

DRUHOVÉ ZLOŽENIE A SYNCHRONIZOVANOSŤ DISTURBANCÍ V PRIMÁRNYCH LESOCH S DOMINANCIOU BUKA LESNÉHO (*FAGUS SYLVATICA* L.) V STREDNEJ EURÓPE

DISTURBANCE REGIME, SYNCHRONICITY AND SPECIES RICHNESS IN PRIMARY BEECH-DOMINATED (*FAGUS SYLVATICA* L.) FORESTS IN CENTRAL EUROPE

MICHAL FRANKOVIČ¹⁾✉ - MAREK SVITOK^{1,2)} - MARTIN MIKOLÁŠ^{1,3)} - PAVEL JANDA¹⁾ - DANIEL KOZÁK¹⁾ - ZUZANA STREBEROVÁ⁴⁾ - MARTIN DUŠÁTKO¹⁾ - ANTONÍN VEBER¹⁾ - RHIANNON GLOOR¹⁾ - NINA BORTELOVÁ⁵⁾ - MIROSLAV SVOBODA¹⁾

¹⁾Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Kamýcká 1176, 165 21 Praha 6 - Suchbát, Czech Republic

²⁾Technická Univerzita vo Zvolene, Fakulta ekológie a environmentalistiky, T.G. Masaryka 24, 960 01 Zvolen, Slovak Republic

³⁾PRALES, Odtrnovie 563, 013 22 Rosina, Slovak Republic

⁴⁾Štátna ochrana prírody SR, Tajovského 28B, 974 01 Banská Bystrica, Slovak Republic

⁵⁾Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Albertov 6, 128 00 Praha 2, Czech Republic

✉ e-mail: michal.frankovic@gmail.com

ORCID: M. Frankovič 0000-0003-2772-3738
M. Mikoláš 0000-0002-3637-3074

P. Janda 0000-0003-4732-6908
M. Svoboda 0000-0003-4050-3422

ABSTRACT

Natural disturbances such as windthrows and bark beetle outbreaks are essential in the formation of natural forest ecosystem structures in Central Europe. Therefore, evaluating disturbances' spatial and temporal extent and synchronicity is critical for understanding of forest dynamics. This study aimed to evaluate the long-term natural disturbance history of primary mixed-beech forests and investigate the species composition-temporal synchronisation relationship. We collected a unique dataset of > 6,000 tree cores across 14 forest stands on 174 study plots, and using dendroecological methods we reconstructed 200-year-long plot-level disturbance histories and evaluated synchronicity within the stands. Subsequently, we used GLMs to evaluate the tree species diversity-synchronicity relationship. The results showed substantial temporal variability of natural disturbances and a prevalence of low and moderate severity disturbances. Disturbance synchronisation was higher in the Western than in the Eastern Carpathian forests, which have a lower proportion of admixture tree species. Moreover, the GLMs showed a strong positive dependence of synchronicity on tree species richness. The results contradict the general assumption that mixed-species forests have higher resilience to disturbances than monospecific forests. The reason behind these findings can be attributed to the substantial admixture of Norway spruce, and its vulnerability to disturbances such as windthrow and bark beetle outbreaks.

[For more information see Summary at the end of the article.](#)

Kľúčové slová: dendroekológia; disturbančný režim; synchronizovanosť disturbancií; druhové zloženie stromov; primárne lesy; lesy s dominanciou buka; prirodzená dynamika

Key words: dendroecology; disturbance regime; disturbance synchronisation; tree species richness; primary forest; beech-dominated forest; natural dynamics

ÚVOD

Významným faktorom, ktorý formuje prírodné lesné porasty v strednej Európe, sú prírodné disturbance, ako napríklad vietor, premnoženie hmyzu alebo ľad (NAGEL et al. 2016; SYNEK et al. 2020). Menia štruktúru lesného porastu a to tak, že zvyšujú jeho heterogenitu a okrem hospodárskych škôd vytvárajú rôzne biologicky významné prvky ako je napríklad nahromadené mŕtve drevo (KOZÁK et al. 2021; FERENČÍK et al. 2022). Tvorí sa tak rôznorodá vertikálna aj horizontálna štruktúra lesného porastu (MEIGS et al. 2017). Porast sa po prí-

rodnom narušení presvetlí, a po zmene podmienok dostávajú príležitosť rôzne druhy rastlín aj živočíchov s rozličnými nárokmi na život (KOZÁK et al. 2021). Tradičný koncept vnímania cyklu lesa ako ho opísal KORPEE (1995) sa začína klíčením mladých stromov zo semennej banky, ich rastom a kompetíciou až po dosiahnutie štádia optima. V tomto momente začínajú staré stromy z rôznych príčin odumierať, čím dôjde k presvetleniu porastu a uvoľneniu miesta pre klíčenie a rast novej kohorty stromov. Početné medzinárodné výskumy však ukazujú, že prírodná disturbance môže tento cyklus pozmeniť a od-

štartovať zmladenie stromov v ktoromkoľvek momente (MEIGS et al. 2017). To, aké je prírodné narušenie veľké, závisí od mnohých faktorov vrátane disturbancných činiteľov, ktoré narušenie spôsobili. Lesy v strednej Európe sú významne ovplyvnené prírodnými narušeniami, najmä vetrovými kalamitami a epizódami premnoženia podkôrneho hmyzu (SEIDL et al. 2017; NAGEL et al. 2017; SYNEK et al. 2020). Pre bukovo-jedľové lesy sú charakteristické skôr slabé a stredné disturbance s menšou intenzitou, ktoré zapríčiňujú tvorbu individuálnych porastových medzier po odumretí niekoľkých stromov (TROTSIUK et al. 2012; HOBI et al. 2015; ORMAN, DOBROWOLSKA 2017; FELDMANN et al. 2018; FRANKOVIČ et al. 2021).

Veľkosť, rozloženie a štruktúra porastových medzier vznikajúcich po narušení má väčšinou menej ako 150 m² (DROSSLER, VON LÜPKE 2005; ZEIBIG et al. 2005; NAGEL et al. 2017; ORMAN, DOBROWOLSKA 2017; FELDMANN et al. 2018). Dynamika tvorby malých a stredne veľkých porastových medzier býva označovaná za hlavný faktor pri tvorbe štruktúry a podoby bukovo-jedľových lesov mierneho pásma (SPLECHTINA et al. 2005; ŠAMONIL et al. 2009; FIRM et al. 2009; TROTSIUK et al. 2012; HOBI et al. 2015). Tieto medzery sú formované najmä odumieraním jednotlivých stromov alebo ich skupín, čo môže byť výsledkom starnutia jedincov v poraste, alebo fyziologického stresu spojeného s rastlinnými patogénmi a kompetíciou. Disturbancie spôsobené vetrom však môžu tiež hrať dôležitú úlohu, a to najmä v lesoch v horných častiach vegetačného stupňa, kde je významnou prímесou v druhovom zložení aj smrek obyčajný, ktorý sa vďaka náchylnosti na vývrat pri búrkach významne podieľa na dynamike tvorby porastových medzier. Okrem toho sú smrekové tiež náchylné na premnoženie podkôrneho hmyzu, ktorý sa ďalej môže šíriť do nižších nadmorských výšok, kde spôsobuje mozaikovitú štruktúru odumretých smrekov v rámci bukovo-jedľového stupňa (WINTER et al. 2015; ORMAN, DOBROWOLSKA 2017). Vďaka kombinácii všetkých faktorov môže byť mozaikovitý narušenie veľmi heterogénna a porastové medzery môžu dosahovať rôzne rozlohy.

Prírodné disturbance s vyššou intenzitou sa vyskytujú taktiež, ale s menšou frekvenciou. DROSSLER, VON LÜPKE (2005) zdokumentovali, že 10 % porastových medzier tvorili tie s rozlohou 250 až 1000 m² a boli s veľkou pravdepodobnosťou spôsobené atmosférickými procesmi. Ďalšie štúdie detekovali stredne silné narušenia so 40% odstránením korunového zápoja v Dinárskych vrchoch (NAGEL et al. 2014) alebo v Karpatskom oblúku, kde boli zaznamenané aj disturbance s vysokou severitou (FRANKOVIČ et al. 2021; KAMENIAR et al. 2023). Prírodné disturbance s rôznymi stupňami narušenia vytvárajú diverzifikovanú štruktúru lesa s kombináciou uzavretého korunového zápoja a s poprepájanými menšími alebo väčšími plochami vyvrátených stromov. Hnacou silou takýchto narušení môžu byť špecifické atmosférické procesy, ale aj následné premnoženia podkôrneho hmyzu a iných patogénov, ktoré ľahšie napádajú poškodené stromy.

Zmiešané lesy sa ukazujú byť produktívnejšie a odolnejšie ako monokultúry (FARES et al. 2015; SEIDL et al. 2016; JACTEL et al. 2017) pravdepodobne preto, že rôzne druhy drevín reagujú odlišne voči danému biotickému alebo abiotickému rušivému faktoru. O vplyve druhovej bohatosti, kde niektoré druhy odolávajú rušivým vplyvom lepšie ako iné, hovorí teória *insurance hypothesis* (YACHI, LOREAU 1999), ktorá je založená na rozložení rizika prírodného hazardu medzi viaceré druhy, a aspoň niektoré z nich tak môžu byť rezistentnejšie voči danému rušivému vplyvu. Príčinou je rozličná funkčná diverzita jednotlivých druhov drevín, a tým aj odlišná reakcia na stresory. Existuje teda vyššia pravdepodobnosť, že aspoň niektoré druhy stromov sú odolnejšie voči danému stresoru a existuje viac príležitostí na zachovanie základných funkcií lesného ekosystému, aj keď ostatné druhy môžu byť poškodené alebo odumrieť (YACHI, LOREAU 1999).

