vytvorili vhodné podmienky pre klíčenie, ujímanie a odrastanie smreka a jarabiny prakticky na všetkých plochách. Najvyšší počet jedincov smreka bol zaznamenaný v roku 1998 na TVP 2 39 942 ks.ha<sup>-1</sup>, ale jedince sa nachádzali iba vo výškovej kategórii do 20 cm. Na TVP 3 v roku merania 1998 sa okrem smreka, ktorý bol prevažne vo výškovej kategórii do 20 cm, vyskytovala aj jarabina vtáčia vo vyšších výškových kategóriách. Pri poslednom meraní (rok 2019) sa počty jedincov

smreka na jednotlivých TVP pohybovali od 2481 ks.ha<sup>-1</sup> na TVP 3 po 2784 ks.ha<sup>-1</sup> na TVP 2. Pri analýze smreka s výškou nad 130 cm do hrúbky d<sub>1,3</sub> 8 cm (rok merania 2019) sa jeho počet v závislosti od TVP pohyboval od 504 ks.ha<sup>-1</sup> (TVP 2) po 1 481 ks.ha<sup>-1</sup> (TVP 3). Na základe výškovej štruktúry sú drevinové zastúpené vo všetkých kategóriách (obr. 2). Vplyv nadmorskej výšky na regeneračné procesy sa preukázal na najvyššie položenej TVP 1, kde sme vo všetkých meraniach zistili najnižšiu abundanciu jedincov (tab. 2).

### DISKUSIA

Výsledky výskumu naznačujú, že diferenciácia štruktúry vysokohorského smrekového prírodného lesa v NPR Kotlov žlab je pomerne malá, čo dokazujú jednovrstvové rozdelenia hrúbkových početností na skúmaných TVP, hlavne TVP 1 a 2. Poznatok potvrdzuje, že prírodný les v minulosti vznikol po veľkoplšnej vetrovej disturbancii (KORPEL 1995b; JANDA et al. 2017). Existenciu výškovo nivelizovanej výstavby vo väčšine vysokohorských smrekových lesov Slovenska potvrdzujú aj výsledky ZALIBERU (2000), ktorý uvádza, že v 7. lvs je zastúpenie jednoetážových porastov až 83 %. Z výsledkov výskumu smrekových prírodných lesov v Karpatoch a Alpách vyplýva, že diferencovaná štruktúra typického výberkového charakteru sa vo vysokohorskom smrekovom lese buď vôbec nevytvára, alebo sa vyskytuje len v prípade pozvoľného a maloplošného rozpadu počas krátkeho časového úseku v štádiu dorastania a predstavuje iba dočasný stav (HILLGARTER 1971; KORPEL 1995b). Táto skutočnosť sa potom prejavuje aj nízkym plošným podielom diferencovaných štruktúr v textúre smrekového pralesa. V rezervácii Valbona zistila BERRETTI et al. (2004) zastúpenie trojvrstvových štruktúr iba na 17,5 % z celkovej plochy. Pomerne malá štruktúrna diferencovanosť smrekových prírodných lesov je spôsobená dlhovekosťou tejto dreviny a dlhým trvaním štádia optima (KORPEL 1995b), ktoré spôsobuje, že hoci sa na ploche môžu vyskytovať výrazne rôznoveké jedince (100 a viac rokov), výstavba porastu je jednovrstvová a má pomerne hustý zápoj, ktorý bráni vývoju ďalších vrstiev (SVOBODA et al. 2010).

Malá diferenciácia vysokohorských smrekových porastov môže úzko súvisieť aj s ich disturbančnou dynamikou, kde pri veľkoplšných disturbanciách vznikajú homogénne rovnoveké porasty. V minulosti prevládala názor, že na dynamiku týchto porastov najviac vplyvajú disturbancie s nízkou intenzitou a prirodzená kompetícia medzi jedincami, vytvárajúce maloplošné porastové medzery (LEIBUNDGUT 1978; KOR-

Tab. 2.

