

ŠTRUKTÚRA A VÝVOJOVÁ DYNAMIKA LESNÝCH EKOSYSTÉMOV S BOROVICOU LIMBOVOU (*PINUS CEMBRA* L.) POD HORNOU HRANICOU LESA VO VYSOKÝCH TATRÁCH

IVAN VOLOŠČUK

Ústav vedy a výskumu Univerzity Mateja Bela, Cesta na amfiteáter 1, SK – 974 00 Banská Bystrica,
e-mail: ivoloscuk@azet.sk

VOLOŠČUK, I., 2012: The Structure and Development Dynamic of Forest Ecosystems with Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) under upper timberline in the High Tatras. *Lesnícky časopis - Forestry Journal*, **58**(4): 243–257, 2012, ref. 20, ISSN 0323 – 1046. Original paper.

This paper presents the study on ecological condition, structure and development dynamics of the natural forest with spruce, Swiss stone pine and larch, situated in spruce vegetation tier (1520–1540 m a.s.l.) in Furkotská Valley, the High Tatra Mts. The dendrometric measurement was realized in 1992. The principal timber species is spruce *Picea abies* with an admixture of Swiss stone pine *Pinus cembra* and larch *Larix decidua*. There is a small islet of dwarf pine *Pinus mugo* on the experimental plot. Age, height and diameter structure is widely differentiated. This results from the fact that stands on the upper timberline are in different development stages. Forest ecosystem on the experimental plot is in an advanced phase of the stage of growing. The spruce dominates in the attributes of height and diameter on the experimental plot. Swiss stone pine is relatively highly represented and grows into high age in the individual stand layers (especially in the upper and middle). Swiss stone pine also shows great growth adaptability to the site conditions. Besides this, it is highly vital and grows up to high age. Individual assessments on the experimental plot refer only to contemporary texture of forest stand.

Key words: forest structure, succession, development stage, dynamics of ecosystems

V príspevku sú prezentované výsledky štúdia ekologických podmienok, štruktúry a dynamiky vývoja prírodných lesov so smrekom, limbou a smrekovcom vo Furkotskej doline vo Vysokých Tatrách (nadmorská výška 1 520 – 1 540 m). Dendrometrické merania boli uskutočnené v rokoch 1992 a 2009. Základnou drevinou v poraste je smrek *Picea abies*, primiešaná je borovica limbová *Pinus cembra* a smrekovec *Larix decidua*. Na výskumnej ploche sa nachádza ostrovček kosodreviny *Pinus mugo*. Veková, výšková a hrúbková textúra je výrazne diferencovaná. Vyplýva to zo skutočnosti, že porasty na hornej hranici lesa s členitým povrchom sa nachádzajú v rozličných vývojových štádiách. Lesný ekosystém na výskumnej ploche sa nachádza v pokročilej fáze štádia dorastania. Na výskumnej ploche podľa výšky a priemeru dominuje smrek. V jednotlivých porastových vrstvách (osobitne v nadúrovňovej a úrovňovej vrstve) limba je pomerne výrazne zastúpená a dosahuje vysoký vek. Limba vykazuje veľkú rastovú prispôsobivosť životným podmienkam stanovišťa. Okrem toho vykazuje vysokú vitalitu, čo sa prejavuje v dosahovaní vysokého veku. Jednotlivé hodnotenia na výskumnej ploche sa vzťahujú na súčasnú textúru lesného porastu.

Kľúčové slová: štruktúra lesa, postupnosť, vývojové etapy, dynamika ekosystémov

1. Úvod

Prirodzený vývoj lesných ekosystémov Vysokých Tatier približne do 13. storočia bol ovplyvňovaný prevažne prírodnými činiteľmi (vietor, požiare, hmyz, huby). Od

13. storočia do vývoja tatranských lesných ekosystémov podstatnou mierou zasiahlo baníctvo a od 15. storočia aj pastierstvo. Banícka činnosť vo Vysokých Tatrách zanikla v 19. storočí. Pastierstvo bolo zastavené v roku 1955

po vzniku Tatranského národného parku (1949). K antropickým disturbančným faktorom v 20. storočí sa pridružili prírodné rušivé faktory (vietor, huby, hmyz), ktoré sústavne postihovali lesné ekosystémy v nadmorských výškach 850 – 1 350 m. V druhej polovici 20. a začiatkom 21. storočia prirodzenú sukcesiu lesných ekosystémov v časti smrekového a kosodrevinového vegetačného stupňa (1 350 – 1 600 m) negatívne ovplyvnil cieľavedomý rozvoj infraštruktúry športu, rekreácie a služieb. Uvedené antropogénne i prírodné disturbančné faktory spolu s fragmentáciou pôvodne súvislého lesného vegetačného krytu viedli k oslabeniu ekologickej stability lesných ekosystémov Vysokých Tatier.

Pomerne dlhodobý antropogénny vplyv na ekosystémy Vysokých Tatier sa v značnej miere negatívne odrazil na druhovom zložení a štruktúre prevažnej časti tatranských lesov (KORPEL, 1992). Pravidelne sa opakujúce vetrové kalamity vo Vysokých Tatrách postihovali najmä lesy nachádzajúce sa pod smrekovým vegetačným stupňom. Menej boli ovplyvňované spoločenstvá smrekového vegetačného stupňa – jarabinové smrečiny (*Sorbetto-Piceetum*) a vyššie položené časti smrekovcových smrečín (*Lariceto-Piceetum*). Tieto spoločenstvá neboli podstatne narušené ani veľkou vetrovou kalamitou v roku 1915, ani najväčšou vetrovou kalamitou z novembra 2004. Napriek týmto disturbančným faktorom, v menej prístupných lokalitách smrekového vegetačného stupňa pod hornou hranicou lesa sa zachovali prírodné a prirodzené lesné ekosystémy so zastúpením smreka, smrekovca a limby.

Základnou drevinou smrekového vegetačného stupňa je smrek, ktorý je citlivý voči vetru, snehu, námraze, imisiám, hmyzovým a hubovým ochoreniam. Podľa poznatkov KORPELA (1990, 1992) vo vývojovom štádiu optima prirodzeného smrekového lesa dlho trvá labilná jednovrstvová štruktúra. Jednou z úloh lesníckeho výskumu po vzniku TANAP-u bolo, okrem iného, *zaistiť využitie dlhodobého sledovania vývinu prírody pre rozvoj hospodárstva v horských oblastiach* (§1 Nariadenia Zboru povereníkov č. 5 z 28. 10. 1952 o Tatranskom národnom parku). V nadväznosti na túto úlohu z iniciatívy Výskumnej stanice Správy TANAP-u, vedeckovýskumných pracovísk SAV a pracovníkov Lesníckej fakulty vo Zvolene bola v rokoch 1955 – 1957 v najzachovalejších lesných porastoch smrekového vegetačného stupňa založená sieť trvalých výskumných plôch, na ktorých sa mali v 10-ročných intervaloch vykonávať výskumy štruktúry, produkcie a regeneračných procesov. V lesných porastoch dvoch výskumných plôch (Križne a Nefcerka) vyskytuje sa okrem dominantného smreka aj limba a smrekovec. Prvé výsledky výskumu rastu, produkcie a štruktúry lesných ekosystémov týchto dvoch výskumných plôch publikoval PRIESOL (1970). Výsledky opakovaného výskumu štruktúry, rastových a regeneračných procesov prírodných lesov publikovali KORPEL (1990, 1992), SANIGA (2002) a PITTNER & SANIGA (2008). V roku 1986 – 1987

v rámci projektu *Teoretické základy ochrany lesných drevín pred ich hromadným odumieraním* (riešiteľské pracoviská SAV, MLVH a MŠ SR) sieť trvalých výskumných plôch sa rozšírila o ďalších 9 plôch, založených na troch tranzektoch. Výsledky výskumu ekologickej štruktúry a štruktúry lesných ekosystémov monitorovacích plôch publikoval kolektív autorov (Voško *et al.*, 1990). Výsledky produkčno-ekologickej výskumu v limbovo-smrekovom ekosystéme na monitorovacej ploche v doline Furkota (nadmorská výška 1 520 – 1 540 m) publikovali KUBÍČEK *et al.* (1992) a VOŠKO (1996).

Cieľom výskumu zákonite prebiehajúcich procesov prírodných lesných ekosystémov smrekového vegetačného stupňa podľa KORPELA (1992) a SANIGU (2002) bolo pomocou cieľavedomých, systematických pestovných opatrení podľa zásad maloplošného podrastového hospodárstva alebo výberného princípu prebudovanie lesov smrekového vegetačného stupňa na výškovo a hrúbkovo diferencované porasty s dobrou prirodzenou obnovou. Analýza výstavby, rastových a regeneračných procesov limbovo-smrekového prírodného lesa na výskumných plochách Križne a Nefcerka mala umožniť transformáciu poznatkov do funkčne integrovaného účelového lesa v smrekovom lesnom vegetačnom stupni Vysokých a Belianskych Tatier.

Vo vedeckých lesnícko-ekologických kruhoch už niekoľko desaťročí rezonuje otázka, či lesné ekosystémy smrekového vegetačného stupňa Vysokých a Belianskych Tatier, ktoré v minulosti boli len v malej miere ovplyvnené prírodnými a antropogénnymi disturbančnými faktormi, môžu prirodzeným sukcesným vývojom dospieť do záverečného vývojového štádia (klimaxu) s dlhodobou vyrovnanou porastovou štruktúrou, schopnou plniť ekologické a ďalšie spoločensky požadované funkčné účinky (služby ekosystémov). Je evidentné, že akýkoľvek ľudský zásah do vývojového smerovania lesného ekosystému narušuje jeho autoreguláciu, autoregeneráciu a vývojový cyklus, čo znemožňuje dosiahnutie záverečného klimaxového stavu prirodzenou sukcesiou. V súvislosti s problematikou zónovania Tatranského národného parku v prvom desaťročí nášho storočia v lesníckych i ochranárskych výskumných a odborných kruhoch sa diskutuje o tom, či vysokohorské lesy smrekového lesného vegetačného stupňa majú byť systematicky usmerňované pestovnými opatreniami, alebo sa majú ponechať bez ľudskej intervencie na autoregulačné a autoregeneračné procesy. V alpských krajinách sa prikláňajú viac k potrebe pestovno-ťažbových opatrení, avšak mimo národného parku (Voško, 1996). HOLUBČÍK (1970) zastával názor, že v oblasti prirodzených lesov Tatranského národného parku je potrebné vylúčiť zásahy lesného hospodára a pestovné opatrenia sú prípustné len v lesoch v rekonštrukcii. Lesné ekosystémy smrekového vegetačného stupňa pod hornou hranicou lesa v Tatranskom národnom parku boli tradične ponechávané bez ľudskej intervencie.