Štúdium vzťahu medzi prírodnými disturbanciami a faktormi prostredia v primárnych lesoch môže priniesť výsledky, ktoré nám pomôžu lepšie porozumieť mechanizmom narušení a reziliencie lesných

ekosystémov v období klimatických zmien. V zmiešaných lesoch s dominanciou buka je teda, na základe *insurance hypothesis*, možné očakávať nižšiu mieru narušenia a vyššiu odolnosť porastov vďaka väčšej druhovej diverzite drevín (FARES et al. 2015). Naším cieľom je kvantitatívne vyhodnotiť disturbancný režim primárnych zmiešaných lesov s dominanciou buka a vysvetliť vzťah medzi diverzitou lesných drevín a synchronizáciou narušení v čase. V rámci napĺňania stanoveného cieľa chceme odpovedať na nasledovné otázky:

- Aký režim narušení prevládal na lokalitách v lesoch s dominanciou buka lesného v strednej Európe?
- Akú úlohu zohráva druhové zloženie v synchronizácii prírodných disturbancií v čase?

MATERIÁL A METODIKA

Charakteristika územia

Výskumné plochy prírodných lesov v tejto štúdii sú vybrané v rámci existujúcej siete trvalých výskumných plôch primárnych lesov, ktoré boli založené v rámci projektu REMOTE zameraného na primárne lesy a pralesy v strednej, východnej a juhovýchodnej Európe.

V prípade tejto štúdie sú výskumné plochy v rôznych nadmorských výškach, zväčša na hornej hranici bukovo-jedľového vegetačného stupňa a zväčša hraničia s pásom smrekového vegetačného stupňa (tab. 1). Výskumné plochy pokrývajú dva geomorfologické celky Karpatského oblúka, a to Západné a Východné Karpaty. Pre porovnanie, výskumné plochy v Západných Karpatoch majú väčší rozsah nadmorských výšok, sú položené vyššie ako tie vo Východných Karpatoch, kde sú nadmorské výšky nižšie, svahy sú miernejšie a taktiež je tu odlišné geologické podložie. Lesné porasty sa navyše líšia aj v druhovom zložení. Kým porasty Západných Karpát sú druhovo bohatšie, v porastoch Východných Karpát významne dominuje najmä buk (*Fagus sylvatica* L.). Jedľa biela (*Abies alba* Mill.) a smrek obyčajný (*Picea abies* H. Karst.) dominujú menej často a v prípade Západných Karpát je prímес týchto a ostatných typických lesných drevín tohto vegetačného stupňa omnoho častejšia, a dokonca na niektorých výskumných plochách prechádzajú takmer do dominancie v druhovom zložení. Ďalšími bežnými druhmi drevín vyskytujúcich sa v lesných porastoch sú javor horský (*Acer pseudo-platanus* L.), jaseň štíhly (*Fraxinus excelsior* L.) a brest horský (*Ulmus glabra* Huds.), a to najmä v západokarpatskej časti lokalít (obr. 1 a 2).

Výskumné plochy sú lokalizované v oblasti Západných a Východných Karpát Slovenska, a vhodné porasty boli identifikované na základe národnej inventarizácie primárnych lesov. Inventarizácia bola navrhnutá tak, aby identifikovala lesy, kde s vysokou pravdepodobnosťou ľudská činnosť nezasahovala do prírodného charakteru lesného porastu. Vzhľadom na to, že v primárnych lesoch v strednej Európe nie je možné úplne vylúčiť vplyvy človeka (extenzívna pastva a ťažba), boli vybrané len tie lokality, kde ľudská činnosť priamo neovplyvnila korunový zápoj. Výber bol zložený z terénneho výskumu, štúdie historických vojenských máp Rakúsko-Uhorska z rokov 1764 až 1768 a 1806 až 1869 a leteckých snímok z roku 1950 (MIKOLÁŠ et al. 2019). Zo všetkých identifikovaných lokalít primárnych lesov na Slovensku, ktoré majú rozlohu okolo 10 000 ha, sme vybrali 14 porastov a založili 174 výskumných plôch v bukovo-jedľových lesoch. Rozsah nadmorských výšok bol od 642 do 1285 m n. m (tab. 1). Lokality, v ktorých prebiehal výskum, sú súčasťou národných parkov a prírodných rezervácií a príroda v nich je prísne chránená. Vďaka bezzásahovému režimu sú všeobecne považované za lokality s vysokou biodiverzitou s veľkým počtom ohrozených druhov (MIKOLÁŠ et al. 2015; UJHÁZYOVÁ et al. 2016). Nakoľko sa jedná len o lesy, kde prevládajú prírodné procesy, výskum dynamiky prírodných narušení môže mať veľmi vysoký potenciál pre pochopenie dynamiky lesných ekosystémov v strednej Európe.

V každom zo 14 zmapovaných polygónov primárneho lesa sme založili 6–20 kruhových trvalých výskumných plôch (TVP) s rozlohou 0,15 ha. Pre ich výber bola vytvorená polygónová sieť (každá 10 ha) s použitím ArcView 9.3 (ESRI 2011). V rámci každého polygónu sme vygenerovali náhodný bod a podľa náhodne identifikovaných bodov sme umiestnili dve výskumné plochy pozdĺž vrstevníc, umiestnené 40 m od tohto bodu, každú opačným smerom (obr. 3).

Zber dát

Pomocou laserového zameriavača napojeného na GIS (Field-Map, IFER 2008; www.ifer.cz) boli zmerané všetky polohy stromov v rámci výskumnej plochy s DBH (diameter at breast height, priemer v prsnej výške 130 cm) nad 6 cm a ich priemery. Každému jedincovi bolo priradené identifikačné číslo, po čom nasledoval odber ďalších doplnujúcich dát ako je pozícia jedince v poraste a druh stromu. Aby bolo možné kvantifikovať vzťah medzi korunovým zápojom a DBH jednotlivých stromov, bol priamo v teréne zaznamenaný priemer koruny u 15 vŕtaných stromov. Následne bol s použitím týchto dát vytvorený matematický model so vzťahom hrúbky stromu (DBH) a korunovou plochou a každý z týchto vzťahov bol pre každý región s výskumnými plochami špecifický ($R^2 = 0,61$; $p < 0,001$).

Dendrochronologické vývrty boli extrahované kolmo na smer svahu, na ktorom strom rastie, vo výške 1 meter nad zemou, aby sa zabránilo odobratiu vývrty s reakčným drevom (SPEER 2010). Každý z vývrtov bol odobratý podľa hierarchie hrúbkových tried v rámci oblasti okolo stredu plochy, ktorá pozostáva z troch vnorených kruhov s plochami 500, 1000 a 1500 m². Pokiaľ bolo možné, pri odoberaní vývrtov sa klá-

dol dôraz na získanie celého vývrty a teda aj s jeho stredom.

Dendrochronologické vzorky boli zmerané a spracované klasickými dendrochronologickými metódami s použitím posuvného stola LINTAB a softvéru TsapWin (RINNTECH, Heidelberg, Nemecko, <http://www.rinntech.com>) s rozlíšením 0,01 mm. V prípade, že pri odoberaní vývrty chýbal stred, vykonal sa odhad počtu chýbajúcich letokruhov pomocou Duncanovej metódy (DUNCAN 1989).

Následne prebehlo krížové datovanie pomocou softvéru CDendro. 7.1 (LARSSON 2003).

Rekonštrukcia narušení na úrovni stromov

Na vytvorenie chronológie narušení sme využili pozorovania zmien trendov v ročných prírastkoch letokruhov, z čoho sme identifikovali priebeh disturbancií na úrovni stromov. Tie boli neskôr použité ako základné údaje pre rekonštrukciu narušení na úrovni plochy a následne na úrovni porastu. Pre rekonštrukciu disturbancií na úrovni stromov sme detekovali dva typy rastových trendov, a to: 1) náhle a trvalé zvýšenie prírastkov známe ako uvoľnenie rastu, ktoré znamená otvorenie korunového zápoja a presvetlenie porastu – a tým pádom dochádza k zvýšeniu ročných prírastkov a 2) rýchly počiatkový rast mladých semenáčikov, ktorý naznačuje regeneráciu v podmienkach otvoreného zápoja – a teda v porovnaní s inými semenáčikmi majú vyššie prírastky (FRELICH 2002). Pomocou vyššie popísaných dendroekologických metód sme matematicky určili prahové hodnoty, na základe ktorých sme schopní rozlíšiť rastové trendy indikujúce narušenie alebo zmeny v prírastkoch, spôsobené inými faktormi.

Tab. 1.

Informácie o lesných porastoch
Characteristics of study stands

Region	Meno lesného/ porastu/Forest stand	Počet výsk. plôch/Number of research plots	Počet vývrtov/ Number of increment cores	Nadm. výška/ Altitude (m)	Sklon/Slope (min - max) (%)	Sklon/Slope (mean) (%)	BA (m ² ha ⁻¹) <i>Fagus sylvatica</i>	BA (m ² ha ⁻¹) <i>Picea abies</i>	BA (m ² ha ⁻¹) <i>Abies alba</i>	BA (m ² ha ⁻¹) Ostatné/Others
Západné Karpaty ¹	Padva (PAD)	7	188	1064–1270	21–35	28,43	20,71	8,57	2,00	0,00
Západné Karpaty	Kornietová (KOR)	14	691	1012–1224	20–37	29,77	21,57	15,25	4,50	1,00
Západné Karpaty	Kundračka (KUN)	7	196	963–1193	25–44	3,14	23,00	9,00	5,29	1,00
Západné Karpaty	Skálná Alpa (SKA)	8	173	1106–1265	20–35	26,72	24,25	10,17	7,00	0,00
Západné Karpaty	Šrámková (SRA)	14	723	951–1117	23–38	32,57	23,14	5,10	11,73	0,89
Západné Karpaty	Šútovská (SUT)	14	723	785–1145	24–40	32,36	37,08	8,57	5,43	0,00
Západné Karpaty	Obrštín (OBR)	6	262	823–955	29–39	31,5	27,50	5,50	11,83	2,67
Západné Karpaty	Pofana (POL)	20	626	1039–1284	17–33	24	23,00	10,36	4,88	0,67
Východné Karpaty ²	Havešová (HAV)	14	341	642–710	Oct–29	18	32,71	0,00	0,00	0,53
Východné Karpaty	Stužica (STU1)	14	408	845–1020	Octv26	18,14	40,79	0,00	1,67	0,00
Východné Karpaty	Stužica (STU2)	14	428	822–1068	Sep–30	19,92	41,21	0,00	2,44	0,00
Východné Karpaty	Stužica (STU3)	14	554	898–1053	23–38	28,43	45,79	0,00	4,56	1,00
Východné Karpaty	Klenovský Vepor (VEP)	13	447	1107–1263	16–35	25,8	16,69	14,15	6,27	0,44
Východné Karpaty	Vihorlat (VIH)	14	426	642–945	7–29	17,23	41,79	0,00	9,50	2,00

