

TLOUŠŤKOVÝ PŘÍRŮST SMRKU (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) A BUKU (*FAGUS SYLVATICA* L.) VE STEJNORODÝCH A SMÍŠENÝCH POROSTECH

THE RADIAL INCREMENTS OF SPRUCE (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) AND BEECH (*FAGUS SYLVATICA* L.) IN PURE AND MIXED STANDS

MONIKA VEJPUSŤKOVÁ ✉ - TOMÁŠ ČIHÁK - VÍT ŠRÁMEK

Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Strnady 136, 252 02 Jíloviště, Czech Republic

✉ e-mail: vejpustkova@vulhm.cz

ABSTRACT

Species mixing has a substantial stabilizing effect concerning productivity and stand structure in case of disturbances. However, whether the mixed stands are more productive comparing to pure stands still remains an open question. The main objective of the study was to compare the radial increments of spruce and beech in the pure stands and in its mixture and to determine the factors with significant effect on growth. Seven triplets (pure beech, pure spruce and mixture) were established within the area of the Czech Republic covering different growth conditions. Radial increments were studied using method of tree-ring analysis. ANCOVA results demonstrated that increments significantly differed depending on tree species and locality. Species mixing was also significant factor when evaluating both tree species together, but it did not have any effect if the interaction between mixing and individual species was considered. However, in relation to the total yield, the findings must be interpreted with caution as the lateral growth is only one dimension of volume growth.

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

Klíčová slova: smrk ztepilý; buk lesní; letokruhová analýza; ANCOVA; růstový trend

Key words: Norway spruce; European beech; tree-ring analysis; ANCOVA; growth trend

ÚVOD

Pěstování smíšených porostů je považováno za významné adaptační opatření v souvislosti se zmírňováním dopadů extrémních projevů počasí nebo šířením kalamitních škůdců (NLP 2008; MŽP 2015). Právě vyšší odolnost vůči disturbancím a s tím spojený stabilizační efekt na produkci a porostní strukturu patří mezi hlavní výhody smíšených porostů (YACHI, LOREAU 1999). Z pohledu lesního hospodářství je však důležitá i otázka výše produkce směsí v porovnání se stejnorodými porosty (FRIVOLD, FRANK 2002; PIOTTO 2008; ZHANG et al. 2012). Zde výsledky nejsou jednoznačné. Efekt smíšení na produkci se může lišit v závislosti na vývojové fázi porostu (PRETZSCH, SCHÜTZE 2009), hustotě porostu (CONDÉS et al. 2013), druhu smíšených dřevin (LU et al. 2016), zastoupení dřevin ve směsi, vzájemném poměru velikostí stromů v porostu (RÍO et al. 2014a), kvalitě stanoviště (PRETZSCH 2013) či klimatických podmínkách (BOLTE et al. 2010; BIELAK et

al. 2014; RÍO et al. 2014b; THURM et al. 2016). Sumarizaci poznatků o smíšených porostech si vytkla za cíl akce FP1206 „Integrating Scientific Knowledge in Mixed Forests – EuMIXFOR“ mezinárodního programu COST (BRAVO-OVIEDO et al. 2014).

Součástí výše zmíněné akce byl též projekt LD 14124 „Koloběh živin ve smíšených lesích“ řešený na národní úrovni Výzkumným ústavem lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i. Projekt byl zaměřen na smrk ztepilý a buk lesní, tedy dřeviny, které mají v ČR nejvyšší zastoupení (smrk absolutně, buk v rámci listnáčů) a zároveň velkou perspektivu tvorby směsí ve 4. – 6. lesním vegetačním stupni. V rámci projektu byla zpracována studie zaměřená na retrospektivní vyhodnocení radiálních tloušťkových přírůstů smrku a buku ve stejnorodých a smíšených porostech na lokalitách s odlišnými růstovými podmínkami. Cílem studie bylo zjistit, jak se liší vývoj tloušťkových přírůstů zkoumaných dřevin (smrk, buk) v monokultuře a ve směsi, a které faktory či jejich kombinace ovlivňují velikost přírůstů.