Cieľom tohto príspevku je posúdenie dynamiky vývoja a štruktúry prírodného lesného ekosystému pod hornou hranicou lesa vo Vysokých Tatrách. Výsledky tohto výskumu prakticky nemožno porovnávať s výsledkami získanými v iných horských oblastiach Slovenska, pretože zmiešané lesy smreka, limby a smrekovca sa prirodzene vyskytujú len vo Vysokých Tatrách.

2. Materiál a metódy

Na doplnenie siete výskumných plôch so zastúpením smreka, limby a smrekovca sme založili v roku 1992 výskumnú plochu v nadmorskej výške 1 520 – 1 540 m, so sklonom svahu 15 – 20° a J – JV expozíciou. Plocha sa nachádza na širokom bočnom hrebeňovom svahu približne 100 m východne od značeného turistického chodníka vo Furkotskej doline (Vysoké Tatry). Výmera výskumnej plochy je 0,50 ha (100 × 50 m). Mikrorelieף plochy je členený výraznými kopčekmi husto porastenými čučoriedkou. Na povrchu sa miestami vyskytujú mohutné morénové balvany a kamene. Výškové rozdiely mikrorelieфу sú 0,5 – 1,0 m, na balvanitom povrchu miestami dosahujú 1 – 2 m. Na granodioritovom podloží je vyvinutý kambizemný podzol s povrchovým surovým humusom. Priemerná ročná teplota je 2 – 2,5 °C a priemerný ročný úhrn zrážok je 1 200 – 1 300 mm.

Zmiešaný ihličnatý porast má nerovnomerné zakmenenie a je silne hrúbkovo i výškovo diferencovaný. Podľa tvaru korún i celkovej textúry možno usúdiť, že v lesných porastoch vo Furkotskej doline sa do roku 1955 pre-pásali ovce z neďalekého salaša. Staršie solitérne limby a smrekky majú živé koruny siahajúce často až po zem. Smrekky majú tendenciu sústreďovať sa do hlúčkov, čo je charakteristické pre porasty pod hornou hranicou lesa. Okolo mohutnejších starších smrekov sú skupinky mladších a tenších smrečkov druhej a tretej generácie. Usudzujeme, že pred 100 – 150 rokmi tu bol redší smrekový porast. Na miestach s uvoľneným zápojom po požiaroch a vývratoch sa rozširoval smrekovec, limba a kosodrevina. Olúpané kmienky mladších smrekov svedčia o negatívnom vplyve jelenej zveri na prirodzený vývoj týchto porastov. Postupné zvyšovanie korunového zápoja na bývalých svetlinách spôsobuje ústup kosodreviny. Zlomené vrcholce smreka a limby svedčia o permanentnom vplyve snehu a vetra.

Podrobnú charakteristiku trvalej výskumnej plochy a metodického postupu, ako aj prvé výsledky taxačno-dendrometrických meraní, analýzy štruktúry a rastových pomerov výskumnej plochy z roku 1992 publikoval VOLOŠČUK (1996).

V roku 2008 a 2009 na výskumnej ploche vo Furkotskej doline sa uskutočnil opakovaný výskum štruktúry a rastových procesov. Vyhotovenie fytoocenologického zápisu, taxačno-dendrometrické merania a odber pôdnych vzoriek sa uskutočnili rovnakou metódou ako v roku 1992. Vek drevín a šírku letokruhov sa zisťovali na vývrtoch uskutočnených Presslerovým nebožie-

com. Na meranie výšky stromov s presnosťou na 0,5 m bol použitý Blume-Leissovo výškomer. Meranie hrúbky stromov vo výške 130 cm nad zemou v dvojcentimetrových hrúbkových stupňoch sa uskutočnilo kovovou priemerkou. Na celej ploche sa evidovali odumreté stojace a ležiace stromy. Objem padnutých stromov (vetrom vyvrátených a zlomených) sa určil pomocou tabuľky kubatúry guľatiny podľa stredovej hrúbky a dĺžky. Pre výpočet objemu hrubiny bez kôry na pni podľa objemových tabuliek bol použitý vyrovnaný vzťah medzi hrúbkou a výškou stromov odvodený z výškového grafikonu podľa jednotlivých drevín.

Chemické rozborý odobratých pôdnych vzoriek (humus, 5 – 15 cm, 35 – 45 cm) uskutočnilo pôdoznalecké laboratórium Národného lesníckeho centra vo Zvolene. Sušina bola stanovená gravimetricky, aktívna reakcia pH/H₂O elektrometricky, celkový dusík N_T a celkový uhlík C_T bol stanovený analyzátorom NCS-FLASH 1112, pomer C/N bol vypočítaný. Na odhad pokryvnosti a početnosti rastlinných druhov fytoocenózy bola použitá Zlatníková kombinovaná stupnicou pokryvnosti a dominancie. Ekologická analýza fytoocenózy vychádza z ekologických čísel Ellenberga (KRIŽOVÁ & NIČ, 2002). Vedecké názvy rastlinných druhov sú podľa autorov MARHOLD & HINDÁK (1998). Na posúdenie ekologickej podobnosti fytoocenologických zápisov z roku 1992 a 2009 boli vypočítané Jaccardov index a Sørensenov index podobnosti.

3. Výsledky

3.1. Ekologická charakteristika ekosystému

Limbovo-smrekové porasty s primiešaným smrekovcom typu fytoocenózy *Vaccinium myrtillus* – *Calamagrostis villosa* – *Homogyne alpina* ZLATNÍK (1970) zaradil do tatranského variantu *Piceeta cembra* skupiny lesných typov *Piceeta sorbina* 7. smrekového vegetačného stupňa. Neskoršie ZLATNÍK (1976) vo svojom poslednom geobiocenologickom systéme zaradil toto spoločenstvo do samostatnej skupiny typov geobiocénov *Piceeta cembra*, ako karpatský variant v oligotrofnom troficko-ekologickom A rade, v 7. smrekovom vegetačnom stupni. V synúzii bylín fytoocenózy výskumnej plochy vo Furkotskej doline dominujú *Calamagrostis villosa* a *Vaccinium myrtillus*, z machorastov *Pleurozium schreberi* a *Dicranum scoparium*. Z geobotanického hľadiska rastlinné spoločenstvá s limbou, smrekom a smrekovcom na poľskej strane Tatier MYCZKOWSKI (1969) zaraďuje do zväzu *Piceion excelsae*, asociácie *Pino cembrae* – *Piceetum*, resp. *Cembro-Pinetum tatricum piceosum*.

Ekologický profil spoločenstva vychádza z kvalitatívnych a kvantitatívnych znakov fytoocenózy (druhovú diverzitu, abundancia a dominancia), ktoré je výslednicou vzájomných pôsobení faktorov prostredia (svetlo – S, teplota – T, kontinentalita – K, vlhkosť – V, pôdna reakcia – R a minerálny dusík v pôde počas vegetač-

Tabuľka 1. Ekologické spektrum fytoocenózy *Piceetum cembrosum* v rokoch 1992 a 2009**Table 1.** Ecological spectrum of *Piceetum cembrosum* phytocoenosis in 1992 and 2009

Ekofaktor ¹⁾		x	1	2	3	4	5	6	7	8	Priemerné ekočíslo ²⁾
S	1992	—	16,87	—	1,05	8,28	25,83	46,39	1,58	—	4,80
	2009	—	27,07	—	0,26	6,52	49,72	15,66	0,77	—	4,02
T	1992	27,00	—	3,02	1,16	68,82	—	—	—	—	3,90
	2009	23,69	—	6,62	2,56	67,13	—	—	—	—	3,79
K	1992	0,27	—	5,43	4,07	45,61	44,08	0,27	0,27	—	4,30
	2009	0,30	—	3,28	5,96	17,59	72,27	0,30	0,30	—	4,62
V	1992	18,98	—	—	—	7,12	20,29	10,91	42,70	—	6,10
	2009	45,32	—	—	—	12,70	18,60	7,27	16,11	—	5,49
R	1992	3,96	—	64,94	13,97	14,50	0,26	1,05	1,32	—	2,57
	2009	2,38	—	64,58	12,64	18,31	0,30	1,19	0,60	—	2,54
N	1992	—	13,44	49,02	27,78	1,58	0,79	3,69	3,43	0,27	2,52
	2009	—	11,51	19,68	59,87	2,38	0,30	4,17	1,79	0,30	2,81

Vysvetlivky – explanatory notes: S – svetlo – light, T – teplota – temperature, K – kontinentalita – continentality, V – vlhkosť – moisture, R – pôdna reakcia pH – soil acidity pH, N – obsah dusíka v pôde – nitrogen in soil, x – indiferentný k faktoru – indifferent to factor

¹⁾Ecofactor, ²⁾Average ecological number

nej doby – N). Ekologické spektrum vypočítané pomocou Ellenbergových ekočísol (KRIŽOVÁ & NIČ, 2002) ukazuje, že variabilita nárokov druhov vyskytujúcich sa vo fytoocenózach koinciduje s homogenitou vysokohorského stanovišťa. Podobnosť fytoocenóz z dvoch časových období (1992 a 2009) je veľmi blízka. Sørensenov index podobnosti dvoch fytoocenóz je 97,6. Hodnota Jaccardovho indexu podobnosti je 95,2. Celková pokryvnosť fytoocenóz sa podstatnejšie nemenila, o čom svedčí index dominancie vo fytozápise v roku 1992 – 74,59 a v roku 2009 – 83,52.

Svetelné spektrum dobre korešponduje s mozaikou korunového zápoja edifikátorov. V prirodzenom smrekovo-limbovo-smrekovcovom poraste koruny drevín rozličných ekologických nárokov nevytvárajú kompaktný súvislý kryt. V časti porastu, kde sa vyskytujú trsy kosodreviny, chýba korunový kryt smreka a limby. Na okrajoch kosodrevinových porastov korunový kryt limby a smreka je len okolo 10 %. Pre mozaiku textúry porastu sú charakteristické zahustenejšie skupinky (biogrupy) často s vyschnutými smrekmi. Tieto sa striedajú s menšími medzerami, ktoré zaberajú 25 – 30 % plochy. Hustejšie skupinky smreka a limby majú korunový kryt 75 – 80 %. Priemerné ekologické číslo pre faktor svetlo v roku 1992 bolo signifikatne odlišné oproti roku 2009, čo súvisí s postupným zvýšením korunového krytu v pokročilej fáze vývojového štádia dorastania v roku 2009. Ťažisko spektra je pri druhoch tieňomilných až polotieňomilných. Dynamika pokryvnosti druhov v bylinnej synúzii súvisí s postupným prechodom porastového vývojového štádia dorastania zo strednej do pokročilej fázy, s trajektóriou do štádia optima.