¹Western Carpathians; ²Eastern Carpathians

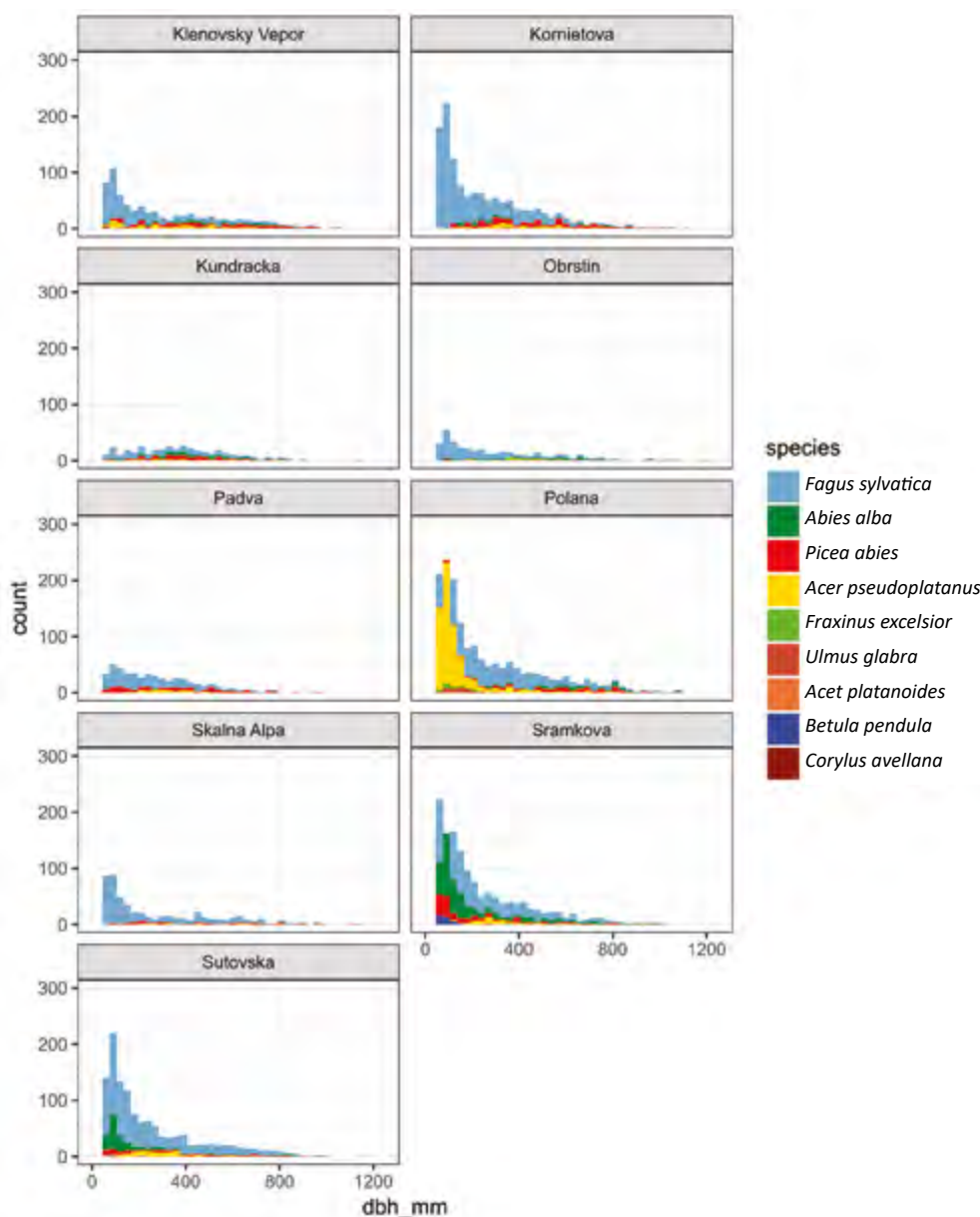
Na identifikáciu uvoľneného rastu stromu bola použitá metóda *Absolute increase method (AI)* (FRAVER, WHITE 2005). Prahová hodnota je definovaná ako rozdiel medzi desaťročným priemerom (M_1) pred cieľovým rokom a 10-ročným priemerom (M_2) po cieľovom roku, pre ktorý sa hodnota vypočítava:

$$AI = (M_2) - (M_1)$$

Prahová hodnota, ktorá sa označuje pre daný rok ako rok uvoľnenia, bola určená ako 1,25-násobok smerodajnej deviačnej odchýlky všetkých hodnôt absolútneho zvýšenia (AI) v regionálne ohraničenom datasete všetkých letokruhových chronológií. Zo štúdie sme vylúčili kratšie obdobia zvýšených prírastkov, aby nedochádzalo ku chybnému

detekovaniu narušení a ku chýbám oboch typov. Na to, aby sme predišli k určeniu narušenia napr. pri klimatických výkyvoch, museli prírastky letokruhov prekonať prahovú hodnotu zrýchlenia rastu po dobu najmenej 7 rokov.

Všetky použité prahové hodnoty boli špecifické pre daný druh dreviny a subregión. Aby sme minimalizovali nadhodnotenie rozsahu narušenia, použili sme iba údaje z juvenilných stromov, ktoré boli ešte schopné reagovať na uvoľnenie zápoja, a teda v čase narušenia nedosahovali výšku korunnej etáže (FRELICH, LORIMER 1991). Na rozlíšenie dospelých jedincov od mladých stromov v čase udalosti sa použil špecifický prahový limit DBH. Táto hodnota DBH bola odhadnutá

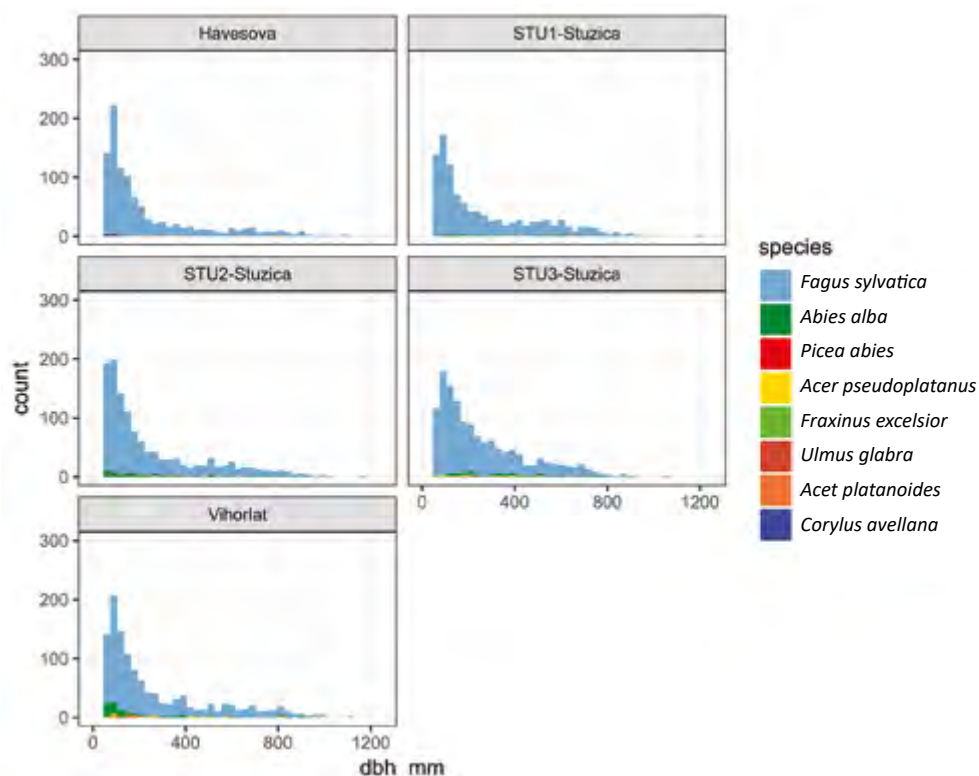


Obr. 1.

Histogramy rozdelenia DBH a druhového zloženia v rámci porastov v Západných Karpatoch pre všetkých jedincov stromov s DBH ≥ 6 cm rozdelených do hrúbkových tried

Fig. 1.

DBH distribution of all tree species on stand level in Western Carpathian region. The height of columns represents absolute number of trees with DBH ≥ 6 cm

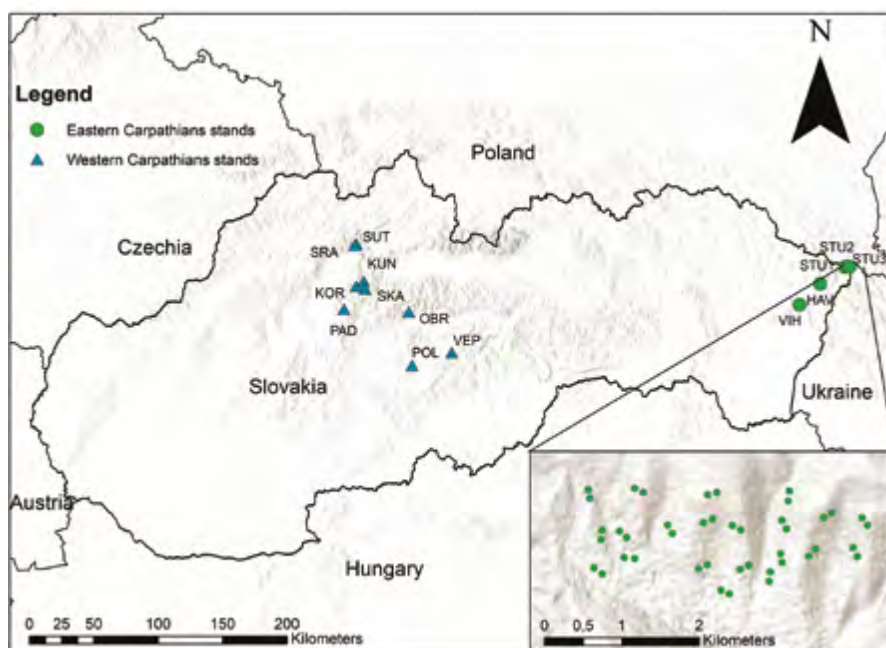


Obr. 2.