MATERIÁL A METODIKA

Práce se opírá o plochy sítě monitoringu zdravotního stavu lesů ICP Forests, ze kterých bylo v různých oblastech vybráno 7 ploch (většinou ve smíšených porostech). V blízkém okolí monitorační plochy byly následně založeny dvě nové plochy tak, aby v každé oblasti byla k dispozici trojice ploch (čistý porost smrku, čistý porost buku a smíšený porost) v obdobných přírodních podmínkách (definováno podle souboru lesních typů – SLT). Velikost nově zakládaných ploch byla volena stejná, jako je velikost ploch monitoringu ICP Forests, tj. 1000 m². Buk a smrk byly většinou smíšeny jednotlivě s výjimkou smíšených ploch na Rejvízu a Všetci, kde se jednalo o skupinové smíšení. Plochy v tripletech byly vybírány v dospělých porostech podobného stáří s výjimkou ploch na lokalitě Libice, kde smrková monokultura dosahuje 62 let, kdežto stáří smrku ve směsi je 110 let. Celkově bylo pro účely studie vytipováno 21 ploch v rámci 7 oblastí, které reprezentují odlišné růstové, resp. stanovištní podmínky (obr. 1, tab. 1).

V roce 2015 byly na všech tripletech odebrány vývrty pro retrospektivní analýzu vývoje radiálních tloušťkových přírůstů. Z každého tripletu byly získány 4 sady vývrtů: smrk (čistý porost), buk (čistý porost), smrk (směs), buk (směs). Ve stejnorodých porostech bylo za vzorníky vytipováno 9 úrovnových stromů reprezentujících střední kmen dané dřeviny. Ve směsi bylo analogicky vybráno 9 vzorníků smrku a 9 vzorníků buku. Vývrty byly odebrány Presslerovým přírůstovým nebožezem ve výčetní výšce, vždy po dvou z každého vzorníku. Odběry byly provedeny z protilehlých stran kmene ve směru po vrstevnici, aby- chom se vyhnuli případnému výskytu reakčního dřeva.

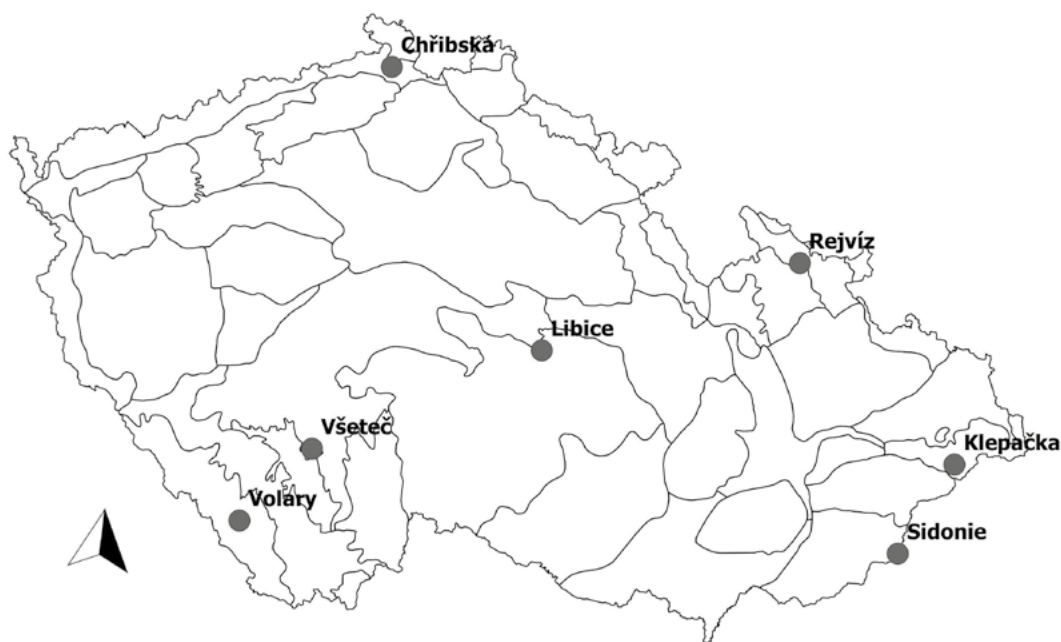
V laboratoři byly vývrty vysušeny a seříznuty. Následně byly změřeny šířky letokruhů na měřicím stole TimeTable 2 s přesností na 0,01 mm. Naměřené letokruhové série byly vizuálně křížově datovány za použití software PAST 4 (KNIBBE 2004). V procesu datace byly identifikovány nepravidelnosti v tvorbě letokruhů (chybějící či vyklíňující letokruhy), následně byl každému letokruhu přiřazen kalendářní rok, ve kterém se