Ekologické spektrum fytoocenózy vo vzťahu k teplu, ktoré je disponibilné pre spoločenstvo vo vegetačnom období, má pomerne úzke rozpätie. Vyplýva to zo sku-

točnosti, že klimatické podmienky spoločenstva limbových smrečín pod hornou hranicou lesa v smrekovom vegetačnom stupni patria celoročne medzi najextrémnejšie. Ťažisko spektra je pri indikátoroch chladu až mierneho tepla (vysokohorské až horské druhy). Pomerne vysoko sú zastúpené druhy, ktoré sú k tomuto faktoru indiferentné (27,00, resp. 23,69 %), z čoho môžeme usudzovať, že rastliny sú schopné regulovať svoje životné procesy v širšom rozpätí teplôt. Ekotop analyzovaného spoločenstva je chladný až mierne teplý, s prevahou horských a vysokohorských druhov, charakteristických pre smrekový vegetačný stupeň.

Ekologické spektrum kontinentality je pomerne široké. Málo sú zastúpené druhy, ktoré sú k tomuto faktoru indiferentné. Ťažisko ekospektra je pri druhoch intermedijných, slabo suboceánických, až slabo subkontinentálnych. Pomerne hojne sú zastúpené druhy suboceánické, ktoré neznášajú mrazy a vysoké extrémne teploty.

Vo vzťahu k vlhkosti pôdy v kritickom období v rámci vegetačného obdobia, ekologické spektrum spoločenstva má pomerne malé rozpätie. Ťažisko spektra v roku 1992 bolo pri druhoch čerstvo vlhkých až vlhkých pôd. V roku 2009 ťažisko spektra sa nachádzalo pri druhoch čerstvo vlhkých pôd. Príčinou tohto posunu môže byť postupné zapojovanie sa korún v neskoršom štádiu dorastania, v dôsledku čoho sa na povrch pôdy dostáva menšie množstvo atmosférických zrážok. V ekospektre sa vyskytuje pomerne väčší počet indiferentných druhov k faktoru vlhkosti, z čoho možno usudzovať, že rastliny smrekového vegetačného stupňa, pre ktorý sú charakteristické vysoké atmosférické zrážky vo vegetačnom období, netrpia nedostatkom vody a sú schopné regulovať svoje životné procesy v širšom rozpätí vlhkosti pôdy.

Ekologické spektrum pôdnej reakcie je pomerne široké, s výrazným ťažiskom pri druhoch veľmi kyslých

až kyslých pôd. Menej sa vyskytujú druhy kyslých pôd a kyslých až mierne kyslých pôd. Ekologické spektrum vo vzťahu k pôdnej reakcii dobre koinciduje s výsledkami pôdných analýz humusovej pokrývky a vrchných častí pôdneho horizontu. Kyslá varieta kambizemného podzolu sa vyvinula zo sedimentárne nerovnorodého granodioritového materiálu. Organické pokrývne horizonty majú prímies hrubšieho piesočnatého materiálu a ľahšiu zrnitosť. Celý profil pôdy je veľmi dobre prehumóznený a zásoby menej kvalitného humusu napriek vysokému obsahu skeletu sú dobré. Na celkovú produkčnú kapacitu pôdy negatívne vplyva vysoký obsah skeletu v hlavnom pôdnom súvrství (obsah skeletu v horizonte Bs1 a Bs2 je 50 – 60 %). Povrchová vrstva pôdy, ktorá vznikla v mladšom Würme, obsahuje v Ae a Ep horizonte 10 – 40 % skeletu. Bazálny horizont C1 obsahuje viac ako 80 % skeletu. Nadložný surový humus pôdneho typu kambizemného podzolu v roku 2009 mal veľmi silne kyslú aktuálnu reakciu (hodnota pH v H₂O bola 3,49). Pôdna reakcia v hĺbke 5 – 15 cm je veľmi kyslá (pH v H₂O je 4,45), podobne veľmi kyslá reakcia je aj v hĺbke 35 – 45 cm (pH v H₂O je 4,39). Pomer uhlíka a dusíka C/N v nadložnom humuse je 22,8, v profilovej vrstve 5 – 10 cm je 23,7 a v hĺbke 35 – 45 cm 29,9. Kyslá reakcia ukazuje, že pôda neobsahuje karbonáty, že sorpčný komplex je nenasýtený a kationy vápnika a horčíka boli vymenené za vodík a hliník. Hodnota pH surového humusu pod 4,0 ukazuje na prítomnosť silných minerálnych kyselín v pôdnom roztoku. Podľa VOLOŠČUKA (1996) číslo pH na výskumnej ploche v roku 1992 bolo o niečo vyššie. Hodnota pH humusu bola 3,64, čo svedčí o veľmi kyslej reakcii (zvýšenie čísla pH o 0,15). Hodnota pH pôdy v hĺbke 10 – 20 cm bola 4,19, čo poukazuje tiež na veľmi kyslú reakciu (číslo pH sa zvýšilo o 0,26) a v hĺbke 30 – 40 cm bola hodnota pH 4,76 (zvýšenie čísla pH o 0,47), čo znamená kyslú reakciu. Z uvedených relácií usudzujeme, že za obdobie necelých 20 rokov došlo k miernemu zvýšeniu kyslosti pôdy.

Tabuľka 3. Celkové produkčné pomery v roku 1992 a 2009
Table 3. Total production conditions in 1992 and 2009

Drevina ¹⁾	Rok ²⁾	Počet všetkých stromov ³⁾		Celkový objem ⁴⁾ [m ³]		Celková kruhová základňa ⁵⁾ [m ²]	
		N.ha ⁻¹	%	V.ha ⁻¹	%	G.ha ⁻¹	%
<i>Picea abies</i>	1992	672	77,78	193	55,94	23,69	53,46
	2009	642	76,79	212	56,84	28,74	54,74
<i>Pinus cembra</i>	1992	150	17,36	130	37,68	17,75	40,06
	2009	136	16,27	127	34,05	18,90	36,00
<i>Larix decidua</i>	1992	42	4,86	22	6,38	2,87	6,48
	2009	58	6,94	34	9,11	4,86	9,26
Spolu ⁶⁾	1992	864	100,00	345	100,00	44,31	100,00
	2009	836	100,00	373	100,00	52,50	100,00

¹⁾Tree species, ²⁾Year, ³⁾Total number of tree species, ⁴⁾Total volume, ⁵⁾Total basal area, ⁶⁾Total

Tabuľka 2. Pôdne analýzy
Table 2. Soil analyses

Hĺbka ¹⁾ [cm]	Sušina ²⁾ [%]	pH H ₂ O	N _T hm. % sušiny	C _T hm. % sušiny	C/N
Humus	91,36	3,49	2,17	49,47	22,8
5 – 15	95,80	4,45	0,49	11,65	23,7
35 – 45	96,08	4,39	0,32	9,42	29,9

¹⁾Depth, ²⁾Dried

Zvýšenie kyslosti povrchového humusu v roku 2009 sa odrazilo v znížení pokrývnosti acidofilného a oligotrofného druhu dobre prevlhčených pôd *Calamagrostis villosa* a vo zvýšení pokrývnosti polotieňomilného acidofilného a oligotrofného druhu veľmi kyslých až kyslých pôd *Vaccinium myrtillus*.

Ekologické spektrum vo vzťahu k obsahu minerálneho dusíka v pôde počas vegetačnej doby vykazuje veľmi široké rozpätie, od druhov najchudobnejších pôd na dusík až po druhy bohatých až veľmi bohatých pôd na dusík. Ťažisko ekospektra je však pri druhoch najchudobnejších až chudobných pôd na dusík a druhoch chudobných pôd na dusík. Táto skutočnosť do určitej miery súvisí aj s celkovou pôdnou reakciou. Pre kambizemný podzol je všeobecne typický nižší obsah minerálneho dusíka, ale tiež výmenných prvkov Ca, Mg, K, Na a prístupných živín K a P. Podrobnú charakteristiku chemizmu pôdy tohto spoločenstva publikoval VOLOŠČUK (1996).

3.2. Produkčné pomery a štruktúra

V drevinovom zložení je dominujúcou zložkou smrek, ktorého početné zastúpenie v priebehu 20 rokov sa podstatne nemenilo. V roku 1992 z celkového počtu stromov smrek tvoril 78 % a v roku 2009 77 %. Podobne vyrovnané zastúpenie podľa počtu v rokoch 1992 a 2009 má aj limba – 17 %, resp. 16 % a smrekovec 5 %,

Tabuľka 4. Počet živých drevín na ha vo výškových stupňoch v roku 1995
Table 4. Number of living tree species in high grades per ha in 1995

Drevina ¹⁾		1 – 8	9 – 16	17 – 20	21 – 24	Spolu ²⁾
		m				
<i>Picea abies</i>	N/ha	74	308	118	28	528
	%	14,02	58,33	22,35	5,30	100,00
<i>Pinus cembra</i>	N/ha	16	118	—	—	134
	%	11,94	88,06	—	—	100,00
<i>Larix decidua</i>	N/ha	8	22	8	—	38
	%	21,05	57,90	21,05	—	100,00
Spolu ²⁾	N/ha	98	448	126	28	700
	%	14,00	64,00	18,00	4,00	100,00

¹⁾Tree species, ²⁾Total

Tabuľka 5. Počet živých drevín na ha vo výškových stupňoch v roku 2009
Table 5. Number of living tree species in high grades per ha in 2009

Drevina ¹⁾		1 – 8	9 – 16	17 – 20	21 – 24	Spolu ²⁾
		m				
<i>Picea abies</i>	N/ha	26	166	196	78	466
	%	5,58	35,62	42,06	16,74	100,00
<i>Pinus cembra</i>	N/ha	6	92	30	—	128
	%	4,69	71,87	23,44	—	100,00
<i>Larix decidua</i>	N/ha	—	12	8	34	54
	%	—	22,22	14,82	62,96	100,00
Spolu ²⁾	N/ha	32	270	234	112	648
	%	4,94	41,67	36,11	17,28	100,00