Histogram rozdelenia DBH a druhového zloženia v rámci porastov vo Východných Karpatoch pre všetkých jedincov stromov s DBH ≥ 6 cm rozdelených do hrúbkových tried

Fig. 2.

DBH distribution of all tree species on stand level in Eastern Carpathian region. The height of columns represents absolute number of trees with DBH ≥ 6 cm



Obr. 3.

Priestorové rozloženie skúmaných lesných porastov na Slovensku s farebne odlišenými regiónmi. Zelenou farbou sú označené lokality nachádzajúce sa vo Východných Karpatoch a modrá farba označuje lokality v Západných Karpatoch. V malom náhľade je zobrazený koncept a dizajn rozmiestnenia výskumných plôch v rámci jedného lesného porastu

Fig. 3.

Spatial distribution of stands across Slovakia with the color representing the different regions, divided into the Eastern (green) and Western (blue) Carpathian mountains. Inset shows study plots (circles), indicating the design of their location within the study stands

z regresného modelu s údajmi zo známych nameraných korunových zápojov a potlačených stromov (JANDA et al. 2017; ČADA et al. 2020).

Ďalší z rastových trendov, pomocou ktorého sme detekovali narušenia, je rýchly začiatok rastu juvenilných stromov v otvorenom zápoji. Vysoké prírastky v skorých štádiách života stromu u juvenilných jedincov značia, že daný strom rástol v podmienkach otvoreného korunového zápoja, a teda s dostatkom slnečného žiarenia a iných zdrojov. K evidencii narušenia došlo, keď priemerná šírka 5. až 14. letokruhu prekročila prahovú hodnotu rýchlosti rastu, ktorá bola určená ako kľzavý priemer šírky letokruhov medzi 5. až 14. letokruhom. Táto hranica bola definovaná porovnaním rýchlosti rastu stromov rastúcich v podmienkach otvoreného zápoja a stromov rastúcich v podmienkach uzavretej koruny (SVOBODA et al. 2014; TROTSIUK et al. 2014; JANDA et al. 2017). Všetky letokruhy so šírkou rovnou alebo väčšou ako optimálny prah hodnoty šírky letokruhov bol určený ako rastúci v porastovej medzere. Všetky použité prahové hodnoty boli špecifické pre daný druh stromu a subregión.

Chronológia disturbancií na úrovni plôch a porastov

Pre výpočet rozsahu narušenia na úrovni plochy sme použili záznamy o narušení od jednotlivých stromov na výskumnej ploche. Percento narušenej plochy korún stromov na úrovni výskumnej plochy sa následne vypočítalo pre každý rok ako súčet aktuálnych plôch korún stromov reagujúcich na narušenie (vykazujúcich rastové trendy uvoľnenia rastu alebo rýchleho počiatočného rastu v otvorenom poraste), vydelený celkovou plochou korún všetkých vzorkovaných stromov, čím sme dosiahli percento narušenia pre každý rok chronológie (TROTSIUK et al. 2018; ČADA et al. 2020; FRANKOVIČ et al. 2021; KAMENIAR et al. 2023). Na vyhladenie všetkých údajov v histograme proxy dát zrekonštruovanej histórie disturbancií sme použili kernelovú funkciu na určenie hustoty pravdepodobnosti (Kernel density estimation function – KDE). Kernelová funkcia je široko používaná technika vyhladzovania neparametrických údajov na odhadnutie funkcie hustoty pravdepodobnosti náhodnej premennej (DUONG 2007). Pre odhad kernelovej hustoty sme nastavili dĺžku časovej periódy kľzavého priemeru na 30 rokov a šírku ohraničenia rovnajúceho sa 5. Tým sme získali výslednú krivku historických narušení v čase a ich severitu s vyjadreným podielom narušenej plochy. Na krivke boli extrahované hodnoty vrcholov grafu, čo značí najvyššiu pravdepodobnosť výskytu narušenia v čase, pred ktorými sa krivka zvyšovala aspoň 5 rokov. Ďalším kritériom bola minimálna doba medzi dvoma vrcholmi aspoň 10 rokov. Severita disturbance sa potom vypočítala ako súhrn všetkých relatívnych plôch narušeného korunového zápoja na ploche, u ktorých došlo k narušeniu počas jedenásťročného pohyblivého okna. Použité parametre boli nastavené na základe predpokladu, že väčšina stromov reaguje na otvorenie zápoja a zmenu podmienok po narušení v priebehu desať rokov (FRELIČ, LORIMER 1991). Takáto situácia sa označila ako udalosť narušenia. Výsledok nehovorí o činiteľovi, ktorý narušenie spôsobil, ale o severite a najpravdepodobnejšej dobe výskytu prírodnej disturbance.

Synchronicita prírodných narušení a druhová bohatosť

Na vyhodnotenie synchronicity disturbancií sme použili Kendallov koeficient zhody (*Kendall's W*; KENDALL 1970). Kendallov koeficient zhody nadobúda hodnoty od 0 (najnižšia zhoda) do 1 (dokonalá zhoda). Ako vstupné dáta boli použité chronológie disturbancií na úrovni plochy a koeficient bol vypočítaný pre každý porast individuálne. Tým pádom výsledkom bolo 14 hodnôt, ktoré opisovali mieru synchronicity na úrovni jednotlivých porastoch. Keďže Kendallov koeficient *W* závisí od počtu chronológií zahrnutých do výpočtu (GOUHIER, GUICHARD 2014), nemôžeme priamo porovnávať synchronicitu medzi

porastmi s rôznym počtom plôch. Preto sme pre porovnávanie použili metodiku *bootstrap m-out-of-n* (BICKEL, SAKOV 2008) a prevzorkovali pôvodný súbor chronológií 10 000-krát, pričom každé opakovanie prebehlo s výberom podskupiny plôch vo veľkosti 4 plochy.

Pre zhodnotenie vzťahu medzi druhovou diverzitou drevín a stupňom synchronicity disturbancií porastov sme použili zovšeobecnený lineárny model (*Generalized linear model* – GLM) s použitím gamma rozdelenia (McCULLAGH, NELDER 1989). Keďže sa porasty odlišovali druhovou diverzitou drevín, prepojili sme taktiež stupeň synchronicity disturbancií s druhovou bohatosťou drevín.

Pretože počet vrtných stromov sa medzi jednotlivými plochami výrazne líšil (29–199 stromov na plochu), mohlo dôjsť k odchýlke pri odhade diverzity drevín. Preto sme nasimulovali rovnaký počet stromov ($n = 29$ stromov na výskumnú plochu) a vypočítali očakávanú druhovú bohatosť pomocou *rarefaction analysis* (CHAO et al. 2014). Druhová bohatosť teda bola vyjadrená ako priemerný počet druhov drevín na lesný porast. Bohatosť druhov sa potom použila ako prediktor synchronicity disturbancií v GLM. Regionálne rozdiely môžu byť alternatívnym vysvetlením rozdielov v synchronicite porastov a preto sme okrem modelu s druhovou diverzitou vytvorili aj model zahŕňajúci regióny (Západné a východné Karpaty). Pretože regióny a druhová diverzita spolu výrazne korelovali (*point-biserial correlation*: $r = 0,88$; $p < 0,0001$), nezlučili sme oba prediktory do jedného GLM, ale vytvorili sme dva samostatné modely.

Diagnostické grafy reziduálov modelov vykazovali pomerne heterogénne rozptyly, a preto sme pri modelovaní použili heteroskedasticky konzistentnú štruktúru kovariančnej matice HC4, ktorá je obzvlášť vhodná pre malé vzorky (ZEILEIS 2006; CRIBARI-NETO, DA SILVA 2011).

Všetky analýzy boli realizované v softvéri R (R Core Team, 2023) s využitím programových balíkov ggplot2 (WICKHAM 2016), sandwich (ZEILEIS et al. 2020) a synchrony (GOUHIER, GUICHARD 2014).

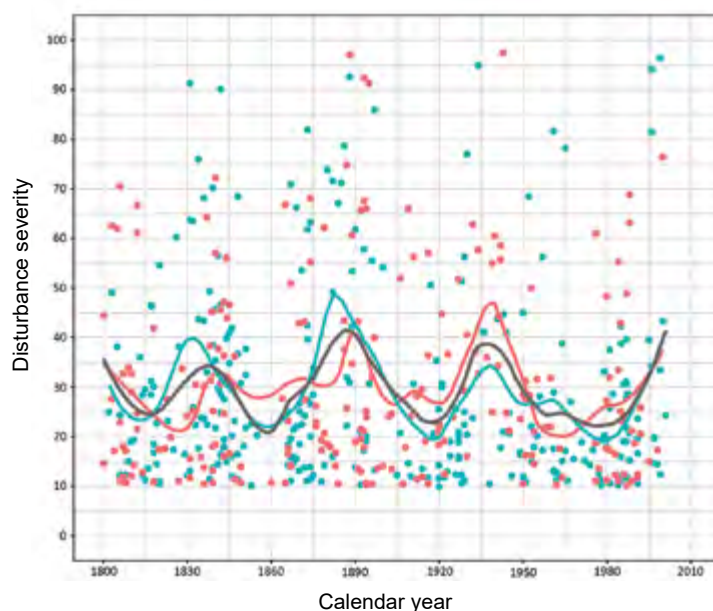
VÝSLEDKY

Zobieraných bolo 6186 dendrochronologických vývrtov, z ktorých po spracovaní bolo spolu na všetkých výskumných plochách identifikovaných 517 disturbancií počas 200 rokov dlhej chronológie (obr. 4). Výsledkom je variabilný disturbančný režim s charakteristickými obdobiami zvýšenej disturbančnej aktivity a v niektorých prípadoch s disturbanciami s vysokou severitou ($\geq 60\%$ odstránenej plochy korunového zápoja).