Početnosť prirodzenej obnovy na jednotlivých TVP podľa rokov merania (ks.ha<sup>-1</sup>)  
Number of natural regeneration on individual PRP according to year of inventory (N.ha<sup>-1</sup>)

		rok merania/year of inventory				
		1968	1978	1988	1998	2019
TVP 1	<i>Picea abies</i>	168		84	2 898	2 684
	<i>Sorbus aucuparia</i>	182	70	28	28	1 299
	spolu/total	350	70	112	2 926	3 983
TVP 2	<i>Picea abies</i>	238		910	39 942	2 784
	<i>Sorbus aucuparia</i>	2 632	910	2 016	1 440	6 382
	spolu/total	2 870	910	2 926	41 382	9 166
TVP 3	<i>Picea abies</i>	406	24	614	7 968	2 481
	<i>Sorbus aucuparia</i>	1 918	1 000	1 312	2 242	22 787
	spolu/total	2 324	1 024	1 926	10 210	25 268

PEL 1995b). Vplyv maloplošných disturbancií na štruktúru môžeme pozorovať aj v prvých troch meraniach v skúmanej NPR, čoho dôkazom je aj zastúpenie stojacich suchárov v nižších hrúbkových stupňoch, čo podľa POPU et al. (2017) indikuje prevládajúci proces autoredukcie. V súčasnosti čoraz viac štúdií (SPLECHTNA et al. 2005; NAGEL, DIACI 2006; SVOBODA, POUŠKA 2008) vyzdvihuje vplyv veľkoplošných exogénnych disturbancií, a to hlavne vo vysokohorských smrekových porastoch, ktorých odkaz pretrváva ešte dlho po ich pôsobení (HOLEKSA et al. 2007). Podľa KUULUVAINENA (2002) vývoj prírodných smrekových lesov je ovplyvňovaný kombináciou maloplošných disturbancií tzv. gap-phase dynamics s veľkoplošnými kalamitnými disturbanciami, čo sa potvrdilo aj v našej štúdií. Je pravdepodobné, že veľkoplošné disturbance budú v budúcnosti pôsobením zmeny klímy čoraz častejšie a intenzívnejšie (KONŇPKA, KONŇPKA 2009; SVOBODA et al. 2012; HOLEKSA et al. 2017; JANDA et al. 2017), a teda aj ich vplyv na vývojovú dynamiku smrekových ekosystémov bude výraznejší.

Z našich výsledkov vyplýva, že najvyššia schopnosť prírodného lesa odolávať intenzívnej disturbance bola na TVP 3, ktorá sa na začiatku meraní nachádzala v počiatočnej fáze štádia rozpadu. Vplyv na to mala vyššia štruktúrna diverzita na tejto TVP ako aj jej nižšia nadmorská výška v porovnaní s ostatnými TVP. Uvedený faktor má vplyv na priaznivejšie klimatické podmienky pre prežívanie a odrastanie prirodzenej obnovy, ktorá sa dokázala aktivovať po disturbance. Podobný poznatok je prezentovaný v práci ČERVENKA et al. (2016), ktorí v spodnej časti oblasti Trojmezna (NP Šumava) zistili heterogénnejšiu štruktúru porastov s nižším zakmenením a dostatočnou zásobou pokročilého zmladenia, ktoré reagovalo rýchlejšie na uvoľnenie spôsobené disturbance. Podľa KORPELA (1995b) sa regeneračné procesy smrekového prírodného lesa začínajú zlepšovať až v počiatočnej fáze štádia rozpadu. Podľa autora počas celého štádia optima a pokročilejšej fázy štádia dorastania obnova prakticky neprebíha. OTT et al. (1991) a FREHNER (2002) zistili, že pre prirodzené zmladenie smreka v nižšom, montánnom stupni pôsobí obmedzujúco dávkovanie svetla, ale v subalpínskych polohách sa so stúpajúcou nadmorskou výškou stáva rozhodujúcim faktorom v minime nedostatok tepla. Vo vysokohorskom smrekovom lese je preto pre prirodzené zmladenie absolútne nevyhnutné dostatočné množstvo priameho slnečného žiarenia, ktoré je schopné zabezpečiť požadované tepelné podmienky pre jeho vývoj (KUCBEL 2011; VENCURIK et al. 2015). Takéto podmienky sa na skúmaných TVP vytvorili až po veľkoplošnej disturbance, čo povrdzuje výsledky početnosti a štruktúry prirodzenej obnovy v roku 2019. Podľa MAYERA a OTTA (1991) je na udržanie štruktúry smrekových porastov potrebných aspoň 200 ks.ha<sup>-1</sup> smrekovej prirodzenej obnovy vyššej ako 50 cm. V našom výskume sme tieto počty dosiahli iba v roku 2019, a to na všetkých TVP (1244–2052 ks.ha<sup>-1</sup>).