¹⁾Tree species, ²⁾Total

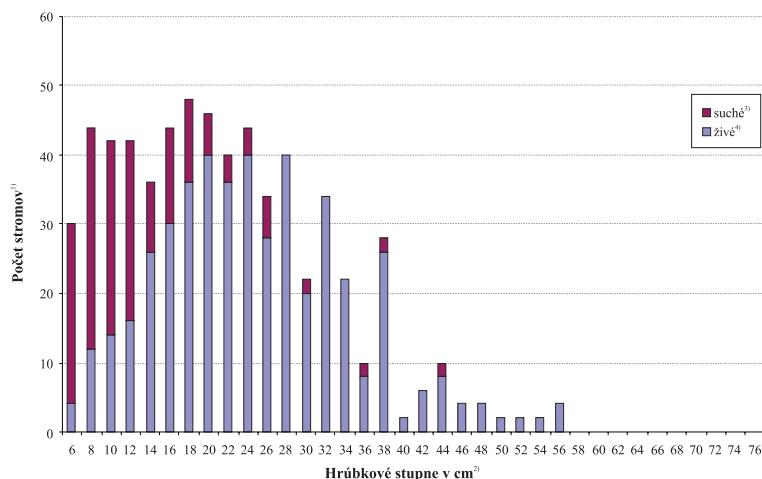
resp. 7 %. Podľa objemu má smrek zastúpenie 56 %, resp. 57 %, limba 38 %, resp. 34 % a smrekovec 6 %, resp. 9 %. Podľa kruhovej základne má smrek zastúpenie 53 %, resp. 55 %, limba 40 %, resp. 36 % a smrekovec 7 %, resp. 9 %.

Celkový počet stojacich živých a suchých stromov je pomerne vysoký – 864 v roku 1992 a 836 v roku 2009. V dôsledku prirodzenej mortality najtenších stromov v uplynulých 20 rokoch počet stromov v roku 2009 sa zmenšil o 28 stromov (tab. 3). Napriek zníženiu počtu stromov prirodzený vývojový posun do hrubších stupňov ukazuje na zvýšenie celkového objemu a kruhovej plochy v roku 2009. Z celkového počtu 836 živých stojacich stromov až 22 % tvorili suché stojace stromy. Prirodzená mortalita najviac postihuje smrek, menej smrekovec a najmenej limbu.

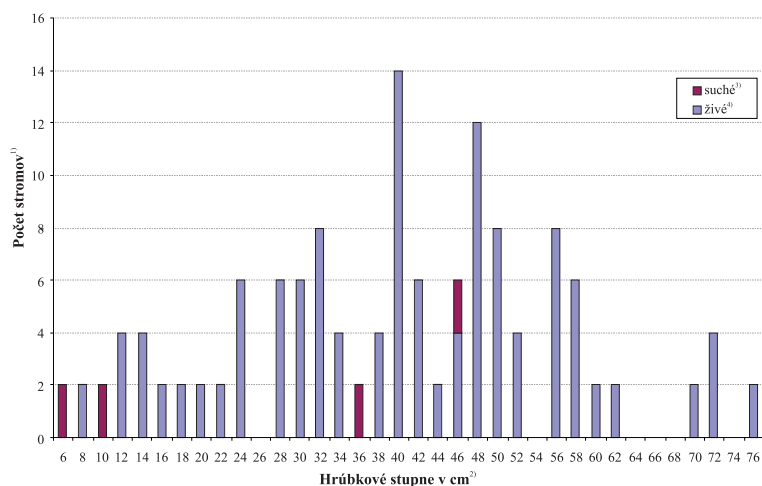
Z hľadiska výškovej rastovej dynamiky v období 1992 – 2009 nastal vo výškových stupňoch posun počtu stromov do vyšších stupňov. V roku 1995 vo výškovom stupni 1 – 8 m bolo 14 % všetkých stromov a vo výškovom stupni 21 – 24 m iba 4 %. V roku 2009 vo výškovom stupni 1 – 8 m poklesol počet na 5 % a vo výškovom stupni 21 – 24 m narástol počet stromov na 17 % z celkového počtu stromov. Podstatná časť drevín v roku 1995 bola sústredená do výškového stupňa 9 – 16 m (64 %).

V roku 2009 došlo k podstatnému zvýšeniu počtu drevín vo výškovom stupni 17 – 20 m. Najvýraznejší výškový posun zaznamenal smrek. V roku 1992 vo výškovom stupni 9 – 16 m smrek mal zastúpenie 58,33 % a v roku 2009 len 35,62 %. Posun do vyšších výškových stupňov spôsobil, že oproti roku 1992, kedy mal smrek v hrúbkovom stupni 17 – 20 m 22,35 %, stúplo jeho zastúpenie v roku 2009 v tomto výškovom stupni na 42,06 %. Podobnú tendenciu výškového rastu v rokoch 1992 – 2009 zaznamenala limba a smrekovec.

Hodnoty objemu v dvoch časových obdobiach majú podobnú dynamiku. Podľa SANIGU (2008) veľké rozdiely v diametroch sú v štádiu dorastania a stochastický charakter možno pozorovať aj v štádiu rozpadu. Podobne v štádiu dorastania sú najväčšie hodnoty hrúbkovej diverzity, čo niektorí autori hodnotia ako nevyrovnanú štruktúru. O stupni diverzity prírodného lesa vo Furkotskej doline rozhoduje jeho textúra, ktorá je silne mozaikovitá a plošne dlhšiu dobu vyrovnaná. Skupiny prestarnutých límb s nádychom štádia rozpadu sa striedajú so skupinkami starých smrekov (pripomínajúcich štádium optima), obklopených hlúčkami tenších stromov (počiatočná fáza štádia dorastania). V roku 1995 približne 7 % z počtu stromov v hrúbkovom stupni 6 – 14 cm sa presunulo do vyšších hrúbkových stupňov. Ubúda-



Obr. 1. Grafické znázornenie počtu suchých a živých stojacich stromov *Picea abies* v hrúbkových stupňoch
Fig. 1. Graph on numbers of dead and living standing trees *Picea abies* in diameter classes
¹⁾Number of trees, ²⁾Diameter classes in cm, ³⁾Dry (dead), ⁴⁾Living

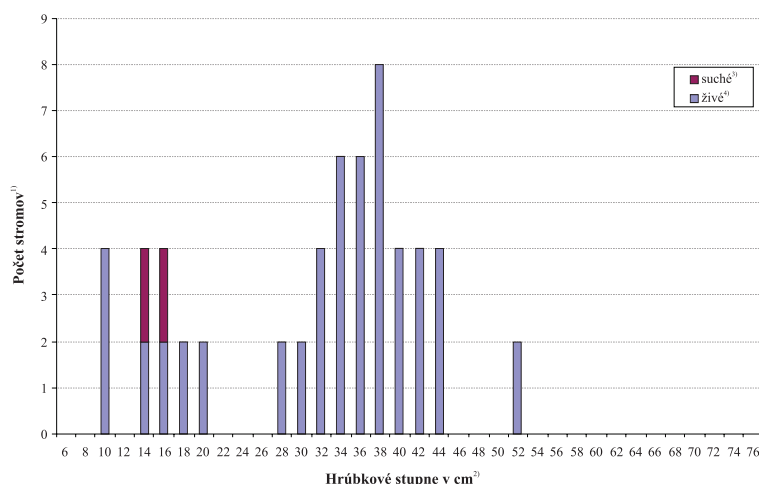


Obr. 2. Grafické znázornenie počtu suchých a živých stojacich stromov *Pinus cembra* v hrúbkových stupňoch
Fig. 2. Graph on numbers of dead and living standing trees *Pinus cembra* in diameter classes

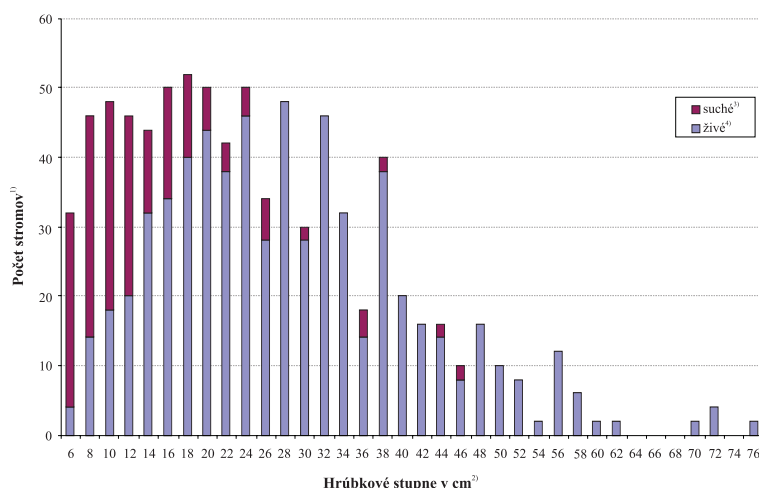
nie tenších stromov svedčí o prirodzenom jave mortality v tomto hrúbkovom stupni. Najvýraznejší hrúbkový posun mala limba, ktorá v hrúbkovom stupni 38 – 50 cm oproti roku 1992 zaznamenala nárast o 8 %. Z hrúbkového stupňa 52 – 70 cm limba zaznamenala posun do hrúbkového stupňa 71 – 75 cm o 5 %. Najvýraznejšie stúpol počet stromov v roku 2009 v hrúbkovom stupni 38 – 50 cm. Z drevín sa na hrúbkovej dynamike najvýraznejšie podieľa limba, smrekovec a smrek. Posun stromov do vyšších hrúbkových stupňov svedčí o tom, že v priebehu 20 rokov sa stredná fáza štádia dorastania dostala do pokročilej fázy, pre ktorú je charakteristické zvyšovanie počtu stromov v stredných a vyšších hrúbkových stupňoch. Zvyšuje sa celkové rozpätie zastúpenia stromov v hrúbkových stupňoch a ich koncentrácia

do stredných až vyšších hrúbok. V roku 2009 približne 50 % všetkých stromov bolo v hrúbkovom rozpätí 26 – 50 cm. Smrekovec v tomto rozpätí hrúbok má až 75 % počtu stromov a limba 58 %. To svedčí o vývojovej tendencii smerujúcej k štádiu optima. Naše poznatky o tom, že v smrekovo-limbovo-smrekovcovom ekosystéme pod hornou hranicou lesa objemové hodnoty kulminujú vo vysokom veku, sú v súlade s konštatovaním PRIESOLA (1970).