Výsledky ukázali vysokú variabilitu aktivity disturbancií v rámci lesných porastov. Tieto krivky boli následne použité ako základné dáta pre analýzu synchronizácií. Disturbancie v Západných Karpatoch sa vyznačovali vyššími fluktuáciami a intenzitou narušení boli vyššie a krivky synchronizovanejšie (obr. 5, 6).

Pre chronologické krivky na úrovni plochy boli v rámci lesných porastov vypočítané hodnoty Kendallovho koeficientu zhody. Najvyššia zaznamenaná hodnota bola v prírodnej rezervácii Obrštín ($W = 0,58$) a najnižšia v prírodnej rezervácii Havešová ($W = 0,33$). Z výsledkov je zrejmé, že disturbance boli viac synchronizované v Západných Karpatoch ako vo Východných Karpatoch (obr. 7).

Koeficienty synchronicity sme ďalej hodnotili vo vzťahu s druhovou diverzitou stromov. Tento vzťah bol štatisticky preukazný (GLM: $b [se] = 0,14 [0,07]$, $z = 1,99$, $p = 0,046$) a ukazoval, že synchronicita disturbancií s druhovou diverzitou drevín významne narastala (obr. 7). Napriek tomu je potrebné dodať, že aj rozdiely medzi regiónmi boli štatisticky preukazné (GLM: $b [se] = 0,24 [0,06]$, $z = 3,65$, $p < 0,001$) a predikčná sila regionálneho modelu bola vyššia ako sila modelu s druhovou diverzitou ($R^2 = 0,19$ vs $0,10$).

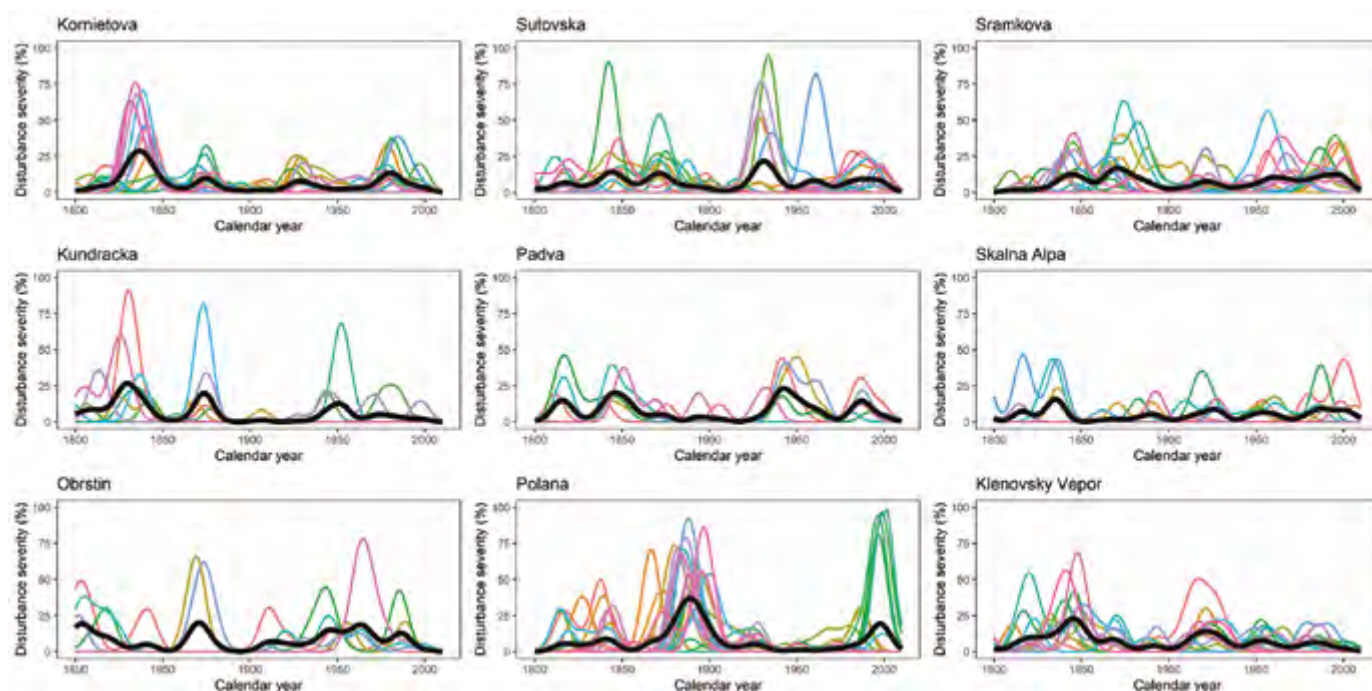


Obr. 4.

Identifikované prírodné narušenia v čase. Každý bod reprezentuje identifikovanú udalosť narušenia v minulosti so severitou $\geq 10\%$, s farbou reprezentujúcou región, v ktorom sa udalosť stala (tyrkysová – Západné Karpaty, červená – Východné Karpaty). Krivky sú výsledkom vyhladenia týchto udalostí funkciou lokálnej regresie (čierna farba – všetky disturbance)

Fig. 4.

Temporal distribution of disturbance events. Each dot represents a plot-level disturbance event with $\geq 10\%$ of canopy area removal (severity), smoothed by local regression polynomial function (lines). The black line represents the smoothed function of all plot-level disturbance events, turquoise colour represents data from the Western Carpathians and red from the Eastern Carpathians

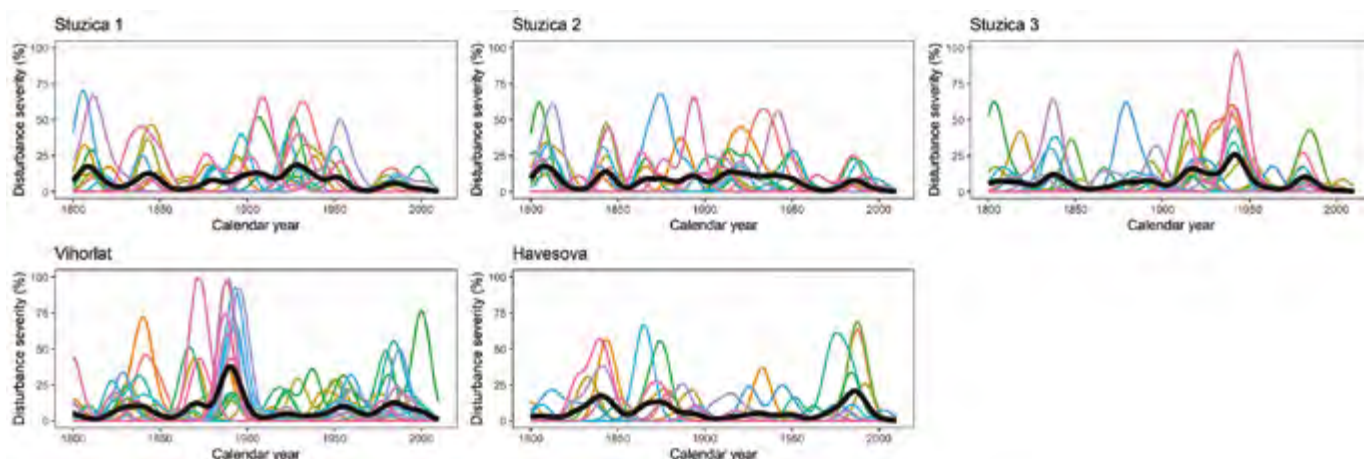


Obr. 5.

Chronológia disturbanceí na úrovni výskumnej plochy (farebné čiary) a porastu (čierna hrubé čiary), ktoré boli vypočítané s použitím Kernel density estimation function (KDE) pre Západné Karpaty

Fig. 5.

Plot (coloured lines) and stand level (black lines) of disturbance chronologies in Western Carpathians calculated using Kernel density estimation function (KDE) of disturbed areas

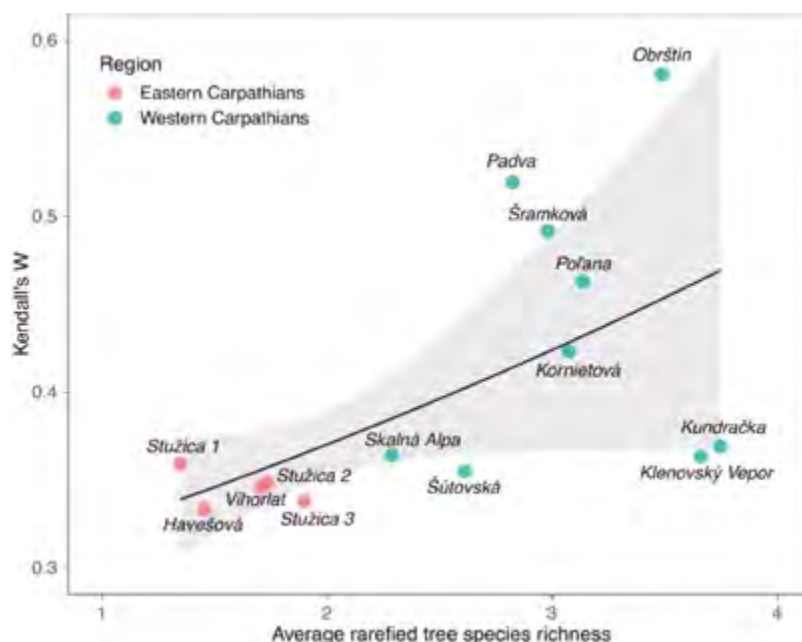


Obr. 6.

