

ŠTRUKTÚRA A KRÁTKODOBÁ VÝVOJOVÁ DYNAMIKA SMREKOVÉHO PRALESA V NÁRODNEJ PRÍRODNEJ REZERVÁCI ZADNÁ POĽANA

STRUCTURE AND SHORT-TERM DEVELOPMENT DYNAMICS OF SPRUCE OLD-GROWTH FOREST IN THE NATIONAL NATURE RESERVE ZADNÁ POĽANA

PETER JALOVIAR - PAVEL ĎURICA ✉ - JAROSLAV VENCURIK - STANISLAV KUCBEL - JÁN PITTNER - DENISA SEDMÁKOVÁ

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

✉ e-mail: p.durica4@gmail.com

ABSTRACT

This study analyzes the structure and short-term development of the spruce old-growth forest situated in the National Nature Reserve Zadná Poľana (Slovakia) during the years 2013 and 2018. Spatial positions and measured DBH ($d_{1,3}$) and height of all living and dead standing trees with DBH $d_{1,3} > 8$ cm were inventoried in 20 circular permanent research plots. The area of one circular permanent research plot was 1,000 m². In 2018, additional measurement of trees with DBH $d_{1,3} > 2-8$ cm and coarse woody debris inventory was carried out. During five years 2013–2018, a number of standing dead trees demonstrated a relatively big difference (-20.3%). Growing stock (+2.2%) and basal area (+1.3%) of the forest stand slightly increased, diameter DBH distribution of living trees remained with no significant change. Lower mortality rate of spruce (17 pcs ha⁻¹) more or less conserved the bimodal structure of the assessed stand. Increase in the number of juvenile trees (9 pcs ha⁻¹) within the first diameter class compensated spruce decrease only partially. Results of our study suggest the presence of the evident changes in the number of trees even over a relatively short period.

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

Kľúčové slová: disturbančný režim; prírodný les; hrúbková štruktúra; mŕtve drevo; smrek obyčajný

Key words: disturbance regime; old-growth forest; diameter structure; coarse woody debris; Norway spruce

ÚVOD

Obhospodarovanie smrekových porastov vyžaduje definovanie efektívnych pestovných opatrení schopných vybudovať a trvalo udržiavať funkčné porastové štruktúry. Voľba konkrétnych, prírode blízky postupov hospodárenia musí pritom vychádzať z poznania prirodzene prebiehajúcich procesov, špecifických pre daný ekosystém. Z tohto pohľadu sa nevyhnutným javí výskum štruktúry a vývojovej dynamiky smrekového lesa v jeho prirodzenom a človekom minimálne ovplyvnenom stave (BRANG 2005; FRANKLIN et al. 2007). Doterajšia orientácia výskumu smrekových pralesov v Európe bola zameraná najmä na sledovanie a popis základných produkčných charakteristík, akými sú početnosť, kruhová základňa a zásoba porastu (KORPEL 1989; LEIBUNDGUT 1993). Informácie o rozsahu a charaktere ich vari-

ability v čase však boli do značnej miery obmedzené nízkym počtom zachovaných pralesových zvyškov a nedostatkom údajov z dlhodobých meraní (KUCBEL 2014). Pritom integrácia uvedených parametrov s disturbančnou históriou, rozdeleniami hrúbkových početností a prirodzenou obnovou posúva interpretáciu štruktúrnej dynamiky prírodných lesov na kvalitatívne vyššiu úroveň. Zmeny hrúbkových štruktúr umožňujú identifikovať historické disturbancie, porozumieť procesom obnovy, rastu a mortality, odhadnúť budúci vývoj porastov a posúdiť konkurenčné vzťahy medzi drevinami (GOFF, WEST 1975; ALDRICH et al. 2005; ZENNER 2005).

Medzi najdôležitejšie procesy, ktoré modifikujú dynamiku smrekových lesov, patria prírodné disturbancie. Vo vzťahu k časovým rámcom životného cyklu smrekových porastov sú disturbancie definova-

né ako relatívne krátke epizódy, ktoré môžu mať dlhodobý vplyv na porastovú štruktúru, drevinové zloženie, kolobeh živín, biodiverzitu i sekvestráciu uhlíka (FRELICH 2002; NAGEL et al. 2014). Ich výskyt je podmienený najčastejšie silným vetrom v kombinácii s gradáciou podkôrneho hmyzu, ale tiež suchom, nutričným deficitom, imísiami a hubami (GRODZKI et al. 2006; HOLEKSA et al. 2016). Uvedené faktory vytvárajú v smrekových porastoch priestor pre vývoj rôznych trajektórií disturbančnej dynamiky (SZEWCZYK et al. 2011; HOLEKSA et al. 2016). Z hľadiska rozsahu sa disturbance delia na maloplošné a veľkoplošné. Rozlišovanie týchto dvoch typov je možné nielen na základe plochy, ktorú zaberajú vznikajúce porastové medzery, ale aj na odlišnom charaktere procesov a zmien vyvolaných pôsobením disturbančnej udalosti (BAČE et al. 2015). Slabé a stredne silné disturbance podmieniajú vytvorenie maloplošnej textúry porastu s malými medzerami v korunovom priestore. Tie vznikajú odumretím jednotlivých stromov alebo skupín stromov (ZEIBIG et al. 2005). Medzery sa môžu pôsobením následných disturbance postupne rozširovať (WORRALL et al. 2005). Naopak veľkoplošnými disturbance sú postihnuté rozsiahlejšie komplexy porastov, v ktorých dochádza k masovému poškodeniu, resp. vyvráteniu stromov hornej vrstvy. Frekvencia výskytu veľkoplošných disturbance je na rozdiel od slabých až stredne silných disturbance veľmi zriedkavá, avšak vykazuje podstatne vyššiu intenzitu (CANHAM et al. 2001; JANDA et al. 2017).