Prítomnosť jarabiny v druhovo chudobných vysokohorských ekosystémoch je veľmi dôležitá, aj keď tu vo väčšine prípadov tvorí iba malú prímies (HOLEKSA, ŽYWIĘC 2005; ŽYWIĘC, LEDWOŃ 2008). Jej malé zastúpenie je zapríčinené viacerými faktormi, ako napr. výskyt rozsiahlych homogénnych smrekových porastov s hustým zápojom, ktoré zabraňujú odrastaniu jedincov jej prirodzenej obnovy, dlhovekosť smreka, priestorové limity šírenia jarabinových semien (zoochória) a v neposlednom rade aj poškodzovanie zverou (ŽYWIĘC et al. 2013). Jarabina nie je typickou pionierskou drevinou, pretože jej semeno sa nerozširuje vetrom a v mladosti dokáže znášať aj vyššie zatiene a vytvára si zásobu prirodzenej obnovy, ktorá dokáže prežívať pod smrekovým porastom (ŽYWIĘC et al. 2013). ŽYWIĘC a LEDWOŃ (2008) zistili, že jarabiny nachádzajúce sa v porastových medzerách vznikly ešte pod smrekovým zápojom. Po vzniku medzery autori neevidovali výskyt skoro žiadnych nových jedincov prirodzenej obnovy jarabiny. Aj naše výsledky poukazujú na to, že pre udržanie sa jarabiny vo vysokohorských ekosystémoch sú dôležité intenzívnejšie disturbance. Pred pôsobením disturbance sa síce prirodzená obnova jarabiny nachádzala na všetkých TVP, ale vo väčšine prípadov to boli len jedince do výšky 50 cm a ich odrastanie do vyšších kategó-

rií stagnovalo. Po odumretí stromov odchádzajúcej generácie prírodného lesa sa zlepšili svetelné a tepelné podmienky, čo umožnilo lepšie odrastanie jedincov prirodzenej obnovy jarabiny vtáče, ktoré boli schopné odrásť aj ataku zverou. Podľa HEURICHA (2001) okrem zlepšených podmienok rastu ku ochrane pred zverou dopomáhajú aj ležiace odumreté kmene, ktoré jej zabraňujú v prístupe k jedincom obnovy. Jarabina, po veľkoplošnej disturbance, môže tvoriť výplň medzi prirodzenou obnovou smreka, ktorá býva často priestorovo zhlukovatená (viazanosť na vhodné kľúčne lôžko). Spolu potom vytvárajú prechodný prírodný lesný ekosystém, ktorý je funkčný niekoľko desaťročí, kým smrek postupne jarabinu neprehrá a neeliminuje (ŽYWIĘC, LEDWOŃ 2008). Nakoľko podľa KORPELA (1995b) vývojový cyklus smrekových prírodných lesov trvá až 350 rokov, môžeme konštatovať, že bez intenzívnejších disturbancií môžu dospelé jedince jarabiny absentovať v podstatnej časti tohto cyklu a prežívať môže iba stagnujúca prirodzená obnova.

Všeobecne sa predpokladá, že sukcesia po veľkoplošnej disturbance, ktorá totálne eliminuje klimaxový les, bude prebiehať pomocou pionierskych drevín v tzv. prípravnom lese (OLIVER, LARSON 1996). Poznatky z výskumu vysokohorských smrekových lesov, v ktorých sa na ich obnove po disturbance podieľal aj smrek ako hlavná klimaxová drevina, potvrdili viaceré práce (JONÁŠOVA, PRACH 2004; SVOBODA et al. 2010; WILD et al. 2014). Rovnaké poznatky sa získali aj v našej štúdií, kde sa po veľkoplošnej disturbance dokázala aktivizovať pokročilá obnova (advance regeneration) smreka a vplyvom priaznivejších ekologických podmienok dokázala odrašť do vyšších výškových kategórií v pomerne vysokom počte. Stav a štruktúra následnej generácie vysokohorského smrekového prírodného lesa v NPR Kotlov žlab potvrdil, že sukcesia nemusí ísť cestou prípravného lesa (ontogenezický vývoj), ale môže si zachovať druhové zloženie zo stavu pred disturbance, a to aj po veľkoplošných disturbancech (ROMME et al. 2011; KRAMER et al. 2014; WILD et al. 2014). Popri smreku sa zlepšili podmienky aj pre odrastanie jarabiny, ktorá sa síce radí medzi pionierske dreviny, ale pre jej schopnosť prežívať v mladšom veku aj v zatiene je dôležitou súčasťou dynamiky vysokohorských smrekových ekosystémov, hlavne pre zvyšovanie ich biologickej diverzity. Smrekové lesy nie sú formované iba kompetíčnými vzťahmi a disturbance, ktoré síce nie sú až také časté, ale ich odkaz pretrváva dlhú dobu a práve pri nich hrá veľkú rolu jarabina ako výplňová drevina (RASPE et al. 2000).