Krivky chronológií disturbancií na úrovni výskumnej plochy (farebné čiary) a porastu (čierne hrubé čiary), ktoré boli vypočítané s použitím Kernel density estimation function (KDE) pre Východné Karpaty

Fig. 6.

Plot (coloured lines) and stand level (black lines) of disturbance chronologies in Eastern Carpathians calculated using Kernel density estimation function (KDE) of disturbed areas



Obr. 7.

Vzťah medzi diverzitou druhov stromov a synchronizáciou narušení v Západných a Východných Karpatoch. Predikcia GLM-modelu (priamka) a jeho 95% konfidenčný interval (šedá) sú zobrazené pozdĺž zobrazených hodnôt koeficientov synchronizácie pre jednotlivé lesné porasty (Západné Karpaty – tyrkysová farba, Východné Karpaty – červená farba)

Fig. 7.

Relationship between tree diversity and disturbance synchrony in Western and Eastern Carpathian forest stands. GLM-based prediction (line) and associated 95% confidence intervals (grey band) are displayed along with observed values (points) labelled by the stand names

DISKUSIA

S použitím dendroekologických metód sme zrekonštruovali a opísali disturbančný režim v jedľovo-bukových lesoch Západných a Východných Karpát. Disturbančný režim v Západných Karpatoch sa vyznačoval narušeniami s väčšou intenzitou a boli synchronizovanejšie v čase, kým disturbance vo Východných Karpatoch boli menej synchronizované, a teda pravdepodobne vo väčšej miere riadené pozadovým odumieraním jednotlivých stromov. Takéto rozdiely môžu byť spojené nielen s rozličnými atmosférickými procesmi, ale aj s rozličnými topografickými faktormi, alebo s rozdielom druhového zloženia (obr. 1 a 2).

Všeobecné výsledky z oboch regiónov sú konzistentné s výsledkami iných štúdií z jedľovo-bukových lesov, kde prevládali prírodné narušenia malej a strednej intenzity (ZEIBIG et al. 2005; ŠAMONIL et al. 2009; TROTSIUK et al. 2012; HOBI et al. 2015; ORMAN, DOBROWOLSKA 2017; FELDMANN et al. 2018; FRANKOVIČ et al. 2021).

Na úrovni plochy boli detekované disturbance taktiež so strednou a vysokou intenzitou, a to občas na viacerých výskumných plochách súčasne. Režimy narušenia, ktorých výsledkom sú porastové medzery rôznej veľkosti, s veľkou pravdepodobnosťou súvisia s atmosférickými procesmi ako sú konvektívne búrky, ktoré na rozdiel od silného vetra plynúceho z prechodov rozsiahlych frontálnych systémov postihujú menšie plochy. Narozdiel od extratropických cyklónov tieto procesy postihujú malé územia, a môžu teda zasiahnuť niekoľko stromov alebo výskuných plôch v rámci porastu súčasne. Takýto proces vytvára vysoko diverzifikovanú porastovú štruktúru, avšak takéto vetrové narušenie postihuje lesy len na obmedzenej ploche. Disturbancie s vysokou intenzitou, ktoré však postihujú iba jednotlivé časti porastov a plynú pravdepodobne z konvektívnych búrok, boli zaznamenané v Dinárskych vrchoch (NAGEL et al. 2017), v Rumunských Karpatoch (FURTUNA et al. 2018) a v listnatých lesoch Severnej Ameriky (CANHAM et al. 2001).

Stále však existujú nejasnosti ohľadom komplexných faktorov, ktoré ovplyvňujú režim narušenia z časového a priestorového hľadiska. Fyziografické vlastnosti terénu, kde sa lesný porast nachádza, môžu vystaviť tento ekosystém rôznym atmosférickým javom. Sklon svahu, orientácia, expozícia a morfológia pohoria môžu prispieť k vyšším severitám disturbance. Celkovo môže byť disturbance silnejšia vyššie vo svahu a na hrebeňoch hôr kvôli náročnejším atmosférickým podmienkam. Teda geomorfológia terénu a fyziografické vlastnosti môžu spolu s druhovou skladbou a klimatickými podmienkami vytvoriť komplex podmienok, ktorých zhodnotenie a predikcia môže byť obtiažna.

Vo vyšších polohách sa skladba drevín mení a podstatne početnejšou drevinou sa stáva smrek obyčajný (WINTER et al. 2015). Smrek obyčajný je vo všeobecnosti vnímaný ako drevina náchylná na vytváranie porastových medzier, kvôli svojej náchylnosti na vyvrátenie vetrom alebo mortalitu spôsobenú premnožením podkórneho hmyzu (WINTER et al. 2015; ORMAN, DOBROWOLSKA 2017; SYNEK et al. 2020). Preto jedným z dôležitých faktorov, ktoré ovplyvňujú severitu disturbance, môže byť aj druhové zloženie. Druhové zloženie môže byť ovplyvnené režimami narušenia, ale na druhej strane aj miera odolnosti jednotlivých druhov môže ovplyvniť disturbančný režim. Reciprocita vzťahu druhové zloženie – narušenia je teda zrejme.

Na základe teórie „*lucky monocultures*“ a „*unlucky mixtures*“ (PAUTASSO et al. 2005) môžeme predpokladať, že nie všetky zmiešané lesy musia byť rezistentnejšie a v prípade špeciálnej kombinácie druhového zloženia a typu narušenia môže dochádzať taktiež ku silným narušeniam (YACHI, LOREAU 1999; JACTEL et al. 2017). Lesy v Západných Karpatoch sú významne obohatené prímiesou viacerých druhov drevín ako je smrek obyčajný (*Picea abies* H. Karst.), javor horský (*Acer pseudoplatanus* L.), jaseň štíhly (*Fraxinus excelsior* L.) a brest horský

(*Ulmus glabra* Huds.). Dôležitou súčasťou je tu však smrek obyčajný, pričom jeho charakteristický rast v skupinách je pravdepodobne dôvodom vyššej severity narušenia, čo sa premietlo aj do výsledkov tejto štúdie. V lesnom ekosystéme so všetkými jeho špecifikami sa tam, kde rastie smrek obyčajný, môžu vyskytovať aj ostatné druhy drevín charakteristické pre tento ekosystém, čo následne koreluje aj s miestami s vyššou synchronizovanosťou disturbance. To sa napokon ukázalo aj v štatistickom výsledku. GLM model zahrňujúci aj faktor vplyvu regiónu vyšiel s mierne lepším predikčným potenciálom ako druhové zloženie. To môže mať rôzne príčiny, ale jednou z nich môže byť práve špecifické priestorové rozmiestnenie populácie smreku v prírodných rezerváciách, kde bol výskum uskutočnený. Aj napriek tomu, že naše výsledky sú čiastočne v rozpore so všeobecnou teóriou, ktorá hovorí o lepšej rezistencii zmiešaných lesov, usudzujeme, že diverzifikovaná druhová skladba porastu má na rezilienciu ekosystému pozitívny vplyv (YACHI, LOREAU 1999; FARES et al. 2015). V zmiešaných lesoch kvôli odlišnej funkčnej diverzite drevín existuje vyššia pravdepodobnosť, že niektoré z nich danému stresoru odolajú a produkčnosť ekosystému ostane zčasti zachovaná.

Diverzifikovaná štruktúra lesov zmierňuje vďaka svojej heterogenite rôzne vplyvy narušení. Smrek obyčajný rastie v skupinkách a jeho podiel sa zvyšuje s rastúcou nadmorskou výškou. Severity narušení tak môžu byť silne ovplyvnené aj touto skutočnosťou. Lesy so silnou prevahou buka lesného vo Východných Karpatoch majú pravdepodobne nižšie severity disturbance, pretože sú odolnejšie voči veterným vplyvom. Obdobie, kedy sú lesy najviac vystavené rizikám silných narušení na regionálnej úrovni, a teda aj so silnou synchronizáciou, je práve jeseň a zima. Vtedy sa vplyvom efektu prechodu extratropických cyklón v strednej Európe vyskytujú silné vetry (BRÁZDIL et al. 2004; PETTIT et al. 2021). V tomto období však buky nemajú listy, a teda odolávajú veternému vplyvu lepšie. To robí smrek omnoho náchyľnejší na silné veterné vplyvy, pretože je vystavený veľkému riziku vyvrátenia aj vo vegetačnom období aj mimo neho (DHÔTE et al. 2005).

ZÁVER

Prírodné a primárne lesy majú nezastupiteľnú úlohu v zmierňovaní zmeny klímy a ochrane biodiverzity. Popísanie prírodných procesov môže posilniť predstavu o fungovaní pôvodných lesných ekosystémov a pomôcť pri plánovaní manažmentu chránených území, alebo dokonca pri plánovaní prírode blízkeho aktívneho manažmentu v hospodárskych lesoch. V lesoch, ktoré sú málo ovplyvnené ľudskými zásahmi sa zachovali okrem iného aj prírodné procesy, ktoré sú neoddeliteľnou súčasťou lesných ekosystémov. Práve štúdium prírodných procesov v primárnych alebo zachovalých lesoch môže poskytnúť jedinečný zdroj informácií o pôvodnom fungovaní lesných ekosystémov. Takýto jedinečný zdroj informácií sa dá potom aplikovať pre nastavenie manažmentu lesných ekosystémov tak, aby plnili požadované funkcie. Takéto poznatky nadobúdajú obzvlášť význam najmä v čase klimatickej zmeny, s ktorou očakávame nárast klimatických výkyvov, a teda aj frekvencie a severity disturbance. Výsledky výskumu naznačujú, že nie len druhové zloženie môže mať vplyv na rezilienciu lesa, ale môže k tomu významne pomôcť aj jeho diverzifikovaná štruktúra (FARES et al. 2015; MEIGS et al. 2017; BAUHUS et al. 2017; JACTEL et al. 2017).