K typickým znakom vývojovej dynamiky väčšiny smrekových pralesov patrí tendencia k vytváraniu málo stabilných jednovrstvových porastov s horizontálnym zápojom počas relatívne dlhého úseku životného cyklu. Homogenizovaná štruktúra porastu je výsledkom vysokého fyzického veku smreka (300–350 rokov) a jeho schopnosti žiť o 150–200 rokov dlhšie ako trvá jeho výškový rast (KORPEL 1989; SCHMIDT-VOGT 1991). Aj napriek značnej vekovej variabilite stromov nedochádza zvyčajne v žiadnej fáze prirodzeného vývoja porastu k vytvoreniu výrazne diferencovanej výberkovej štruktúry (WASSER, FREHNER 1996; OTT et al. 1997). K tomu prispievajú do istej miery aj špecifické nároky prirodzenej obnovy smreka na mikrostanovište. Optimálne svetelné a teplotné podmienky pre vznik a odrastanie smrekovej obnovy tu poskytujú hlavne väčšie porastové medzery s dostatkom priameho slnečného žiarenia (BRANG 1996; OTT et al. 1997; DIACI et al. 2005; SZEWCZYK et al. 2011). Naproti tomu vyššia intenzita difúzneho žiarenia v dôsledku rovnomerného rozpojenia korunovej vrstvy má za následok nežiaduci rozvoj konkurenčnej bylinnej vegetácie. Preto východiskami obnovy v týchto polohách sú často rozkladajúce sa ležiace kmene, ktoré popri ochrane pred konkurenciou bylín poskytujú smrekovým semenáčikom aj iné výhody (EICHRODT 1969; SCHMIDT-VOGT 1991; LEIBUNDGUT 1993).

Cieľom predloženej štúdie bola analýza hrúbkových početností a kvantifikácia krátkodobých časových zmien vybraných štruktúrnych charakteristík vo vzťahu k disturbančnému režimu smrekového pralesa v národnej prírodnej rezervácii Zadná Poľana.

MATERIÁL A METODIKA

Objektom výskumu v tejto štúdií bol smrekový prírodný les v Národnej prírodnej rezervácii (ďalej len NPR) Zadná Poľana na strednom Slovensku. NPR Zadná Poľana s výmerou 885,49 ha je lokalizovaná v hrebeňovej časti horského masívu Poľany (48°39'S, 19°01'V) v nadmorskej výške 950 až 1458 m n. m. Predmetom ochrany sú tu už od roku 1962 zachovalé komplexy pralesových lesných porastov bukového až smrekového lesného vegetačného stupňa. Zvlášť cenné sú pôvodné vysokohorské smrečiny nachádzajúce sa vo vrcholových partiách rezervácie. Tieto predstavujú najjužnejšie sa vyskytujúci subalpínsky smrekový les Západných Karpát. Zároveň sú unikátne aj vulkanickým podloží, na ktorom rastú (KORPEL 1995). V smrekových porastoch prebieha už od roku 1974 dlhodobý výskum zameraný prioritne na

ich vývojovú dynamiku a regeneračné procesy (KORPEL 1989; SANIGA et al. 2005). Disturbančný režim smrekového prírodného lesa v NPR Zadná Poľana sa vyznačuje výskytom slabých disturbance (JANDA et al. 2017), pričom hlavnou príčinou, ktorá spôsobuje úbytok stromov hornej vrstvy je vyvrátenie vetrom.

Prírodný smrekový porast situovaný v dielcoch 526 a 527 s výmerou 50,4 ha sa rozprestiera na juhozápadne orientovanom svahu so sklonom 50 a 70%. Priemerná ročná teplota sa tu pohybuje od 3,5 do 4,0 °C a ročný úhrn zrážok od 1000 do 1100 mm (meteorologická stanica Poľana chata, 1264 m n. m; ŠKVARENINA et al. 2004). Geologické podložie tvoria andezitové pyroklastiká a andezitové aglomerované tufy. Prevládajúcim pôdnym typom sú andozemné kambizeme (KUKLA 1995). Z fytoecologického hľadiska patrí smrekové lesné spoločenstvo NPR Zadná Poľana v častiach s menej úrodnými pôdami a nižším pH prevažne do skupiny lesných typov *Sorbeto-Piceetum*. Široký podvrcholový pás približne od nadmorskej výšky 1300 m n. m. zaberá hlavne skupina lesných typov *Acereto-Piceetum* (ZLATNÍK 1959). V lesnom spoločenstve dominuje smrek (*Picea abies* [L.] Karst.) s jednotlivou prímiesou jarabiny vtáče (*Sorbus aucuparia* L.), buka lesného (*Fagus sylvatica* L.), javora horského (*Acer pseudoplatanus* L.) a jedle bielej (*Abies alba* Mill.).