Prirodzená mortalita stromov postihuje najviac hrúbkový stupeň 6 – 18 cm. Maximum mortality je v hrúbkovom stupni 6 – 12 cm (obr. 1 – 4). Z drevín najväčšiu prirodzenú mortalitu dosahuje smrek v hrúbkovom rozpätí 6 – 12 cm. Smrekovec má prirodzenú mortalitu sústredenú do rozpätia hrúbok 14 – 16 cm. Najmen-



Obr. 3. Grafické znázornenie počtu suchých a živých stojacich stromov *Larix decidua* v hrúbkových stupňoch
Fig. 3. Graph on numbers of dead and living standing trees *Larix decidua* in diameter classes



Obr. 4. Grafické znázornenie počtu všetkých suchých a živých stojacich stromov v hrúbkových stupňoch
Fig. 4. Graph on total number of dead and living standing trees in diameter classes

šiu prirodzenú mortalitu a teda aj väčšiu vitalitu má borovica limbová.

Aritmetický priemer drevín v roku 1992 dosahoval hodnoty: smrek 21,83 cm so strednou výškou 14,5 m, limba 38,31 cm so strednou výškou 13,5 m a smrekovec 29,89 cm so strednou výškou 19,0 m. V roku 2009 tieto relácie boli nasledovné: smrek 25,00 cm so strednou výškou 17,5 m, limba 40,59 cm so strednou výškou 15,5 m a smrekovec 30,96 cm so strednou výškou 20,0 m.

Objemová produkcia v štádiu dorastania v roku 1992 predstavovala 345 m³.ha⁻¹, kruhová plocha mala hodnotu 44,31 m².ha⁻¹, pri počte všetkých stromov 864. V roku 2009 objemová produkcia všetkých drevín bola 373 m³.ha⁻¹, kruhová plocha bola 52,50 m².ha⁻¹, pri celkovom počte živých a suchých stojacich stromov 836.

Hoci počet stromov v období uplynulých 20 rokov poklesol o 28 stromov, objemová produkcia a hodnota kruhovej plochy vzrástla v dôsledku posunu stromov z tenších do hrubších hrúbkových stupňov.

V prírodnom lesnom ekosystéme v štádiu dorastania z celkového počtu 864 stromov v roku 1992 bolo suchých stromov 18,75 %, z čoho najviac pripadalo na hrúbkový stupeň 11 – 20 cm (37,04 %). Na jednotlivé dreviny pripadal nasledovný podiel suchých stromov: smrek 91,36 %, limba 4,94 %, smrekovec 3,70 %. V roku 2009 z celkového počtu stromov bol podiel živých stojacich stromov 77,51 % a suchých 22,49 %. Najväčší počet suchých stojacich stromov bol u smreka, najmenší u limby.

Na výskumnej ploche sa nachádza niekoľko trsov kosodreviny, ktorá postupne odumiera v dôsledku zvyššo-

Tabuľka 6. Počet živých drevín na ha v hrúbkových stupňoch v roku 1995**Table 6.** Number of living tree species per ha in diameter classes in 1995

Drevina ¹⁾		6 – 14	16 – 24	26 – 36	38 – 50	52 – 70	71 – 75	Spolu ²⁾
		cm						
<i>Picea abies</i>	N/ha	126	228	136	32	6	—	528
	%	23,86	43,18	25,76	6,06	1,14	—	100,00
<i>Pinus cembra</i>	N/ha	10	12	40	42	30	—	134
	%	7,46	8,96	29,85	31,34	22,39	—	100,00
<i>Larix decidua</i>	N/ha	4	4	24	6	—	—	38
	%	10,53	10,53	63,15	15,79	—	—	100,00
Spolu ²⁾	N/ha	140	244	200	80	36	—	700
	%	20,00	34,86	28,57	11,43	5,14	—	100,00

¹⁾Tree species, ²⁾Total**Tabuľka 7.** Počet živých drevín na ha v hrúbkových stupňoch v roku 2009**Table 7.** Number of living tree species per ha in diameter classes in 2009

Drevina ¹⁾		6 – 14	16 – 24	26 – 36	38 – 50	52 – 70	71 – 75	Spolu ²⁾
		cm						
<i>Picea abies</i>	N/ha	72	182	152	52	8	—	466
	%	15,45	39,05	32,62	11,16	1,72	—	100,00
<i>Pinus cembra</i>	N/ha	10	14	24	50	24	6	128
	%	7,81	10,94	18,75	39,06	18,75	4,69	100,00
<i>Larix decidua</i>	N/ha	6	6	20	20	2	—	54
	%	11,11	11,11	37,04	37,04	3,70	—	100,00
Spolu ²⁾	N/ha	88	202	196	122	34	6	648
	%	13,58	31,17	30,25	18,83	5,25	0,92	100,00

¹⁾Tree species, ²⁾Total

vania korunového zápoja okolitých stromov. Prírodná regenerácia v pokročilej fáze štádia dorastania viac-menej stagnuje a v roku 2009 predstavovala v prepočte na hektár 4 kusy smreka s výškou do 1 metra a 6 kusov jaboriny s výškou do 50 cm.

Objem ležiacich stromov (ležaniny) v rozličnom stupni rozkladu je charakteristickým znakom vývoja prírodných lesov a môže byť vhodným pomocným kritériom pri stanovení vývojového štádia ekosystému. V roku 2009 bol objem dreva odumretých stromov (ležanina) 17,34 m³.ha⁻¹ a kruhová základňa vykazovala hodnotu 1,05 m².ha⁻¹. Čiastočná deštrukcia abiotickými faktormi (vývraty, polomy) nenarušila vývojové procesy tohto ekosystému.

V štádiu dorastania odumierajú predovšetkým stromy v tenších hrúbkových stupňoch, ktoré ako ležanina vo vlhkom prostredí pomerne rýchlo podliehajú rozkladu. Preto v štádiu dorastania je pomerne malý počet hrubších ležiacich odumretých stromov. V lesnom ekosystéme vo Furkotskej doline na rozkladajúce sa dreviny z objemu pripadá 5,93 % a z kruhovej plochy 13,45 %. Vývraty smreka z uplynulých 5 – 8 rokov majú objem 16,34 m³.ha⁻¹ a kruhovou plochu 0,91 m².ha⁻¹. Podiel objemu odumretých ležiacich stromov z celkového objemu stojacich stromov je 4,65 %. Podiel kruhovej plo-

chy ležiacich stromov z celkovej kruhovej plochy stojacich stromov je 2,00 %. Podobné relácie z Vysokých Tatier uvádza TUROK (1990) pre štádium dorastania lesného spoločenstva *Lariceto-Piceetum* v smrekovom lesnom vegetačnom stupni.

Smrek má podľa počtu letokruhov na vývrtoch vekové rozpätie 75 – 125 rokov. Pozoruhodné je, že rovnaký vek 110 rokov dosahujú solitérne smrek s prnou hrúbkou 18 cm a 44 cm. Rozpätie veku pri limbe je 85 – 125 rokov. Limba môže podľa sociologického postavenia v porastovom priestore dosiahnuť hrúbku 40 cm vo veku 95 rokov a priemer 28 cm pri veku 125 rokov. Najstaršou drevinou zmiešaného lesného ekosystému vo Furkotskej doline je smrekovec, ktorý dosahuje pri prsnej hrúbke 24 cm až 170 rokov a pri hrúbke 39 cm 150 rokov. Rovnakú hrúbku 32 cm dosahuje smrekovec vo veku 165 a 115 rokov.

Smrek v prvých dvoch decéniách svojho rastu v rokoch 1895 – 1905 mal najväčší hrúbkový prírastok, keď priemerná šírka letokruhov bola 1,6 – 2,6 mm. V rokoch 1915 – 1965 (teda vo fyzickom veku 40 – 50 rokov) smrek mal priemernú šírku letokruhov 1,5 – 2,1 mm. V rokoch 1975 – 2005 šírka letokruhov sa zmenšila na hodnotu 1,0 – 1,4 mm. Podľa údajov HOLUBČÍKA (1970) v podobných stanovištných podmienkach Vysokých Tatier

Tabuľka 8. Objem a kruhová základňa ležiacich stromov v roku 2009**Table 8.** Volume and Basal Area of lie down tree species in 2009

Ležiace dreviny ¹⁾	Objem ²⁾ V.ha ⁻¹		Kruhová základňa ³⁾ G. ha ⁻¹	
	m ³	%	m ²	%
Rozkladajúce sa dreviny ⁴⁾	1,03	5,93	0,14	13,45
Vývraty smreka ⁵⁾ 2004 – 2008	16,34	94,07	0,91	86,55
Spolu ⁶⁾	17,34	100,00	1,05	100,00

¹⁾Lie down tree species, ²⁾Volume, ³⁾Basal Area, ⁴⁾Decomposed tree species, ⁵⁾Break-down of spruce, ⁶⁾Total

smrek v smrekovom vegetačnom stupni dosahuje kulmináciu hrúbkového prírastku vo veku 40 až 135 rokov. Z toho usudzujeme, že priaznivé podmienky pre prirodzenú obnovu smreka na lokalite vo Furkotskej doline boli približne pred 115 rokmi v mierne presvetlenom zmiešanom smrekovcovo-limbovo-smrekovom poraste.

Šírka letokruhov limby od roku 1885 do roku 1915 mala vyrovnaný priebeh 1,4 – 1,6 mm. V rokoch 1925 – 1945 šírka letokruhov stúpala a dosahovala hodnoty 1,9 – 2,2 mm. V ďalšom období rokov 1955 – 2005 šírka letokruhov limby sa ustálila na hodnotách 1,1 – 1,7 mm. Podobne, ako v ekosystémoch výskumných plôch Nefcerka a Križne (KORPEL, 1992), aj v ekosystéme vo Furkotskej doline limba sa prejavuje ako stabilizačne veľmi účinná, plastická a rastovo vitálna drevina. V pokročilej fáze štádia dorastania postupne zvyšuje svoju objemovú produkciu, čo potrvá až do štádia optima. Aj v pomernej zapojených častiach má schopnosť výškovým rastom sa presunúť zo strednej do hornej porastovej vrstvy.