## ZÁVER

Smrekový prírodný les NPR Kotlov žlab bol pred vplyvom veľkoplošnej disturbance pomerne málo výškovo diferencovaný, prevládala v ňom jednovrstvová výstavba so stagnujúcou prirodzenou obnovou. Na pôsobenie dlhodobej disturbance najlepšie reagovala časť prírodného lesa na TVP 3, ktorá mala najnižšiu hustotu a nachádzala sa v najnižšej nadmorskej výške. Tieto faktory už pred disturbance vytvorili lepšie podmienky pre vývoj prirodzenej obnovy drevín v porovnaní s ostatnými TVP. Skúmaný prírodný smrekový les na všetkých TVP a prakticky na celej svojej ploche prechádza vývojovým štádiom rozpadu, ktoré je významne urýchlené lýkožrútom smrekovým. Toto štádium s rôznou intenzitou trvá už 25 rokov. Výsledkom je následná generácia lesa reprezentovaná mozaikou plôšok prirodzenej obnovy rôzneho veku a veľkosti, ktoré sú tvorené smrekom a jarabinou vtáčou. Na základe výsledkov z pokusných plôch a prehliadkou celej rezervácie nemožno hodnotiť stav jeho dynamiky ako prechod cez ontogenezický vývoj, t.z. veľký vývojový cyklus pralesa.