V roku 2013 bolo v uvedenom smrekovom poraste v pravidelnej sieti 100 × 100 m založených 20 kruhových výskumných plôch, každá s výmerou 1000 m² (polomer = 17,85 m). Na týchto plochách boli následne pomocou technológie Field-Map zachytené pozície všetkých stojacich stromov s hrúbkou $d_{1,3} > 8$ cm. Pri každom strome bol evidovaný jeho stav (živý/suchý) a druh dreviny. Merala sa tiež jeho hrúbka $d_{1,3}$. V roku 2018 bolo na plochách vykonané opakované meranie. Do merania boli navyše zahrnuté aj živé stojace stromy s hrúbkou $d_{1,3}$ 2,1 až 8 cm. Okrem pozície, stavu, druhu dreviny a hrúbky $d_{1,3}$ bola na všetkých stojacich stromoch meraná aj ich výška. Na každej výskumnej ploche bola zároveň vykonaná inventarizácia odumretých ležiacich kmeňov s dĺžkou >2 m a priemerom na hrubšom konci > 20 cm. Na odumretých kmeňoch bola meraná ich dĺžka a hrúbka na oboch koncoch. Ležiaca nekromasa bola klasifikovaná podľa stupňov rozkladu A (čerstvý vývrät), B (začínajúci rozklad) alebo C (pokročilý rozklad); (KORPEL 1989).

Závislosť výšky od hrúbky stojacich stromov v roku 2018 bola vyrovnaná Michajlovovou funkciou (ŠMELKO 2000). Údaje odvodené z výškového krivky boli následne použité v oboch rokoch merania pri výpočte objemu jednotlivých stromov dvojparametrickými (hrúbka $d_{1,3}$ a vyrovnaná výška) rovnicami (PETRÁŠ, PAJTÍK 1991). Objem odumretých ležiacich kmeňov bol vypočítaný pomocou Smalianovho vzorca (ŠMELKO 2000).

Významnosť rozdielov medzi vybranými porastovými charakteristikami v rokoch 2013 a 2018 bola testovaná Studentovým t-testom. Pre testovanie významnosti rozdielov hrúbkových početností bol použitý Kolmogorov-Smirnov test. Všetky štatistické vyhodnotenia boli vykonané v programe STATISTICA® v.10.0 (STATSOFT INC. 2010).

VÝSLEDKY A DISKUSIA

Syntéza výsledkov štúdií realizovaných v stredoeurópskych smrekových pralesoch ukazuje, že ich zásoba sa pohybuje obvykle od 270 m³ ha⁻¹ do 550 m³ ha⁻¹ a kruhová základňa od 35 m² ha⁻¹ do 55 m² ha⁻¹ (HOLEKSA 2001; ZIELONKA 2006; SVOBODA, POUŠKA 2008; LAMEDICA et al. 2011; KUCBEL 2014). V dolnej polovici tohto rozpätia sa nachádzali aj hodnoty uvedených charakteristík v skúpanom smrekovom poraste (tab. 1), ktorý je možné z tohto pohľadu porovnávať s diferencovanými, trojvrstvovými vysokohorskými porastmi so zásobou 280 m³ ha⁻¹ až 360 m³ ha⁻¹ (MAYER, OTT 1991; SVENSSON, JEGLUM 2001; BERRETTI et al. 2004). V priebehu rokov 2013 až 2018 bol zaznamenaný len mierny, štatisticky nevýznamný nárast zásoby

(+2,2 %) a kruhovej základne (+1,3 %) stromov s hrúbkou $d_{1,3} > 8$ cm. Naše výsledky sú tak v súlade so zisteniami KUCBELA (2014), ktorý na súbore siedmich smrekových pralesov zo Slovenska (Poľana, Nefcerka, Krížne, Kosodrevina, Kotlov žľab, Pilsko, Babia hora) dokladuje kladné decenálne zmeny zásob nepresahujúce zvyčajne úroveň 10 % aktuálnej zásoby porastu. Pritom záporné zmeny spôsobené rýchlym odumieraním stromov môžu dosahovať až 80 % (HOLEKSA et al. 2017).