Smrekovec v prvých desaťročiach svojej existencie v rokoch 1845 – 1855 dosahoval šírku letokruhov 1,0 – 1,3 mm. V decéniu 1865 – 1875 (v priebehu 20 rokov) vzrástla priemerná šírka letokruhov na 1,6 – 2,4 mm. V rokoch 1905 – 2009 priemerná šírka letokruhov smrekovca vykazuje zníženie, avšak vyrovnanú hodnotu 0,9 – 0,7 mm. Z uvedeného možno usúdiť, že smrekovec, ako vyslovene svetlomilná drevina v počiatkových desaťročiach svojej existencie rástol na presvetlených a preriedených lokalitách smrekovo-limbového lesa. Prírastok smrekovca s postupným vývojom a zapojovaním korún smrekových a limbových skupín sa znižoval. V ostatných 90 rokoch, kedy smrekovec rástol v obklúčení smrekových a limbových skupín, šírka letokruhov pre nedostatok bočného svetla a malú plochu asimilačných orgánov nedosahuje hodnotu ani 1 mm. Táto tendencia trvá aj napriek proklamovanému globálnemu otepľovaniu klímy. Pre prirodzenú obnovu smrekovca boli optimálne podmienky pred 150 rokmi.

Z výsledkov výskumu štruktúry a produkcie lesného ekosystému vo Furkotskej doline vyplýva, že veková, výšková a hrúbková štruktúra porastov pod hornou hranicou lesa je značne diferencovaná. Porovnanie hodnôt produkcie v roku 1992 v strednej fáze štádia dorastania s hodnotami v roku 2009 ukazuje, že vývoj ekosystému

Tabuľka 9. Priemerná šírka letokruhov drevín v mm**Table 9.** Average wideness of yearling shoot in mm

Roky ¹⁾	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus cembra</i>	<i>Larix decidua</i>
1845	—	—	1,0
1855	—	—	1,3
1865	—	—	2,4
1875	—	—	1,6
1885	—	1,4	1,1
1895	1,6	1,4	1,1
1905	2,6	1,6	0,9
1915	1,6	1,5	0,9
1925	1,9	2,0	0,7
1935	2,1	2,2	0,8
1945	2,0	1,9	0,8
1955	1,6	1,7	0,8
1965	1,5	1,6	0,8
1975	1,4	1,7	0,9
1985	1,0	1,4	0,5
1995	1,0	1,3	0,7
2005	1,3	1,1	0,7

¹⁾Years

v priebehu necelých 20 rokov sa posunul zo strednej do pokročilej fázy štádia dorastania. Vývojový proces prírodného smrekovo-limbovo-smrekovcového ekosystému vo Furkotskej doline smeruje do štádia optima v súlade s typickým sledom štádií v rámci vývojového cyklu.

4. Diskusia

4.1. Proces prirodzenej sukcesie

Naše skúsenosti z prieskumu prírodných pomerov lesov Slovenska v rokoch 1958 – 1974 potvrdzujú, že v chovaní všetkých prírodných lesných ekosystémov jestvuje udivujúca tendencia k stabilite. Samovoľný prírodný vývoj smeruje k náhrade nestabilných ekosystémov stabilnejšími. V podmienkach výlučného pôsobenia prírodnej sukcesie sú nestabilné ekosystémy odsúdené k postupnému zániku. V teórii sukcesie je za podmienku stability ekosystému považovaná biocenóza, ktorá je schopná pokračovať vo svojej existencii vďaka dosiahnutej jednote so svojim prostredím po celú dobu

stability vonkajších podmienok. Táto jednota sukcesne vyspelej biocenózy s vlastným prostredím je spravidla výsledkom dlhého vývoja. Škála rušivých vonkajších vplyvov, voči ktorým môžu sukcesne vyspelé ekosystémy (klimax) prejavovať svoju príslovečnú odolnosť, zahŕňa len tie vonkajšie vplyvy, ktorým sa v ekosystéme združené organizmy dokonale prispôbili počas svojho dlhodobého vývoja. K rušivým vplyvom v tomto zmysle nemožno rátať pôsobenie priemyslových emisií.

Hoci teória sukcesie vyjadruje reálne, v ekosystéme vždy prítomné tendencie, zriedkavo postihuje reálne zmeny prebiehajúce v súčasných ekosystémoch, ovplyvňovaných človekom. Azda preto sa ekológovia dodnes nezhodli na tom, či môžu stabilné ekosystémy existovať v kultúrnej krajine v podobe, zachytenej v sukcesných schémach. Stabilitu ekosystému je vždy potrebné definovať v súvislosti s určitými vonkajšími podmienkami, s určitým dynamickým rovnovážnym stavom (homeostáza), s určitým druhom a intenzitou rušivých vplyvov a s určitým charakterom zmien v ekosystémoch (homeoréza). Všeobecne tradovaná predstava, že sekundárna sukcesia na malých plochách smeruje priamo k hodnote maxima na danom ekotope a že táto hodnota sa udržuje s malým kolísaním v čase, nie vždy odpovedá skutočnosti.

Prírodné lesy pod hornou hranicou lesa vo Vysokých Tatrách patria do smrekového lesného vegetačného stupňa. Podľa našich pozorovaní vysoká a dlhodobo vyrovnaná funkčná účinnosť lesných ekosystémov tohto vegetačného stupňa je viazaná na určitú porastovú štruktúru, ktorá sa aj na menších plochách časovo vo svojich základných znakoch podstatnejšie nemení. Napriek dynamickému rôznieniu jednotlivých zložiek ostáva aj v užších priestorových (plošných) rámcoch približne rovnaká. Takéto požiadavky môže spĺňať les zložený zo stanovištne pôvodných drevín s výraznejšou výškovou, hrúbkovou a vekovou diferenciáciou.

4.2. Klimaxová trajektória prírodného smrekovo-limbovo-smrekovcového ekosystému

Prírodný les záverečného typu (klimax) je špecifickým prípadom cenoticky stabilnej geobiocenózy, v ktorej dreviny, ako organizmy budujúce biocenózu, existujú vo väčšom časovom rozpätí v relatívne vyrovnaných podieloch. Teoreticky z toho môže vyplývať, že ak nedôjde k výraznej zmene podnebia, môže sa druhové zloženie a priestorová štruktúra vyspelej geobiocenózy (klimaxu) udržovať aj niekoľko tisíc rokov bez zmeny v homeostatickom stave, čiže v dynamickej funkčnej rovnováhe živých systémov od jedinca až po biosféru. Napriek tomu na každej čiastkovej lokalite vo vnútri geobiocenózy stále prebiehajú zmeny biomasy, druhového zloženia i biogeochemických procesov. Sukcesne vyspelá lesná geobiocenóza je napriek svojej zdanlivej nemennosti plná neustáleho porušovania rovnováhy a jej nekončiacoho obnovovania. Pre uchovanie vysokej stability zlo-

žito organizovaného vyspelého ekosystému sa spotrebuje viac energie ako u ekosystémov vývojovo nezrelých. Vyplýva to z prejavu energomateriálových tokov v pohybe biomasy, kedy vo vyspelom ekosystéme pomer celkovej produkcie biomasy k stratám dýchaním a odumieraním jedincov v ekosystéme sa približuje hodnote 1. Udržanie rovnováhy v cenóze, ktorá dosiahla optimum biomasy odpovedajúcej abiotickému prostrediu, vyžaduje si iba vklady získané fytoocenózou vo výške, vymedzenej stratami dýchaním a odumieraním. Trvalosť geobiocenózy sa z energetického hľadiska opiera o stálosť úhrnných hodnôt produkcie a rozkladu biomasy. Táto podmienka je zabezpečená tým, že v geobiocenóze sa v ďalšom období reprodukujú a usporiadávajú organizmy v rovnakých proporciách, v akých zanikajú. Takéto všeobecné vymedzenie stacionárneho stavu geobiocenóz vzťahuje sa na konkrétny priestor a čas, na ktorý možno pojem stacionárneho stavu vzťahovať. Často sa vyskytujúce rozpory v hodnotení cenotickej stability môžu byť dôsledkom uvažovania v rozličných časových a priestorových dimenziách.

Udržovanie rovnováhy v zložitých mechanizmoch lesného ekosystému umožňujú predovšetkým spätné väzby, ktoré eliminujú rušivé vplyvy voči základným zložkám ekosystému – drevinám. Spätná väzba je definovaná ako taký kolobeh procesov, v ktorom dve časti systému sú prepojené trvalým vzájomným pôsobením. Cieľom spätnej väzby v prípade lesného ekosystému je finálna stabilita vyspelých ekosystémov v podmienkach človekom nenarušenej prírody, ako pevný bod v rámci postupnosti vývojových zmien, prebiehajúcich z rôznych východiskových stavov. Takéto chápanie odpovedá pojmu homeoréza, ktorý znamená stabilizáciu toku živých organizmov a systémov v priebehu ich vývoja, čiže stabilizáciu ich prechodných (dočasných) trajektórií a tým ich zmeny v čase. Homeoréza je nevyhnutnou črtou vývojového cyklu každého lesného ekosystému. Prírodné lesné ekosystémy (pralesy) bez ľudskej intervencie majú schopnosť v rámci prechodných (dočasných) vývojových fáz a štádií udržovať trend spontánneho vývoja k záverečnému klimaxovému stavu.

Drevinové determinanty tvoria hlavný subsystém primárnych producentov a rozhodujúcim spôsobom ovplyvňujú pôdu a fytoklímu pre ostatné členy ekosystému. Prejavom podriadenosti každého prirodzeného lesného ekosystému času je v rámci celkovej stability špecifický cyklus určitých porastových štádií a fáz jeho drevinového porastu. Poznanie prirodzených lesov a v rámci nich i prírodných lesov (pralesov) vyžaduje preto taký rozsah a kvalitu informácií, ktoré by umožnili predvídať jednotlivé fázy tohto cyklu. Ide o poznanie spätných väzieb určujúcich rovnováhu ekosystému prírodného lesa. Predpokladom prognózy ďalšieho vývoja prírodného lesa je znalosť možného a pravdepodobného trvania jednotlivých vývojových štádií a fáz v rámci generačného cyklu prírodného lesa.

Hlavným faktorom zmien biomasy prírodného lesa v záverečnom (klimaxovom) štádiu je protiklad medzi priebehom odumierania jedincov hornej vrstvy a obnovou nových generácií a ich odrastaním do dolnej porastovej vrstvy.