Efektívny manažment lesov by mal v strednej Európe zohľadňovať význam prírodných disturbance spôsobených vetrom, gradáciami podkórneho hmyzu a ich časového a priestorového aspektu. Štúdium týchto disturbance je nevyhnutné pre porozumenie štruktúrálnej heterogenity a dynamiky lesov. Synchronizácia týchto prírodných narušení je kľúčovým faktorom, pričom výsledky našej štúdie ukazujú, že disturbance v lesoch v Západných Karpatoch sú synchronizovanejšie ako vo Východných Karpatoch. Manažment lesných ekosystémov by

mal byť náležite prispôsobený k výraznej variabilite frekvencie a severity disturbancií. Dominantné disturbance v zmiešaných lesoch s prevahou buka sú tie s malou a strednou severitou, čo by malo ovplyvniť plánovanie stratégií obnovy a ochrany lesov v súvislosti s meniacimi sa environmentálnymi podmienkami. Zároveň by sa malo zohľadniť druhové zloženie lesov, pričom výsledky ukazujú, že disturbance sú synchronizovanejšie v lesoch s vyšším zastúpením smreka. Vzhľadom na významný vplyv prítomnosti smreka v Západných Karpatoch, ktorý je menej odolný voči disturbancem než listnaté druhy, by mal manažment venovať tejto prímеси osobitnú pozornosť a zohľadňovať ju pri plánovaní a realizácii opatrení na udržateľné využívanie lesov.

Podakovanie:

Výskum podporila Česká zemědělská univerzita v Praze (Interní grantová agentura ČZU, projekt č. A_19_32). Podakovanie od autorského kolektívu patrí všetkým, ktorí pomáhali pri zbere a spracovaní dát.

LITERATÚRA

- BAUHUS J., FORRESTER D.I., GARDINER B., JACTEL H., VALLEJO R., PRETZSCH H. 2017. Ecological stability of mixed-species forests. In: Pretzsch H. et al. (eds.): Mixed-species forests. Ecology and management. Berlin, Springer: 337–382. DOI: 10.1007/978-3-662-54553-9_7
- BICKEL P.J., SAKOV A. 2008. On the choice of m in the m out of n bootstrap and confidence bounds for extrema. *Statistica Sinica*, 19: 967–985.
- BRÁZDIL R., DOBROVOLNÝ P., ŠTEKL J., KOTYZA O., VALÁŠEK H., JEŽ J. 2004. History of weather and climate in the Czech Lands VI: Strong winds. Brno, Masaryk University: 377 s.
- 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): 1–10.
- CRIBARI-NETO F., DA SILVA W.B. 2011. A new heteroskedasticity-consistent covariance matrix estimator for the linear regression model. *Advances in Statistical Analysis*, 95: 129–146. DOI: 10.1007/s10182-010-0141-2
- ČADA V., TROTSIUK V., JANDA P., MIKOLÁŠ M., BAČE R., NAGEL T.A., MORRISSEY R.C., TEPLY A.J., VOSTAREK O., BEGOVIČ K., CHASKOVSKYY O. 2020. Quantifying natural disturbances using a large-scale dendrochronological reconstruction to guide forest management. *Ecological Applications*, 30 (8): eo2189. DOI: 10.1002/eap.2189
- DHÔTE J-F. 2005. Implication of forest diversity in resistance to strong winds. In: Scherer-Lorenzen M. et al. (eds.): Forest diversity and function. Temperate and boreal systems. Berlin, Springer: 291–307. *Ecological studies*, vol. 176. DOI: 10.1007/3-540-26599-6_14
- DROSSLER B., VON LÜPKE B. 2005. Canopy gaps in two virgin beech forest reserves in two virgin beech forest reserves in Slovakia. *Journal of Forest Science*, 51 (10): 446–457. DOI: 10.17221/4578-JFS
- DUNCAN R.P. 1989. An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*). *New Zealand Natural Science*, 16 (3): 31–37.
- DUONG T. 2007. Kernel density estimation and kernel discriminant analysis for multivariate data in R. *Journal of Statistical Software*, 21 (7): 1–16. DOI: 10.18637/jss.v021.i07
- ESRI 2011. ArcGIS Desktop. Release 10. Redlands, CA, Environmental Systems Research Institute.
- FARES S., MUGNOZZA G.S., CORONA P., PALAHÍ M. 2015. Sustainability: Five steps for managing Europe's forests. *Nature*, 519 (7544): 407–409. DOI: 10.1038/519407a
- FELDMANN E., DRÖSSLER L., HAUCK M., KUCBEL S., PICHLER V., LEUSCHNER C. 2018. Canopy gap dynamics and tree understory release in a virgin beech forest, Slovakian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 415: 38–46. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.02.022
- FERENČÍK M., SVITOK M., MIKOLÁŠ M., HOFMEISTER J., MAJLANOVA L., VOSTAREK O., KOZAK D., BAČE R., BEGOVIČ K., BĚTÁK J., ČADA V., DUŠÁTKO M., DVOŘÁK D., FRANKOVIČ M., GLOOR R., JANDA P., KAMENIAR O., KŘÍŽ M., KUNCA V., MARKULJAKOVÁ K., RALHAN D., RODRIGO R., RYDVAL M., PAVLIN J., POUSKA V., SYNEK M., ZEMLEROVÁ V., SVOBODA M. 2022. Spatial and temporal extents of natural disturbances differentiate deadwood-inhabiting fungal communities in spruce primary forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 517: 120272. DOI: 10.1016/j.foreco.2022.120272
- FIRM D., NAGEL T.A., DIACI J. 2009. Disturbance history and dynamics of an old growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, 257: 1893–1901. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.09.034
- FRANKOVIČ M., JANDA P., MIKOLÁŠ M., ČADA V., KOZÁK D., PETTIT J.L., NAGEL T.A., BUECHLING A., MATULA R., TROTSIUK V., GLOOR R. 2021. Natural dynamics of temperate mountain beech-dominated primary forests in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 479: 118522. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118522
- FRAVER S., WHITE A.S. 2005. Identifying growth releases in dendrochronological studies of forest disturbance. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 1648–1656. DOI: 10.1139/x05-092
- FRELICH L.E., LORIMER C.G. 1991. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region. *Ecological Monographs*, 61: 145–164. DOI: 10.2307/1943005
- FRELICH L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge, Cambridge University Press: 266 s. *Cambridge studies in ecology*
- FURTUNA P., HAIDU I., MAIER N. 2018. Synoptic processes generating windthrow. A case study for Apuseni Mountains (Romania). *Geographia Technica*, 13: 52–61. DOI: 10.21163/GT_2018.132.04
- GOUIER T.C., GUICHARD F. 2014. Synchrony: quantifying variability in space and time. *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 524–533. DOI: 10.1111/2041-210X.12188
- HOBİ M. L., COMMARMOT B., BUGMANN H. 2015. Pattern and process in the largest primeval beech forest of Europe (Ukrainian Carpathians). *Journal of Vegetation Science*, 26 (2): 323–336. DOI: 10.1111/jvs.12234
- CHAO A., GOTELLI N.J., HSIEH T.C., SANDER E.L., MA K.H., COLWELL R.K., ELLISON A.M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological monographs*, 84 (1): 45–67. DOI: 10.1890/13-0133.1
- JACTEL H., BAUHUS J., BOBERG J., BONAL D., CASTAGNEYROL B., GARDINER B., GONZALEZ-OLABARRIA J.R., KORICHEVA J., MEURISSE N., BROCKERHOFF E.G. 2017. Tree diversity drives forest stand resistance to natural disturbances. *Current Forestry Reports*, 3 (3): 223–243. DOI: 10.1007/s40725-017-0064-1