Relatívne nízka zásoba bola do značnej miery odrazom pomerne diferencovanej, bimodálnej štruktúry porastu (tab. 1; obr. 1). Tento typ štruktúry sa vo vysokohorských smrekových pralesoch vyskytuje pomerne zriedkavo (KUCBEL 2014). V oveľa väčšej miere sa vytvárajú unimodálne, nestabilné štruktúry podmienené silnými disturbanciami, ktoré sú výsledkom špecifickej vývojovej dynamiky smrekových lesov počas relatívne dlhého úseku ich životného cyklu (KORPEL 1989; MAYER, OTT 1991; BERRETTI et al. 2004; ZIELONKA, MALCHER 2009; SZEWCZYK et al. 2011). Naopak bimodálny typ hrúbkovej štruktúry je typický predovšetkým pre prírodné lesy s disturbancným režimom charakterizovaným výskytom slabších disturbancií. V skúmanom poraste bolo možné tento predpoklad podporiť aj údajmi o hornej hrúbke porastu ($d_{1,3\ 10\%} = 72,1$ cm v roku 2013 a 74,0 cm v roku 2018) a početnosti hrubých stromov s $d_{1,3} > 70$ cm (17 ks ha⁻¹ a 16 ks ha⁻¹). Tieto zodpovedali hodnotám zisteným v pralesoch Západných Karpát a Šumavy, ktoré neboli zasiahnuté silnejšími disturbanciami alebo ich postdisturbancný vývoj trval dostatočne dlhý čas (SVOBODA, POUŠKA 2008; KUCBEL 2014). Vzhľadom na krátky časový úsek boli odlišnosti medzi rozdeleniami hrúbkových početností v jednotlivých rokoch merania štatisticky nevýznamné.

Maloplošný disturbancný režim možno považovať za príčinu nízkeho podielu ostatných drevín v poraste (tab. 1). Masívnejší nárast ich početnosti je v smrekových pralesoch podmienený predovšetkým vytváraním rozmernejších medzier pri disturbancných udalostiach väčšieho rozsahu. Zvlášť početná obnova jarabiny, ktorá dokáže prežívať pod zapojeným smrekovým porastom aj niekoľko dekád, využíva náhlu zmenu svetelných pomerov k rýchlej expanzii. Avšak už v pomerne krátkej dobe ju opätovne prerastá konkurenčne silnejší smrek (OTT 1989; HOLEKSA et al. 2017). Nepomer medzi dosiahnutými dimenziami a relatívne vysokou početnosťou jarabiny sa následne odráža v rozdielnom zastúpení tejto dreviny, vypočítanom zo zásoby a z počtu kmeňov, na čo poukazujú aj naše výsledky (2 % a 7 %). I napriek relatívne vysokej frekvencii výskytu jarabiny na výskumných plochách

(až 75 % plôch v roku 2013, resp. 70 % plôch v roku 2018) nemožno preceňovať jej potenciál proti prirodzenej homogenizácii smrekového lesa vzhľadom na všeobecne nízke zastúpenie tejto dreviny v poraste.

Celkový objem mŕtveho dreva v roku 2018 bol $164,8 \pm 17$ m³ ha⁻¹, čo predstavovalo 44 % zo zásoby porastu (tab. 1 a 2). Tieto hodnoty je možné pokladať za priemerné pri porovnaní s inými smrekovými vysokohorskými lesmi Európy, v ktorých sa objem mŕtveho dreva pohybuje v rozpätí 10–341 m³ ha⁻¹ a podiel mŕtveho dreva zo zásoby porastu kolíše od 3 % do 103 % (HOLEKSA 2001; ZIELONKA 2006; SVOBODA, POUŠKA 2008; MOTTA et al. 2010; KUCBEL 2014). V dôsledku dlhotrvajúceho procesu rozkladu smrekových kmeňov (KORPEL 1989) tvorila mŕtve drevo prevažne ležiaca nekromasa v stupni rozkladu B a C (83 %). Zvyšok pripadal na čerstvé vývraty (4 %) a stojace sucháre (13 %).

Mortalita smreka spôsobená odumieraním nastojato (6 ks ha⁻¹) alebo vyvrátením (11 ks ha⁻¹) stromov mala za sledované obdobie pomerne nízku intenzitu (obr. 1). Z pôvodného súboru živých smrekov v roku 2013 ubudlo len 7,1% stromov, prevažne v dolnej polovici hrúbkového intervalu. Jednotlivé, menej intenzívne odumieranie smreka podporuje zachovanie bimodálnej štruktúry porastu. Biologickým dôvodom výskytu takéhoto typu hrúbkovej štruktúry je podľa viacerých autorov (GOFF, WEST 1975; WESTPHAL et al. 2006) vyššia mortalita v podúrovni a medzi najstaršími a najhrubšími jedincami a nižšia mortalita medzi vitálnymi úrovňovými jedincami stredných hrúbkových stupňov. V našom prípade však bola presnejšia identifikácia dominantného typu mortality limitovaná krátkym obdobím pozorovania. Navyše krátkodobá mortalita v rovnovážnej etape vývoja prírodných lesov je vždy podhodnotená oproti mortalite za dlhé obdobie počas ktorého nastávajú aj menej časté, ale silné disturbancné udalosti (WOODS 2004).