Stav lesného porastu je výsledkom zmien v danom súbore drevín v minulosti. Pre exaktnú klasifikáciu vývojových štádií a fáz prírodného lesa zaužívanými kritériami sú: drevinové zloženie, priestorová výstavba, zásoba drevnej hmoty, dynamika prirastania drevín, vrstiev a pod. KORPEE (1989) na základe vlastného empirického materiálu a s využitím zahraničných klasifikácií rozlíšil tri základné štádiá prírodného lesa: štádium dorastania, optima a rozpadu. V súlade s teóriou homeorézy celkové trvanie generačného cyklu prírodného lesa, dané priemernou životnosťou vedúcej dreviny, môže byť modifikované (predĺžované) existenciou výberkových fáz, skracované náhlym rozpadom v dôsledku meteorologických extrémov. Preto úvahy o generačnej zmene musia zohľadňovať značné časové rozpätia. Podľa MÍCHALA (1983) približné trvanie vývojového štádia dorastania prírodného lesa so smrekom v subalpínskych polohách je 50 rokov, štádia optima približne 50 – 200 rokov a štádia rozpadu 100 – 150 rokov. Celý generačný vývojový cyklus v tomto prípade trvá 250 – 400 rokov. Z toho prekrytie dvoch cyklov môže trvať 150 – 220 rokov.

Porovnanie počtu stromov, objemovej produkcie a kruhovej základne výskumnej plochy Furkotská dolina s plochami Nefcerka a Krížne (PRIESOL, 1970; KORPEL, 1992; SANIGA, 2002; PITNER & SANIGA, 2008) ukazuje, že v rozličných fázach a štádiách vývoja sa hodnota produkcie v súlade so zmenou štruktúry výrazne mení. Porast vo Furkotskej doline možno zaradiť do pokročilej fázy štádia dorastania až počiatkovej fázy štádia optima. Celková objemová produkcia na výskumnej ploche Furkotská dolina je oproti ploche Nefcerka a Krížne v rovnakých vývojových štádiách menšia približne o 100 m³. Možno to vysvetliť odlišným zastúpením a produkciou troch ihličnatých drevín. Zastúpenie drevín v roku 1986 na výskumnej ploche Krížne bolo smrek 75 %, limba 24 %, smrekovec 1 % a na výskumnej ploche Nefcerka smrek 90 %, limba 9 %, jarabina 1 %. Zastúpenie drevín v roku 1992 vo Furkotskej doline bolo smrek 56 %, limba 38 % a smrekovec 6 %.

Rozdelenie počtu stromov v hrúbkových stupňoch na uvedených troch výskumných plochách má podobný priebeh. V procese vývoja klesá počet stromov, pričom najvýraznejšie sa to prejavuje v najtenších hrúbkových stupňoch, čo je pre štádium dorastania charakteristické, pretože prirodzená obnova ešte stagnuje. Približne od hrúbkového stupňa 22 cm vrchol početnosti stromov klesá a posúva sa do väčších hrúbkových stupňov, zväčšuje sa hrúbkové rozpätie a znižuje sa favostranná asymetria rozloženia počtu stromov.

Sukcesne najvyspelejšie zonálne tatranské ekosystémy s limbou sa vyskytujú na pôdach typu podzolov

a rankrov. Tatranský smrekovec s typickou úzkou korunou a odolnosťou voči vetru má na klimaxových stanovištiach všetky sprievodné znaky pionierskej dreviny s jasnou väzbou na narušenie progresívnej sukcesie predovšetkým na lokalitách po vetrových kalamiťach. Trvalú účasť smrekovca na plochách antropicky neovplyvnených, bez vetrových vplyvov a bez požiarov v prírodných lesoch môže zapríčiniť iba mozaika jeho subklimaxových a extrémnych, edaficky nevyvinutých „obmedzených“ stanovišť s edaficky normálne vyvinutými „vedúcimi“ stanovišťami (ZLATNÍK, 1976).

Na výskumnej ploche vo Furkotskej doline s kambezemným podzolom sú pre limbu vhodné podmienky v chladnej a sviežej mezoklíme, s pomalým rozkladom humusu. Smrekovec sa tu prirodzene obnovuje len na bývalých vetrových vývratkách, prípadne na väčších svetlinách, v minulosti udržiavaných sezónnym prepásaním.

V oblasti medzi Furkotskou a Kôprovou dolinou, ale aj inde v hornej časti smrekového vegetačného stupňa vo Vysokých Tatrách sa vyskytujú regresívne štádiá vyspelých pôd na vývratkách, spáleniskách a kalamitných plochách iného druhu, pokrytých dnes v oblasti potenciálneho výskytu limby nelesnou vegetáciou alebo sekundárnymi porastmi kosodreviny. Pôdy týchto stanovišť v uplynulých storočiach boli ovplyvnené eróznymi procesmi po pastve (aj dnes často nachádzame staré vrstovnicové chodníčky „prte“ v zapojenom lese), na bývalých holoruboch, polomoch i človekom podmienených sekundárných lavínových dráhach a sutinových kuželfoch. V týchto prípadoch ďalší sukcesný vývoj môže nadobudnúť veľkú dynamiku fluktuácií fyziologických premenných v súlade s teóriou homeorézy. Preto dnes možno len ťažko predpokladať smer sukcesie a spontánnej fluktuácie v smerovaní živých systémov, udržiavaných v prípustných hraniciach ich limitov prostredníctvom regulačných mechanizmov.

Celkom iná sukcesná dynamika nastane vo vysokých Tatrách na lokalitách v okolí hornej hranice lesa, na ktorých sa v uplynulých 50 – 60 rokoch zalesňovalo kosodrevinou a limbou v rámci projektov zvyšovania hornej hranice lesa a pásma kosodreviny, hoci ide o potenciálny smrekový lesný vegetačný stupeň (SOMORA, 1959).

Na vývojovo vyspelých pôdach pod hornou hranicou lesa teoreticky možno predpokladať tento sled sukcesných štádií (MÍCHAL & VOLOŠČUK, 1995):

Prípravný les s kosodrevinou alebo smrekovcom, ktorý pre kosodrevinu trvá okolo 130 rokov, pre smrekovec okolo 300 rokov. Prípadné jarabinové štádium je veľmi krátke. Následný priebeh ďalších štádií je daný generačnou obmenou smrekovca a limby, ako extrémne dlhovekých drevín, pri časových rozpätiach presahujúcich stáročia.

Prechodný les so smrekovcovo-limbovým optimálnym štádiom, v ktorom bočné zatienie a čučoriedkový podrast znemožňuje prirodzenú obnovu smrekovca, ktorý postupne bez náhrady fyzicky odumiera.

Záverečný les – klimax, ktorý tvorí limbové štádium so stratou zmiešania a vrstevnatosti, v ktorom smrekovec celkom ustúpil. Tento typický záverečný limbový les podľa švajčiarskych a rakúskych skúseností nemôže vzniknúť skôr ako za 500 rokov. Nevyhnutným predpokladom k tomu je prísna regulácia početného stavu jelenej zveri, ktorá môže podstatne ovplyvniť a spomaliť sukcesiu k záverečnému klimaxovému lesu. Avšak ani táto starostlivosť človeka nemôže prírodné procesy nijako urýchliť.

Niekedy sme svedkami netrepezlivosti časti odborníkov, ktorá vyúsťuje do snahy čo najskôr zalesniť čo najviac plochy na hornej hranici lesa. Rozumná stratégia ochrany prírody však predpokladá aj ochranu vývojových štádií a sukcesných procesov na kalamitných plochách i na vývojove vyspelých pôdach, či regresívnych štádiách vyspelých pôd, menovite v prírodných rezerváciách.

Zmiešaný klimaxový les smreka, limby a smrekovca vo Vysokých Tatrách v nadmorských výškach nad 1 400 m je ekologicky mimoriadne odolný voči abiotickým, najmä vetrovým disturbanciam. Je to dané tým, že v týchto nadmorských výškach s prevažne extrémnymi stanovištnými podmienkami je z vnútorných biologických príčin takmer znemožnený výskyt typického, silným horizontálnym zápojom sa vyznačujúceho štádia optima na väčších plochách. Podľa KORPELA (1992) v smrekovom prírodnom lese bez väčšieho zastúpenia limby a smrekovca pri hornej hranici lesa smeruje sukcesný vývoj k určitej výškovej nivelizácii, no ešte i v štádiu optima sa stromy nachádzajú v strednej a hornej vrstve. Na výskumných plochách Nefcerka, Krížne a Furkotská dolina je aj v štádiu optima, alebo v pokročilej fáze dorastania, porast výškovo diferencovaný aspoň na tri vrstvy, čo je dané špecifickými rastovými vlastnosťami troch základných ihličnatých drevín. Štvrtú vrstvu, hlavne v štádiu rozpadu, môže vytvoriť jara-bina, ktorá je labilnou zložkou tohto prírodného ekosystému a na zložení drevín sa účinnejšie podieľa v období medzi pokročilou fázou štádia rozpadu a začiatčnou fázou štádia dorastania. Vývojový cyklus pri zastúpení limby podľa objemu aspoň 30 – 40 % trvá podľa švajčiarskych a rakúskych skúseností okolo 500 i viac rokov. Veľká individuálna stabilita stromov podmieňuje pomalý rozpad cez jednotlivé dozívajúce stromy, v dôsledku čoho vzniká výrazne maloplošná obnova a maloplošná textúra lesa (KORPEL, 1992). Fáza obnovy počas štádia dorastania aj v ekosystéme vo Furkotskej doline stagnuje a pozvoľne môže nastúpiť až v pokročilej fáze štádia optima. Štádium optima je všeobecne nevýrazné a trvá pomerne krátko (90 – 100 rokov). Štádium rozpadu s fázou obnovy je najdlhšie a trvá okolo 200 – 250 rokov. Štádium dorastania trvá približne 160 – 200 rokov.