- JANDA P., TROTSIUK V., MIKOLÁŠ M., BAČE R., NAGEL T.A., SEIDL R., SEEDRE M., MORRISSEY R.C., KUCBEL S., JALOVIAK P., JASÍK 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
- KAMENIAR O., VOSTAREK O., MIKOLÁŠ M., SVITOK M., FRANKOVIČ M., MORRISSEY R.C., KOZÁK D., NAGEL T.A., DUŠÁTKO M., PAVLIN J., FERENČÍK M. 2023. Synchronised disturbances in spruce- and beech-dominated forests across the largest primary mountain forest landscape in temperate Europe. *Forest Ecology and Management*, 537: 120906. DOI: 10.1016/j.foreco.2023.120906
- KENDALL M.G. 1970. Rank correlation methods. London, Griffin: 202 s.
- KORPEL S. 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart, Fischer: 310 s.
- KOZÁK D., SVITOK M., WIEZIK M., MIKOLÁŠ M., THORN S., BUECHLING A., HOFMEISTER J., MATULA R., TROTSIUK V., BAČE R., BEGOVIČ K. 2021. Historical disturbances determine current taxonomic, functional and phylogenetic diversity of saproxylic beetle communities in temperate primary forests. *Ecosystems*, 24: 37–55. DOI: 10.1007/s10021-020-00502-x
- LARSSON L.A. 2003. CDendro: Cybis Dendro dating program. Saltsjobaden, Sweden, Cybis Elektronik & Data AB.
- MCCULLAGH P., NELDER J.A. 1989. Generalized Linear Models. 2nd. edition. Boca Raton, Chapman & Hall/CRC: 511 s.
- MEIGS G.W., MORRISSEY R.C., BAČE R., CHASKOVSKYY O., ČADA V., DESPRÉS T., DONATO D.C., JANDA P., LÁBUSOVÁ J., SEEDRE M., MIKOLÁŠ M. 2017. More ways than one: Mixed-severity disturbance regimes foster structural complexity via multiple developmental pathways. *Forest Ecology and Management*, 406, 410–426. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.07.051
- MIKOLÁŠ M., SVITOK M., TEJKAL M., LEITÃO P.J., MORRISSEY R.C., SVOBODA M., SEEDRE M., FONTAINE J.B. 2015. Evaluating forest management intensity on an umbrella species: Capercaillie persistence in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 354: 26–34. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.07.001
- MIKOLÁŠ M., UJHÁZY K., JASÍK M., WIEZIK M., GALLAY I., POLÁK P., VYSOKÝ J., ČILIAK M., MEIGS G.W., SVOBODA M., TROTSIUK V., KEETON V.S. 2019. Primary forest distribution and representation in a Central European landscape: Results of a large-scale field-based census. *Forest Ecology and Management*, 449: 117466. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117466
- 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 (4): 663–679. DOI: 10.1890/13-0632.1
- NAGEL T.A., FIRM D., ROZENBERGAR D., KOBAL M. 2016. Patterns and drivers of ice storm damage in temperate forests of Central Europe. *European Journal of Forest Research*, 135: 519–530. DOI: 10.1007/s10342-016-0950-2
- NAGEL T.A., MIKAC S., DOLINAR M., KLOPCIC M., KEREN S., SVOBODA M., DIACI J., BONCINA A., PAULIC V. 2017. The natural disturbance regime in forests of the Dinaric Mountains: a synthesis of evidence. *Forest Ecology and Management*, 388, 29–42. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.07.047
- ORMAN O., DOBROWOLSKA D. 2017. Gap dynamics in the Western Carpathian mixed beech old-growth forests affected by spruce bark beetle outbreak. *European Journal of Forest Research*, 136 (4): 571–581. DOI: 10.1007/s10342-017-1054-3
- PAUTASSO M., HOLDENRIEDER O., STENLID J. 2005. 13 Susceptibility to fungal pathogens of forests differing in tree diversity. In: Scherer-Lorenzen M. et al. (eds.): *Forest diversity and function: temperate and boreal systems*. Berlin, Springer: 263–289. *Ecological studies*, 176.
- PETTIT J.L., PETTIT J.M., JANDA P., RYDVAL M., ČADA V., SCHURMAN J.S., NAGEL T.A., BAČE R., SAULNIER M., HOFMEISTER J., MATULA R., KOZÁK D., FRANKOVIČ M., TURCU D.O., MIKOLÁŠ M., SVOBODA M. 2021. Both cyclone-induced and convective storms drive Disturbance patterns in European primary beech forests. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 126 (7): e2020JD033929. DOI: 10.1029/2020JD033929
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- SEIDL R., SPIES T.A., PETERSON D.L., STEPHENS S.L., HICKE J.A. 2016. Searching for resilience: addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*: 53 (1): 120–129. DOI: 10.1111/1365-2664.12511
- SEIDL R., THOM D., KAUTZ M., MARTIN-BENITO D., PELTONIEMI M., VACCHIANO G., WILD J., ASCOLI D., PETR M., HONKANENIEMI J., LEXER, M.J. 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7 (6): 395–402. DOI: 10.1038/nclimate3303
- SPEER J.H. 2010. Fundamentals of tree-ring research. Tucson, University of Arizona Press: 333 s.
- SPLÉCHTINA B., GRATZER G., BLACK B. 2005. Disturbance history of a European old growth mixed species forest – A spatial dendroecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 16: 511–522. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02391.x
- SVOBODA M., JANDA P., BAČE R., FRAVER S., NAGEL T.A., REJZEK J., MIKOLÁŠ M., DOUDA J., BOUBLIK K., ŠAMONIL P., ČADA V., TROTSIUK V., TEODOSIU M., BOURIAUD O., BIRIŞ A.I., SÝKORA O., UZEL P., ZELENKA J., SEDLÁK V., LEHEJČEK J. 2014. Landscape-level variability in historical disturbance in primary *Picea abies* mountain forests of the Eastern Carpathians, Romania. *Journal of Vegetation Science*, 25 (2): 386–401. DOI: 10.1111/jvs.12109.f
- SYNEK M., JANDA P., MIKOLÁŠ M., NAGEL T.A., SCHURMAN J.S., PETTIT J.L., TROTSIUK V., MORRISSEY R.C., BAČE R., ČADA V., BRANG P. 2020. Contrasting patterns of natural mortality in primary *Picea* forests of the Carpathian Mountains. *Forest Ecology and Management*, 457: 117734. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117734
- ŠAMONIL P., ANTOLÍK L., SVOBODA M., ADAM D. 2009. Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian mountains. *Forest Ecology and Management*, 257 (3): 1148–1156. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.11.024
- TROTSIUK V., HOBI M.L., COMMARMOT B. 2012. Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). *Forest Ecology and Management*, 265: 181–190. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.10.042
- TROTSIUK V., SVOBODA M., JANDA P., MIKOLÁŠ M., BAČE R., REJZEK J., ŠAMONIL P., CHASKOVSKYY O., KOROL M., MYKLUSH S. 2014. A mixed severity disturbance régime in the primary *Picea abies* (L.) Karst. forests of the Ukrainian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 334: 144–153. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.09.005
- TROTSIUK V., PEDERSON N., DRUCKENBROD D.L., ORWIG D.A., BISHOP D.A., BARKER-PLOTKIN A., FRAVER S., MARTIN-BENITO D.

2018. Testing the efficacy of tree-ring methods for detecting past disturbances. *Forest Ecology and Management*, 425: 59–67. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.05.045.
- UJHÁZYOVÁ M., UJHÁZY K., CHYTRÝ M., WILLNER W., ČILIAK M., MÁLIŠ F., SLEZÁK M. 2016. Diversity of beech forest vegetation in the Eastern Alps, Bohemian Massif and the Western Carpathians. *Preslia*, 88: 435–457.
- WICKHAM H. 2016. *Ggplot2. Elegant graphics for data analysis*. Cham, Springer: 260 s. ISBN 978-3-319-24275-0
- WINTER M.B., BAIER R., AMMER C. 2015. Regeneration dynamics and resilience of unmanaged mountain forests in the Northern Limestone Alps following bark beetle-induced spruce dieback. *European Journal of Forest Research*, 134 (6): 949–968. DOI: 10.1007/s10342-015-0901-3
- YACHI S., LOREAU M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96 (4): 1463–1468.
- 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.
- ZEILEIS A. 2006. Object-oriented computation of sandwich estimators. *Journal of Statistical Software*, 16 (9): 1–16. DOI: 10.18637/jss.v016.i09
- ZEILEIS A., KÖLL S., GRAHAM N. 2020. Various versatile variances: an object-oriented implementation of clustered covariances in R. *Journal of Statistical Software*, 95: 1–36. DOI: 10.18637/jss.v095.i01

DISTURBANCE REGIME, SYNCHRONICITY AND SPECIES RICHNESS IN PRIMARY BEECH-DOMINATED (*FAGUS SYLVATICA* L.) FORESTS IN CENTRAL EUROPE

SUMMARY

Natural disturbances such as windthrow and bark beetle outbreaks are critical factors in the formation of natural forest ecosystem structures in Central Europe. They are an essential element of forest ecosystem dynamics, creating canopy gaps, patches and openings within intact forest cover, thereby increasing forest structural heterogeneity. Through their effects on forest development and the creation of biological legacies, they are also key drivers of biodiversity. As such, the evaluation of disturbance severity and synchronicity across different spatial and temporal scales is crucial for forest dynamics understanding and development patterns. Shedding light on these processes is of utmost importance considering the predicted intensification of natural disturbance frequency and severity with global climatic change. Previous research has highlighted that the disturbance regimes characterising European mixed-beech forests are complex, and the prevailing disturbances include the mortality of a single or small group of trees or low-severity disturbances. Moderate and high-severity disturbances also occur, but to a lesser frequency. Although many uncertainties remain, the general consensus is that mixed forests with higher species richness are likely to be more resistant to disturbance stressors, therefore we can expect higher severity disturbances and higher disturbance synchronisation rates among stands in monodominant forests.

To help shed light on these processes, this study aims to (i) evaluate the disturbance regime in mixed-beech forests across the Western and Eastern Carpathians, and (ii) assess the relationship between stand-level average tree species richness and disturbance synchronicity rates. For the investigation of natural disturbance regimes and synchronisation patterns, we collected a dataset of 6,186 tree cores across 14 forest stands (Fig. 3) on 174 study plots (0.15 ha) to reconstruct plot-level disturbance history for the past 200 years. The history of disturbance activity was then evaluated by delineating plot-level disturbance events using a Kernel density estimation function (KDE) and detecting plot-level disturbances with severities greater than 10 percent. To evaluate the synchronicity within the stands, we used Kendall's *W* coefficient of plot-level disturbance curves to obtain the coefficient values for each stand. Further we calculated the average rarified species richness for each stand, and we calculated the general linear model (GLM) to evaluate the species richness relationship with the synchronicity of each stand.

Through the reconstructed natural disturbance regimes we identified 517 plot-level disturbance events with severities exceeding at least 10% of canopy area removed between the years 1800–2000. The summarised 200-year-long time period of disturbance chronology of all plots shows high temporal variability in disturbance severity, with periods of stand and regional-level escalation (Fig. 4). The Kernel density estimation function (KDE) of the plots revealed the prevalence of low and moderate severity disturbances with occasional escalations, especially in the Western Carpathians (Fig. 5 and 6). The evaluation of the synchronicity within the stands revealed a higher synchronisation in the Western Carpathians than in the Eastern Carpathians. Disturbance synchrony was significantly linked with tree species diversity, and the level of synchrony increased with the average number of tree species per plot (Fig. 7).

The results of the general description of the disturbance regime are comparable to previous studies, where the low severity disturbance events were prevalent. However, high structural complexity is evident across the landscape, and moderate and high-severity disturbance events were recorded despite being less frequent than small-scale events. Further, forest species composition, which was linked to the landscape characteristics, can drive disturbance characteristics. The results contradict the general assumption that mixed-species forests have higher resilience to disturbances than monospecific forests. This trend may be due to the substantial admixture of Norway spruce at upper altitudinal forest zones of the Western Carpathian forests (Fig. 1). Their vulnerability to disturbances such as windthrow, bark beetle outbreaks, and other stressors may drive to more severe natural disturbance events in mixed-species forests.

Zasláno/Received: 16. 01. 2024

Přijato do tisku/Accepted: 07. 02. 2024