Je všeobecne známe, že vo vysokohorskom smrekovom lese je pre prirodzenú obnovu nevyhnutné dostatočné množstvo priameho slnečného žiarenia, ktoré zabezpečuje požadované tepelné pomery pre jej prežívanie a rast. Optimálne podmienky pre úspešný vývoj následnej generácie tak môžu zabezpečiť len stredne veľké (600–800 m²) a veľké (>800 m²) porastové medzery (DIACI et al. 2005; SZEWCZYK et al. 2011). Ich výskyt bol však v skúmanom poraste v dôsledku jednotlivého odumierania stromov zriedkavý. Pravdepodobne z tohto dôvodu bol celkový úbytok smrekov (17 ks ha⁻¹) kompenzovaný v sledovanom období len čiastočne dorastom stromov do prvého hrúbkového stupňa (9 ks ha⁻¹; obr. 1).

Tab. 1.

Základné charakteristiky živých stromov a stojaceho mŕtveho dreva (priemer \pm SE) na výskumných plochách v rokoch 2013 a 2018
Basic characteristics of all living and dead standing trees (mean \pm SE) in permanent research plots in 2013 and 2018

	Živé stromy ($d_{1,3} > 8$ cm) ¹		Stojace mŕtve drevo ($d_{1,3} > 8$ cm) ²	
	2013	2018	2013	2018
Počet (ks ha ⁻¹) ³	263 \pm 22	254 \pm 21	64 \pm 10	51 \pm 8
Smrek (%) ⁴	88,2 \pm 2,4	88,2 \pm 2,3	96,7 \pm 2,7	94,7 \pm 2,8
Ostatné (%) ^{5a}	11,8 \pm 2,4	11,8 \pm 2,3	3,3 \pm 2,7	5,3 \pm 2,8
Objem (m ³ ha ⁻¹) ⁶	366,9 \pm 23,4	374,8 \pm 25,5	28,4 \pm 6,7	21,6 \pm 6,2
Smrek (%) ⁴	96,5 \pm 1,3	96,7 \pm 1,0	97,8 \pm 2,1	93,2 \pm 3,9
Ostatné (%) ^{5a}	3,5 \pm 1,3	3,3 \pm 1,0	2,2 \pm 2,1	6,8 \pm 3,9
Kruhová plocha (m ² ha ⁻¹) ⁷	38,6 \pm 2,3	39,1 \pm 2,5	8,2 \pm 1,6	5,8 \pm 1,4
Smrek (%) ⁴	96,1 \pm 1,2	96,3 \pm 1,0	98,1 \pm 1,7	95,3 \pm 2,7
Ostatné (%) ^{5a}	3,9 \pm 1,2	3,7 \pm 1,0	1,9 \pm 1,7	4,7 \pm 2,7

¹living trees, ²standing deadwood, ³number of trees, ⁴Norway spruce, ⁵other, ⁶growing stock, ⁷basal area

^{5a}buk, javor, jarabina, jedľa/European beech, sycamore maple, rowan, silver fir

ZÁVER

Výskum vývojovej dynamiky vysokohorských smrekových pralesov vyžaduje dlhodobé merania na sériách trvalých výskumných plôch. Napriek tomu už v rámci relatívne krátkeho obdobia sledovania môže dochádzať k zmenám niektorých parametrov štruktúry porastu. Aj v smrekovom prírodnom lese NPR Poľana bol za obdobie rokov 2013 až 2018 zistený relatívne veľký rozdiel ($-20,3\%$) v početnostiach stojacich odumretých stromov. Len mierne narastala zásoba ($+2,2\%$) a kruhová základňa ($+1,3\%$) porastu, bez významných zmien v rozdelení hrúbkových početností živých stromov. Ročná miera mortality smrekov na úrovni $1,4\%$ indikovala maloplošný disturbančný režim pralesa, pre ktorý je typická prevaha slabých disturbancií. Menej intenzívny rozpad umožnil vytvorenie v smrekových prírodných lesoch pomerne zriedkavej bimodálnej štruktúry porastu. Pre komplexnejšiu