Na základe uvedeného možno konštatovať, že na výskumnej ploche vo Furkotskej doline (a pravdepodobne i na ploche Nefcerka a Krížne) s účasťou smreka, limby a smrekovca bude štádium dorastania trvať ešte okolo 50 rokov (do celkového veku porastov 160 – 200 rokov). Po-

tom nastúpi relatívne krátke štádium optima, avšak bez súvislého horizontálneho zápoja, kedy objemová produkcia dosiahne relatívneho maxima. Vo veku porastu okolo 250 – 300 rokov smrek postupne začne vypadávať v dôsledku fyzického veku a jeho miesto postupne bude obsadzovať smrekovec a limba. Počas ďalších 100 rokov vo veku porastu okolo 350 – 400 rokov v hlavnej úrovni prevládne limba a svojou dlhovekosťou bude udržiavať ráz štruktúry limbového záverečného klimaxového lesa. V štádiu rozpadu, ktoré trvá najdlhšie a má pomerne dlhú fázu obnovy, postupne na väčšie svetliny nalietne smrekovec a limba. Až po odrastení obidvoch drevín sa v priebehu ďalších 60 – 90 rokov začne obnovovať smrek, ktorý v priebehu nasledujúcich 100 rokov v štádiu dorastania postupne zaujme postavenie hlavnej dreviny v druhej vrstve pod smrekovcom. Limba si bude udržiavať nadúrovňové postavenie v druhej polovine štádia rozpadu a koncom fázy obnovy vo veku limbového porastu, priemerne okolo 500 – 550 rokov. Jednotlivé limby sa postupne dozijú svojho fyzického veku, ktorý v rozličných stanovištných podmienkach bude okolo 600 – 700 (800 – 900) rokov. Vlastný vývojový cyklus klimaxového lesa (pralesa) plynule bude nadväzovať na vývoj ďalšieho 500 – 550-ročného cyklu (na extrémnejších stanovištiach bude trvať až 600 rokov). Jara-bina vtáčia sa pomerne hojne objaví vo fáze obnovy najmä v druhej polovine štádia rozpadu, avšak s ohľadom na svoj krátky vek podstatne neovplyvní dynamiku štruktúry smrekovo-limbovo-smrekovcového pralesa.

Podakovanie

Autor vyslovuje podakovanie za finančnú podporu pri vypracovaní tohto príspevku grantovej agentúre VEGA č. 1/0364/10, agentúre KEGA č. 226-013UMB-4/2010 a agentúre APVV č. 0456-07.

Literatúra

- HOLUBČÍK, M., 1970: Štruktúra porastov trvalých výskumných plôch a rast ich drevín. In: *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 12, s. 153-261.
- KORPEL, Š., 1989: Pralesy Slovenska. Bratislava, Veda, 329 s.
- , 1990: Štruktúra, vývin a dynamika zmien prírodných porastov trvalých výskumných plôch v TANAP-e. In: *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 30, s. 43-86.
- , 1992: Dynamické zmeny štruktúry, vývoj a produkčné pomery prírodných lesov pri hornej hranici lesa vo Vysokých Tatrách. In: *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 32, s. 245-272.
- KRIŽOVÁ, E. & NIČ, J., 2002: Fytcenológia a lesnícka typológia. Návod na cvičenia. Technická univerzita vo Zvolene, 119 s.
- KUBÍČEK, F., ŠOMŠÁK, L., ŠIMONVIČ, V. & SZABO, J., 1992: Produkčno-ekologická a fytcenologická charakteristika bylinnej vrstvy lesných ekosystémov troch tatranských dolín (Furkotská, Siedmich prameňov, Zelené Medodoly). In: *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 32, s. 273-305.
- MARHOLD, K. & HINDÁK, F., 1998: Zoznam nižších a vyšších rastlín Slovenska. Bratislava: Veda, 687 s.
- MÍCHAL, I., 1983: Dynamika prírodného lesa I. *Živa* 1, s. 8-14.
- MÍCHAL, I. & VOLOŠČUK, I., 1995: Dynamika prírodných lesov s účasťou limby. *Živa*, 2, s. 58-60.

- MICZKOWSKI, S., 1969: Limba *Pinus cembra* L. – vysokogorskie drzewo lasu Tatrzańskiego. In: *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 11, s. 99-138.
- PITNER, J. & SANIGA, M., 2008: A change in structural diversity and regeneration processes of the spruce virgin forest in Nefcerka NNP (TANAP) in relation to altitude. *Journal of Forest Science*, **54**(12): 545-553.
- PRIESOL, A., 1970: Štruktúra porastov trvalých výskumných plôch a rast ich drevín v ochrannom obvode Podbanské. In: *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 12, s. 263-311.
- SANIGA, M., 2002: Štruktúra, produkčné procesy a regeneračné procesy smrekového prírodného lesa v lokalite Krížne a Nefcerka. Štúdie o Tatranskom národnom parku, **6**(39): 133-151.
- SOMORA, J., 1959: O rozšírení borovice limby – *Pinus cembra* L. a tisú obyčajného – *Taxus baccata* L. v Belanských Tatrách. In: *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 3, s. 85-126.
- VOLOŠČUK, I., MÍCHAL, I., 1995: Natural forests of the Tatra Biosphere Reserve with spruce (*Picea excelsa* [L.] Karst.) larch (*Larix decidua* Mill.) and cedar pine (*Pinus cembra* L.). *Ekológia* (Bratislava), **14**(4): 367-376.
- , 1996: Štruktúra a vývojový cyklus zmiešaných porastov smreka, limby a smrekovca v Tatranskom národnom parku. *Ochrana prírody*, roč. 14, s. 185-202.
- VOŠKO, M., 1996: Produkčno-ekologické pomery limbovo-smrekového ekosystému pri hornej hranici lesa. Štúdie o Tatranskom národnom parku, **1**(34):109-116.
- , KUKLA, J., KLUBICA, D. & BUBLINEC, E., 1990: Analýza ekologických faktorov a štruktúry lesných ekosystémov monitorovacích plôch. In: *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 30, s. 227-275.
- ZLATNÍK, A., 1970: Ekologicko-synekologický, cenologický a fyto-geografický výskum na trvalých výskumných plochách. In: *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 12, s. 79-152.
- , 1976: Přehled skupin typů geobiocénů původně lesních a křovinových v ČSSR. *Zprávy geografického ústavu ČSAV*, Brno, XIII(3-4): 56-63.

Summary

A long-term anthropogenic impact on forests in the Tatra Mts. (mining since 13th century, shepherding since 15th century and excessive felling since 19th century) has a negative effect on tree species composition and the forest structure. Natural forest ecosystems with spruce, larch and Swiss stone pine in High Tatras has been preserved only in the spruce vegetation tier (1350–1600 m a.s.l.). Repeating windfalls have an impact on forests under the spruce vegetation tier in altitude of 850–1250 m. Results of the study on age, growth and regeneration processes of natural spruce-larch-Swiss stone pine forests on experimental plots were published by PRIESOL (1970), KORPEL (1990, 1992), SANIGA (2002), PITNER & SANIGA (2008) and VOŠKO *et al.* (1990). Results on spruce-Swiss stone pine-larch ecosystems on upper timberline on the experimental plot in Furkotská Valley (1520–1540 m a.s.l.) were published by VOLOŠČUK (1992). This paper presents results of the repeated research in 2009 on the experimental plot in Furkotská Valley. Spruce-Swiss stone pine forests with larch in Furkotská Valley belong to the Tatra's group of geobiocenosis type *Piceeta cembrosa* (ZLATNÍK 1976). Phytocoenosis is dominated by acidophilic species *Vaccinium myrtillus* a *Calamagrostis villosa*. Soil type is cambic podzol (Table 2 shows soil analysis). Value pH/H₂O of humus layer is 3.49 and soil

reaction into the depth of 45 cm is 4.45 to 4.39. Therefore, soil has a very acidic reaction.

An experimental plot is established in natural forest type only little affected by human activity. Dominant tree species is spruce 57% according to the volume production and 77% according to the number of trees (Table 3). Representation of Swiss stone pine is 34% and larch 9% in terms of volume. The total number of tree species per ha was 864 in 1992 and only 836 in 2009. Total volume was 345 m³.ha⁻¹ in 1992 and 373 m³.ha⁻¹ in 2009. Total basal area in 1992 was 44.31 m².ha⁻¹ and 52.50 m².ha⁻¹ in 2009. Natural mortality has been evident in diameter classes 6–14 cm and 16–24 cm (Figure 1–4). Value of dead wood volume per ha in 2009 was 17.34 m³.ha⁻¹ (Table 8). Proportion of dead wood volume from the total wood volume was 65%. There is an islet of dwarf pine on the experimental plot. Partial destruction of forest stands by abiotic factors (wind, ice coating, snow) did not disrupt the development processes. Development trend of this growth development stage (KORPEL, 1986) under the upper timberline lead to an optimum stage with a partial height balance. In the development stage of growth, tree species are in lower height stages (9–16 m – 41,67%, 17–20 m – 36,11%) and higher height stage (21–24 m – 17,28%). Dominant tree species in upper-level layer are Swiss stone pine and larch. Swiss stone pine is a plastic and stabilizing factor and a strongly competitive tree species in terms of growth power. Regeneration phase in the stage of growth is stagnant and begins slowly to rise at the beginning of the optimum stage. Physical age of tree species on the experimental plot is 100–130 years for spruce, 120–150 years for Swiss stone pine and 170–190 years for larch (Table 9).

Development cycle of natural spruce-Swiss stone pine-larch ecosystems in High Tatras is approximately 500 to 550 years. Longevity of Swiss stone pine in spruce vegetation tier is the main cause for extension of development stage of aging. Swiss stone pine stands grow 500–550 years and individual trees of Swiss stone pine up to 800–900 years. We can assume that succession of old natural forests in the stage of decline will be altered to a typically final Swiss stone pine forest. Larch and later also spruce will appear on open areas of forest instead of dead tree species. Development of three combined coniferous species will begin at the end of stage of growth.

Succession of Swiss stone pine is applied the best in those vegetation tiers of Tatras, where the local climate allows the Swiss stone pine to grow on the place where the larch is missing. Larch has in climax conditions all features of pioneer tree species with a clear dependence on damaged progressive succession. A permanent representation of larch on areas unaffected by windfalls can be caused only by a mosaic of its sub-climax and extremely azonal sites.

Theoretically justified order of succession stages for ecosystems under the upper timberline:

Dwarf pine or initial larch stage (forest with pioneer tree species), ecologically resistant and lasting up to 130 years (dwarf pine) and 300 years (larch).

Larch-Swiss stone pine stage of optimum (intermediate forest), where the side shading prevents from natural regeneration of larch, that gradually dies without the replacement

Swiss stone pine stage (climax forest) with loss of mixing and layering of other tree species, where larch fully retreated.

We can assume that secondary succession on developed soils will be faster. Typical final Swiss stone pine forest can emerge in less than 500 years. No human activity intended to eliminate grazing and regulate the numerous herbivores can accelerate the natural processes of succession.

Translated by J. Lásková