## Podakovanie:

Práca vznikla s finančnou podporou projektov VEGA 1/0021/18 a APVV-18-0195

## LITERATÚRA

- ATTIWILL P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63: 247–300. DOI: 10.1016/0378-1127(94)90114-7
- BACHOFEN H., ZINGG A. 2001. Effectiveness of structure improvement thinning on stand structure in subalpine Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stands. *Forest Ecology and Management*, 145: 137–149. DOI: 10.1016/S0378-1127(00)00581-8
- BACHOFEN H., ZINGG A. 2005. Auf dem Weg zum Gebirgspflanzwald: Kurzzeiteffekte von Durchforstungen auf die Struktur subalpiner Fichtenwälder. *Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen*, 156: 456–466. DOI: 10.3188/szf.2005.0456
- BAUER M., FISCHER A., EL KATEB H., MOSANDL R. 2008. Verjüngungsdynamik nach großflächigem Borkenkäferbefall in den Fichtenwäldern der Hochlagen des Bayerischen Waldes. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 179: 43–51.
- BERRETTI R., LINGUA E., MOTTA R., PIUSSI, P. 2004. Classificazione strutturale dei popolamenti forestali nella riserva forestale integrale della Valbona a Paneveggio (TN). *L'Italia forestale e montana*, 59 (2): 99–118.
- CAMINO R. DE 1976. Zur Bestimmung der Bestandeshomogenität. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 147: 54–58.
- ČERVENKA J., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J., SVOBODA M. 2016. Změny porostní struktury, množství a kvality mrtvého dřeva v horské smrčtině po velkoplošné disturbanci. *Zprávy lesnického výzkumu*, 61 (4): 254–261.
- FISCHER A., FISCHER H.S. 2012. Individual based analysis of tree establishment and forest stand development within 25 years after windrow. *European Journal of Forest Research*, 131: 493–501.
- FREHNER M. 2002. Untersuchungen über den Einfluss unterschiedlicher Kleinstandorte und der Pflanztechnik auf Fichtenpflanzungen in subalpinen Lawinenschutzwäldern. Zürich, Schweizerischer Forstverein: 227 s. Beiheft zur Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen: 92
- GRODZKI W., TURČÁNI M., JAKUŠ R., HLÁSNY T., RAŠI R., MCMANUS M.L. 2010. Bark beetles in the Tatra Mountains. *International research 1998–2005 – an overview. Folia Forestalia Polonica, series A*, 52 (2): 114–130.
- HARRIS I., JONES P.D., OSBORN T.J., LISTER D.H. 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *International Journal of Climatology*, 34: 623–642. DOI: 10.1002/joc.3711
- HEURICH M. 2001. Waldentwicklung im montanen Fichtenwald nach großflächigem Buchdruckerbefall im Nationalpark Bayerischer Wald. In: *Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall*. Grafenau, Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald: 99–177. Nationalpark Bayerischer Wald, 14.
- HILL S., HOOMAN L., HEURICH M., MÜLLER J. 2017. Individual-tree and stand-based development following natural disturbance in a heterogeneously structured forest: A LiDAR-based approach. *Ecological Informatics*, 38: 12–25. DOI: 10.1016/j.ecoinf.2016.12.004
- HILLGARTER F.W. 1971. Waldbauliche und ertragskundliche Untersuchungen im subalpinen Fichtenurwald Scatlé/Brigels. Zürich, Bühler: 80 s.
- HOLEKSA J., ŻYWIEC M. 2005. Spatial pattern of a pioneer tree seedling bank in old-growth European subalpine spruce forest. *Ekologia*, 24 (3): 263–276.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S., WODKA M. 2007. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 127: 303–313. DOI: 10.1007/s10342-006-0149-z
- HOLEKSA J., JALOVIAK P., KUCBEL S., SANIGA M., SVOBODA M., SZEWCZYK J., SZWAGRZYK J., ZIELONKA T., ŻYWIEC M. 2017. Models of disturbance driven dynamics in the West Carpathian spruce forests. *Forest Ecology and Management*, 388: 79–89. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.08.026
- JANDA P., TROTSIUK V., MIKOLÁŠ M., BAČE R., NAGEL T., SEIDL R., SEEDRE M., MORRISSEY R.C., KUCBEL S., JALOVIAK P., JASÍK M., VYSOKÝ J., ŠAMONIL P., ČADA V., MRHALOVÁ H., LÁBUSOVÁ J., NOVÁKOVÁ M.H., RYDVAL M., MATĚJU L., SVOBODA M. 2017. The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management*, 388: 67–78. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.08.014
- 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. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2004.06.010
- KONŌPKA J., KONŌPKA B. 2009. Krátkodobá prognóza ohrozenia smreka obyčajného škodlivými činiteľmi v najrizikovejších oblastiach Slovenska. *Zprávy lesnického výzkumu*, 54 (1): 52–68.
- KORPEL Š. 1995a. Sekundárna sukcesia v prírodnom lese na príklade NPR Baďinský prales. In: *Križová, E., Ujházy, K. (eds.): Sekundárna sukcesia II*. Zvolen, TUZVO: 23–32.
- KORPEL Š. 1995b. Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart, Fischer: 310 s.
- KRAMER K., BRANG P., BACHOFEN H., BUGMANN H., WOHLGEMUTH T. 2014. Site factors are more important than salvage logging for tree regeneration after wind disturbance in Central European forest. *Forest Ecology and Management*, 331: 116–128. DOI: /10.1016/j.foreco.2014.08.002
- KUCBEL S. 2011. Štruktúra porastov a regeneračné procesy vo vysokohorských ochranných lesoch Nízkyh Tatier. Zvolen, TUZVO: 120 s.
- KUULUVAINEN T. 2002. Disturbance dynamics in boreal forests: defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity. *Silva Fennica*, 36: 5–11.
- LEIBUNDGUT H. 1978. Über die Dynamik europäischer Urwälder. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 33: 686–690.
- MAYER H., OTT E. 1991. Gebirgswaldbau – Schutzwaldpflege. Ein waldbaulicher Beitrag zur Landschaftsekologie und um Umweltschutz. Stuttgart, Fischer: 587 s.
- NAGEL T.A., DIACI J. 2006. Intermediate wind disturbance in an old-growth beech-fir forest in southeastern Slovenia. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 629–638. DOI: 10.1139/x05-263
- OLIVER C.D., LARSON B.C. 1996. Forest stand dynamics. New York, Wiley: 520 s.
- OTT E., LÜSCHER F., FREHNER M., BRANG P. 1991. Verjüngungsökologische Besonderheiten im Gebirgsfichtenwald im Vergleich zur Bergwaldstufe. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 142 (11): 879–904.
- PETRÁŠ R., PAJTÍK J. 1991. Sústava československých objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis*, 37 (1): 49–56.
- POPA I., NECHITA C., HOFGAARD A. 2017. Stand structure, recruitment and growth dynamics in mixed subalpine spruce