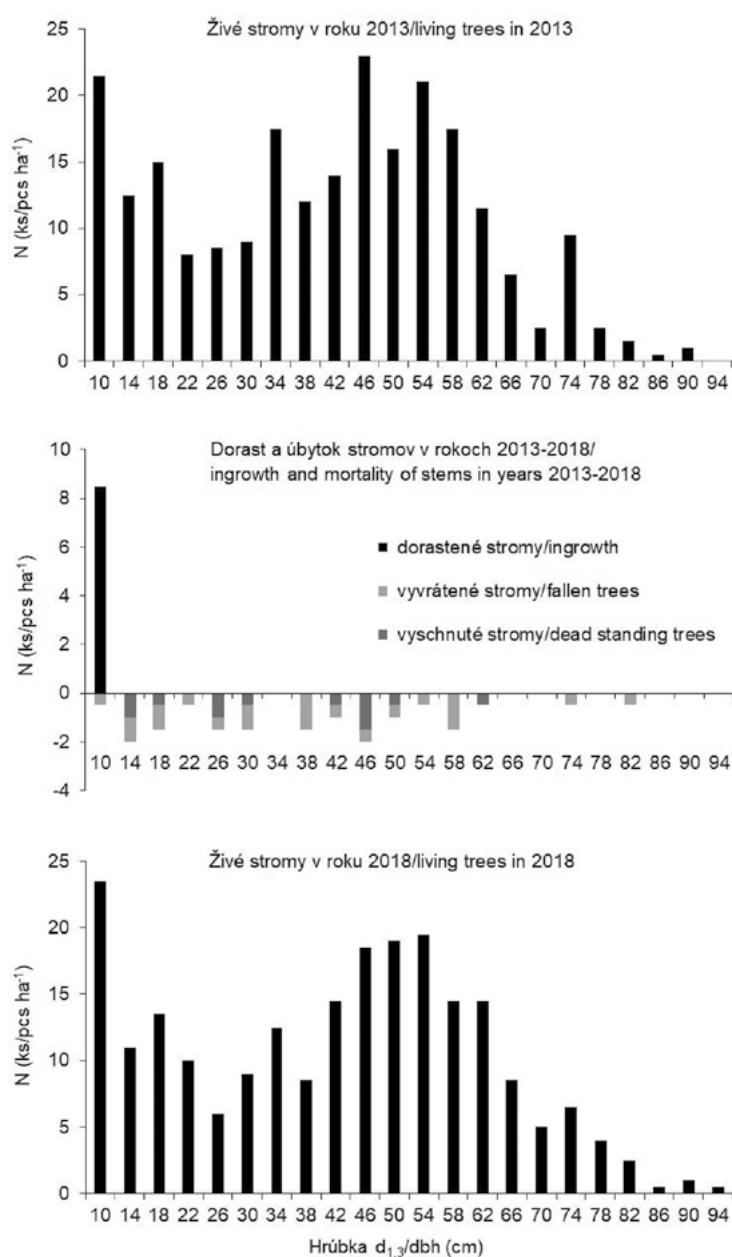
Tab. 2.

Štruktúra ležiaceho mŕtveho dreva smreka podľa stupňov rozkladu v roku 2018 (priemer \pm SE)
Structure of coarse woody debris (CWD) according to degrees of decomposition in 2018 (mean \pm SE)

Stupeň rozkladu ¹	Smrek ²		Ostatné ³	
	m ³ ha ⁻¹	%	m ³ ha ⁻¹	%
A	6,2 \pm 3,6	4,2 \pm 2,6	0,5 \pm 0,5	14,3 \pm 14,3
B	58,8 \pm 10,8	39,9 \pm 5,6	0,7 \pm 0,5	25,9 \pm 13,5
C	75,7 \pm 11,4	58,8 \pm 6,1	1,3 \pm 0,6	59,9 \pm 15,4
Spolu ⁴	140,8 \pm 16,7	100,0	2,4 \pm 1,0	100,0

¹degree of decomposition, ²Norway spruce ³total

⁴buk, javor, jarabina, jedľa/European beech, sycamore maple, rowan, silver fir



Obr. 1.

Zmena hrúbkových početností smreka za obdobie rokov 2013 až 2018

Fig. 1.

Change of spruce diameter distributions during the five-year period (2013–2018)

analýzu a kvantifikáciu parametrov časovej a priestorovej dynamiky štruktúry toho smrekového pralesa je však potrebný dlhší časový interval.

Podakovanie:

Práca vznikla s finančnou podporou projektu VEGA 1/0385/20 „Vývojová, disturbančná a regeneračná dynamika zmiešaných prírodných a prírode blízkych lesov v podmienkach klimatickej zmeny“.