- and Swiss stone pine forests in the Eastern Carpathians. *Science of the Total Environment*, 598: 1050–1057. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.04.169
- REINEKE L.H. 1933. Perfecting a stand density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research*, 46: 627–638.
- RASPÉ O., FINDLAY C., JACQUEMART A.L. 2000. *Sorbus aucuparia* L. *Journal of Ecology*, 88: 910–930. DOI: 10.1046/j.1365-2745.2000.00502.x
- REIF A., SAYER U. 1993. Natürliche Sukzession auf Sturmwurfflächen in Baden-Württemberg und ihre Bedeutung für den Naturschutz. Veröffentlichung PAÖ 7: 383–388.
- REIF A., SAYER U. 1994. Natürliche Sukzession auf Sturmwurfflächen in Baden-Württemberg und ihre Bedeutung für den Naturschutz. Veröffentlichung PAÖ 8: 389–400.
- ROMME W.H., BOYCE M.S., GRESSWELL R., MERRILL E.H., MINSHALL G.W., WHITLOCK C., TURNER M.G. 2011. Twenty years after the 1988 Yellowstone fires: lessons about disturbance and ecosystems. *Ecosystems*, 14: 1196–1215.
- SANIGA M., KMEŤ J. 1994. Stabilität des Fichtenwaldes unter dem Immisionsstres aus dem physiologisch-waldbaulichen Sicht. In: Management of forest damaged by air pollution. Trutnov, IUFRO: 125–131.
- SANIGA M. 2002. Štruktúra a regeneračné procesy smrekového prírodného lesa v NPR Kotlov žľab. Štúdie o Tatranskom národnom parku, 6 (39): 111–132.
- SEIDL R., SCHELHAAS M.J., LEXER M.J. 2011. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, 17: 2842–2852. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x
- SPLICHTNA B.E., GRATZER G., BLACK B.A. 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – a spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 16: 511–522. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02391.x
- SVOBODA M., POUSKA V. 2008. Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *Forest Ecology and Management*, 255: 2177–2188. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.12.031
- SVOBODA M., FRAVER S., JANDA P., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J. 2010. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260: 707–714. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.05.027
- 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. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x
- ŠKVARENINA J., VIDO J., MINDAŠ J., STŘELCOVÁ K., ŠKVARENINOVÁ J., FLEISCHER P., BOŠELA M. 2018. Globálne zmeny klímy a lesné ekosystémy. Zvolen, TUZVO: 210 s.
- VENCURIK J., KUCBEL S., SANIGA M., JALOVIAK P., PITTNER J., VAJDULIAK T., HUNČAGA M. 2015. Vplyv svetla a kompetície na výškový rast a morfológiu korún obnovy smreka obyčajného (*Picea abies* (L.) Karst.) a jedle bielej (*Abies alba* Mill.) v rekonštruovanom smrekovom poraste. *Zprávy lesnického výzkumu*, 60 (4): 281–286.
- VENCURIK J., JALOVIAK P., SANIGA M., KUCBEL S. 2017. Rast prirodzenej a umelej obnovy vo vybraných rekonštruovaných smrekových porastoch Oravských Beskýd. *Vedecká monografia*. Zvolen, TUZVO: 42 s.
- VORČÁK J., MERGANIČ J., SANIGA M. 2006. The structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in NNR Babia hora in relation to altitude. *Journal of Forest Science*, 52 (9): 399–409.
- WILD J., KOPECKÝ M., SVOBODA M., ZENÁHLÍKOVÁ J., EDWARDS-JONÁŠOVÁ M., HERBEN T. 2014. Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *Journal of Vegetation Science*, 25: 1327–1340. DOI: 10.1111/jvs.12189
- WMO. 2020. Climate explorer [online] World Meteorological Organisation ©2020. Dostupné na/Available on: <http://climexp.knmi.nl/start.cgi>
- ZALIBERA J. 2000. Skúsenosti s rámcovým a podrobným plánovaním v horských lesoch. In: Praktické opatrenia pri obhospodarovaní horských lesov. B. Bystrica, LSR: 63–68.
- ZEPPENFELD T., SVOBODA M., DE ROSE R.J., HEURICH M., MÜLLER J., ČÍŽKOVÁ P., STARÝ M., BAČE R., DONATO D.C. 2015. Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to selfreplacement. *Journal of Applied Ecology*, 52: 1402–1411. DOI: 10.1111/1365-2664.12504
- ŻYWIĘC M., LEDWOŃ M. 2008. Spatial and temporal patterns of rowan (*Sorbus aucuparia* L.) regeneration in subalpine spruce forest. *Plant Ecology*, 194 (2): 283–291. DOI: 10.1007/s11258-007-9291-z
- ŻYWIĘC M., HOLESKA J., WESOŁOWSKA M., SZEWCZYK J., ZWIJACZ-KOZICA T., KAPUSTA P. 2013. *Sorbus aucuparia* regeneration in a coarse-grained spruce forest – a landscape scale. *Journal of Vegetation Science*, 24: 735–743. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2012.01493.x



## PRE- AND POST-DISTURBANCE DEVELOPMENT OF HIGH MOUNTAIN SPRUCE FORESTS IN THE WESTERN TATRAS

### SUMMARY

Knowledge on the natural dynamics of Norway spruce forests is of high importance for the sustainable management of these ecosystems. Recent large, intensive disturbances have raised new question, whether coniferous forests will regenerate back towards pre-outbreak condition or the canopy mortality „resets” succession by promoting shade-intolerant pioneer tree species. The research deals with description of basic characteristics of the stand structure and regeneration processes according to factors that affect them (altitude, developmental stage, disturbance intensity). Characteristics are described before and after large-scale bark beetle outbreak in the high mountain spruce forest of the National Nature Reserve (NNR) Kotlov žľab.

In 1968, a series of three permanent research plots (PRP) with size of 0.50 ha was established at an altitude of 1400–1500 m and various developmental stages of the high mountain spruce forest. PRP 1 – advanced phase of initial stage, altitude range 1475–1500 m; PRP 2 – advanced phase of optimal stage, altitude range 1480–1495 m and PRP 3 – early phase of decay stage, altitude range 1380–1410 m. Measurements in the research plots were carried out in 1968, 1978, 1988, 1998 and 2019. On each PRP, the tree species, diameter at breast height dbh and the status (alive, dead) of all trees with dbh above 2 cm was determined. Transect of 0.07 ha was established on each PRP for the regeneration process analysis. On the transect, natural regeneration was recorded according to five height classes (up to 20 cm, 21–50, 51–80, 81–130 and over 131 cm to dbh = 2 cm). In addition to basic stand characteristics, two structural indices were used to describe the forest structure – the stand density index (REINEKE 1933) and the coefficient of homogeneity (CAMINO 1976).

Based on the results, the high mountain spruce forest in the NNR Kotlov žľab was relatively little differentiated before the large-scale disturbance and it was mostly dominated by single tree layer with stagnant regeneration (Fig. 1, 2). The development in PRP 3, which had initially the lowest number of trees, the highest variability of tree diameters and was located at the lowest altitude (Fig. 1; Table 1), responded best to the effect of disturbance. In the synergy of mentioned factors, PRP 3 showed the best conditions for the development of natural regeneration in comparison to other PRPs (Fig. 2). However, taking into account forest development after disturbance we can state that in 2019 there was a sufficient amount of advanced spruce regeneration in all PRPs (Table 2; Fig. 2), which will ensure that the development does not take place through early successional stages. In the initial stage of forest development, rowan could be expected to fill openings among remaining spruce trees. Overall, we can state that the dynamics of mountain spruce forests in Central Europe is characterized by a combination of large-scale disturbances and individual tree fall gaps. The low structural diversity and stagnation of regeneration in high mountain spruce ecosystem in the period before large-scale disturbance poses a threat to the continuity of its further development. This condition is caused by the absence of sufficiently large canopy gaps, which would provide suitable light and temperature conditions for natural regeneration to grow up into higher height classes. Therefore, the forest management should focus on increasing structural diversity and promoting natural regeneration by creating sufficiently large canopy gaps.

*Zasláno/Received: 06. 05. 2020*

*Přijato do tisku/Accepted: 22. 06. 2020*