LITERATÚRA

- ALDRICH P.R., PARKER G.R., ROMERO-SEVERSON J., MICHLER C.H. 2005. Confirmation of oak recruitment failure in Indiana old-growth forest: 75 years of data. *Forest Science*, 51: 406–416.
- BAČE R., SVOBODA M., JANDA P., MORRISSEY R.C., WILD J., CLEAR J.L., ČADA V., DONATO D.C. 2015. Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. *PLoS One*, 10: e0139214. DOI: 10.1371/journal.pone.0139214
- 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.
- BRANG P. 1996. Experimentelle Untersuchungen zur Ansammlungsökologie der Fichte im zwischenalpinen Gebirgswald. Zürich, Schweizerischer Forstverein: 375 s. Beiheft zur Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen; Nr. 77.
- BRANG P. 2005. Virgin forests as a knowledge source for central European silviculture: reality or myth? *Forest Snow and Landscape Research*, 79: 19–32.
- CANHAM C.D., PAPAİK M.J., LATTY, E.F. 2001. Interspecific variation in susceptibility to windthrow as a function of tree size and storm severity for northern temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 1–10.
- DIACI J., PIŠEK R., BONCINA A. 2005. Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European Journal of Forest Research*, 124: 29–36. DOI: 10.1007/s10342-005-0057-7
- EICHRODT R. 1969. Über die Bedeutung von Moderholz für die natürliche Verjüngung im subalpinen Fichtenwald. Zürich, Technische Hochschule: 122 s.
- FRANKLIN J.F., MITCHELL R.J., PALIK B.J. 2007. Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry. Newtown Square, USDA Forest Service, Northern Research Station: 44 s. General Technical Report NRS-19.
- FRELICH L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge, Cambridge University Press: 266 s.
- GOFF F.G., WEST D. 1975. Canopy-understory interaction effects on forest population structure. *Forest Science*, 21: 98–108. DOI: 10.1093/forestscience/21.2.98
- GRODZKI W., JAKUŠ R., LAJZOVÁ E., SITKOVÁ Z., MACZKA T., ŠKVARENINA J. 2006. Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. *Annals of Forest Science*, 63: 55–61. DOI: 10.1051/forest:2005097
- HOLEKSA J. 2001. Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 120: 256–270. DOI: 10.1007/BF02796097
- HOLEKSA J., ZIELONKA T., ZYWIEC M., FLEISCHER P. 2016. Identifying the disturbance history over a large area of larch-spruce mountain forest in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 361: 318–327. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.11.031
- HOLEKSA J., JALOVIAR P., KUCBEL S., SANIGA M., SVOBODA M., SZEWCZYK J., SZWAGRZYK J., ZIELONKA T., ZYWIEC 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.A., SEIDL R., SEEDRE M., MORRISSEY R.C., KUCBEL S., JALOVIAR P., JASÍK M., VYSOKÝ J., ŠAMONIL P., ČADA V., MRHALOVÁ H., LÁBUSOVÁ J., NOVÁKOVÁ M.H., RYDVAL M., MATÉJŮ 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
- KORPEL Š. 1989. Pralesy Slovenska. Bratislava, Veda: 332 s.
- KORPEL Š. 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart, Gustav Fisher: 310 s.
- KUCBEL S. 2014. Časová a priestorová variabilita štruktúry vysokohorských smrekových lesov Slovenska. Habilitačná práca. Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta.
- KUKLA J. 1995. Dynamic of pedochemical processes in the climax spruce forest of Zadná Poľana. *Ekológia (Bratislava)*, Suppl. 14: 97–110.
- LAMEDICA S., LINGU, E., POPA I., MOTTA R., CARRER M. 2011. Spatial structure in four Norway spruce stands with different management history in the Alps and Carpathians. *Silva Fennica*, 45: 865–873.
- LEIBUNDGUT H. 1993. Europäische Urwälder. Wegweiser zur naturnahen Waldwirtschaft. Bern, Haupt: 260 s.
- MAYER H., OTT E. 1991. Gebirgswaldbau – Schutzwaldpflege. Ein waldbaulicher Beitrag zur Landschaftsökologie und zum Umweltschutz. Stuttgart, Gustav Fischer: 587 s.
- MOTTA R., BERRETTI R., CASTAGNERI D., LINGUA E., NOLA P., VACCHIANO G. 2010. Stand and coarse woody debris dynamics in subalpine Norway spruce forests withdrawn from regular management. *Annals of Forest Science*, 67: 803. DOI: 10.1051/forest/2010040
- NAGEL T.A., SVOBODA M., KOBAL M. 2014. Disturbance, life-history traits, and dynamics in an old-growth forest landscape of southeastern Europe. *Ecological Applications*, 24: 663–679. DOI: 10.1890/13-0632.1
- OTT E. 1989. Verjüngungsprobleme in hochstaudenreichen Gebirgsnadelwäldern. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 140 (1): 23–42.
- OTT E., FREHNER M., FREY H., LÜSCHER P. 1997. Gebirgsnadelwälder. Bern, Paul Haupt: 287 s.
- PETRÁŠ R., PAJTÍK J. 1991. Sústava československých objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis*, 37 (1): 49–56.
- SANIGA M., HOLEKSA J., SZWAGRZYK J. 2005. Štruktúrálna diverzita smrekového prírodného lesa v národnej prírodnej rezervácii Zadná Poľana. In: Biosférická rezervácia Poľana po pätnástich rokoch. Zborník referátov z vedeckej konferencie, ktorá sa konala v dňoch 21.–22.9.2005 na Technickej univerzite vo Zvolene. Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene: 115–119.

- SCHMIDT-VOGT H. 1991. Die Fichte. Bd. II/3. Hamburg, Paul Parey: 781 s.
- STATSOFT INC. 2010. Electronic statistics textbook. Tulsa, OK, USA [online] [cit. 2020-04-25]. Dostupné na/Available on: <http://www.statsoft.com/textbook>
- SVENSSON J.S., JEGNUM J.K. 2001. Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline. *Forest Ecology and Management* 151: 67–79. DOI: 10.1016/S0378-1127(00)00697-6
- 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
- SZEWCZYK J., SZWAGRZYK J., MUTER E. 2011. Tree growth and disturbance dynamics in old-growth subalpine spruce forests of the Western Carpathians. *Canadian Journal of Forest Research*, 41: 938–944. DOI: 10.1139/x11-029
- ŠKVARENINA J., MINĐÁS J., STŘELCOVÁ K. 2004. Bioclimatological and ecophysiological research in Biosphere Reserve Polana. In: Sláviková, D., Pavlík, M. (ed.): Trvalo udržateľné využívanie lesa vo vzťahu k ekologickej stabilite krajiny Biosférickej rezervácie – Chránenej krajinskej oblasti Polana. Zborník referátov. Zvolen 29.04.2004. Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene: 49–63.
- ŠMELKO Š. 2000. Dendrometria. Zvolen, TU vo Zvolene: 399 s.
- WASSER B., FREHNER M. 1996. *Wegleitung Minimale Pflegemassnahmen für Wälder mit Schutzfunktion*. Bern, Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft: 228 s.
- WESTPHAL C., TREMER N., OHEIMB G. VON, HANSEN J., GADOW K. VON, HÄRDITZ W. 2006. Is the reverse J-shaped diameter distribution universally applicable in European virgin beech forests? *Forest Ecology and Management* 223: 75–83. DOI: 10.1016/j.foreco.2005.10.057
- WOODS K.D. 2004. Intermediate disturbance in a late-successional hemlock–northern hardwood forest. *Journal of Ecology*, 92:464–476.
- WORRALL J.J., LEE T.D., HARRINGTON T.C. 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea - Abies* forests in Crawford Notch, New Hampshire, USA. *Journal of Ecology*, 93: 178–190. DOI: 10.1111/J.1365-2745.2004.00937.X
- ZEIBIG A., DIACI J., WAGNER S. 2005. Gap disturbance patterns of a *Fagus sylvatica* virgin forest remnant in the mountain vegetation belt of Slovenia. *Forest Snow and Landscape Research*, 79: 69–80.
- ZENNER E. 2005. Development of tree size distributions in Douglas-fir forests under differing disturbance regimes. *Ecological Applications*, 15: 701–714.
- ZIELONKA T. 2006. Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine spruce forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2614–2622.
- ZIELONKA T., MALCHER P. 2009. The dynamics of a mountain mixed forest under wind disturbance in the Tatra Mountains, central Europe – dendroecological reconstruction. *Canadian Journal of Forest Research*, 39: 2215–2223.
- ZLATNÍK A. 1959. Přehled slovenských lesů podle skupin lesních typů. Brno, VŠZ Brno: 195 s.

STRUCTURE AND SHORT-TERM DEVELOPMENT DYNAMICS OF SPRUCE OLD-GROWTH FOREST IN THE NATIONAL NATURE RESERVE ZADNÁ POĽANA

SUMMARY

The current trends of global climate changes have resulted in a marked subalpine primary spruce dominated forests decline. More frequent occurrence of forest ecosystem disturbances observed in the 20th century continues also in the first decades of the 21st century. Vitality decrease in spruce dominated forests is considerably accelerated also by the synergic effect of biotic and abiotic factors. Necessary change to the transition to close to nature silviculture gives a focus on comprehensive understanding of the forest ecosystem disturbance regimes. The most relevant base of knowledge is old forest fragment. Structural dynamics of forest ecosystems integrates processes determining the future structure of forests.

The aim of the submitted study was the identification of diameter frequencies and disturbance regime interaction in the subalpine old-growth spruce forest situated in the National Nature Reserve Zadná Poľana (Slovakia) over five-year period 2013–2018. Permanent research plots established in the forest stands of the National Nature Reserve Zadná Poľana at the highest altitudes represent the southernmost occurrence of the subalpine primary spruce forest in the Western Carpathians. Subalpine spruce forest stands are also unique in the volcanic subsoil on which they grow. In 2013, twenty circular permanent research plots were established. The area of one circular permanent research plot was 1.000 m². The Field-Map technology was used for spatial positions measurement of all living and dead standing trees. In 2013 all trees with DBH $d_{1,3} > 8$ cm were measured. Repeated measurement was carried out after five years in 2018. Additional were measurement of trees DBH $d_{1,3} > 2-8$ cm and inventory of dead lying trunk/coarse woody debris inventory was accomplished.

Mensuration parameters of the assessed primary spruce forest (Tab. 1) provide the convenient information for comparison with differentiated three-layer subalpine forests that have average growing stock 280 m³ ha⁻¹ – 360 m³ ha⁻¹. During five-year period, a slightly insignificant increase in growing stock (2.2%) and basal area (+1.3%) were recorded. A relatively low growing stock reflected the differentiated bimodal forest stand structure (Tab.1; Fig. 1). Due to the short interval between measurements, differences in diameter distributions were insignificant. Small scale disturbances probably resulted in the lower share of the other tree species in the tree species composition of the evaluated forest stand. In 2018, the total volume of dead wood was 164.8 ± 17 m³ ha⁻¹, which represents 44% of the forest stand growing stock (Tab. 1 and 2). These values are comparable with other subalpine forests in Europe. Dead wood was formed mainly by coarse woody debris in degree of decomposition B and C (83%). The rest was accounted for by fresh windthrows (4%) and standing dead trees (13%). The suggestion of the bimodal structure of assessed forest stand can be supported by the predominant mortality of trees from the lower section of diameter distribution. During the five-year period only 7.1% of trees died. Low mortality rates were recorded for living standing trees (6 pcs ha⁻¹). The presence of dead trees destroyed by windthrow was also rather scarce (11 pcs ha⁻¹) (Fig. 1). A more complex analysis and quantification of parameters describing the temporal and spatial structural dynamics of investigated spruce old growth forest require a longer time period.

Zasláno/Received: 26. 05. 2020

Přijato do tisku/Accepted: 09. 06. 2020