daný letokruh vytvořil. Datace byla statisticky verifikována v programu Cofecha (HOLMES 1983). Aby bylo možné porovnat trendy vývoje tloušťkových přírůstů ve stejnorodých porostech a ve směsi, bylo u každého letokruhu určeno jeho kambiální stáří, přičemž věk dřevného letokruhu byl uvažován 1 rok. U mimostředních vývrtů byl proveden odhad počtu letokruhů do středu kmene dle metodiky SEDMÁK et al. (2014). Průměrné letokruhové série byly poté vypočteny jako aritmetický průměr šířek letokruhů v daném věku pro danou dřevinu, a to zvlášť v nesmíšených porostech a zvlášť ve směsi.

Za použití analýzy kovariance (ANCOVA) byl otestován vliv faktorů věku, lokality, druhu dřeviny a smíšení (tj. výskyt v monokultuře nebo ve směsi) na velikost průměrných radiálních tloušťkových přírůstů. Vzhledem k věku smrkového porostu na Libici (62 let) byla analýza omezena na věk do 60 let, aby byl porovnáván stejný časový úsek pro všechny porosty. Při analýze kovariance bylo uplatněno plně faktorové schéma, takže kromě vlivu jednotlivých faktorů byl zkoumán i vliv všech jejich interakcí. Faktor věku byl uvažován jako spojitá nezávisle proměnná, ostatní faktory byly uvažovány jako kategorické proměnné. U faktorů s vyšším počtem hladin byl následně aplikován Tukeyův test mnohonásobných porovnání, který určil dvojice, jejichž střední hodnoty nezávisle proměnné se liší na zvolené hladině významnosti ($\alpha = 0,05$).

Pro účely odvození modelu trendu tloušťkového přírůstu buku a smrku ve stejnorodých porostech a ve směsi byly průměrné letokruhové série z jednotlivých ploch agregovány do průměrných chronologií smrku v monokultuře a smrku ve směsi a dále buku v monokultuře a buku ve směsi. Metodou nelineární regrese byly řady prokládány přírůstovou funkcí. Těsnost proložení byla posuzována podle hodnot koeficientu determinace, Akaikeho informačního kritéria a střední chyby predikce. Byly testovány tyto přírůstové funkce: Hugershoffova, Chapman-Richardsova, Korfova, Michajlovova a Gompertzova.

Dalším ze zkoumaných parametrů byl rozdíl mezi rychlostí tloušťkového přírůstu dřeviny (SM, BK) na stejnorodé a smíšené ploše



Obr. 1.
Lokalizace tripletů na pozadí mapy přírodních lesních oblastí ČR

Fig. 1.
Location of triplets on the background of the map of natural forest areas in the Czech Republic

v rámci tripletu. Tyto rozdíly, resp. difference byly kalkulovány jako rozdíl mezi přírůstem na stejnorodé ploše tripletu a ploše smíšené ve stejném věku, vztažené k přírůstu na stejnorodé ploše (vzorec 1). Interpretace výstupů tohoto porovnání je taková, že tam, kde je difference kladná, byl přírůst dané dřeviny rychlejší na stejnorodé ploše a v případě záporné difference pak na smíšené ploše.

Vzorec 1 Relativní rozdíl ($difference_{id}$) mezi tloušťkovým přírůstem dřeviny ve stejnorodém (i_s) a smíšeném (i_x) porostu.

Formula 1 Relative difference ($difference_{id}$) between radial increments of tree species in the pure (i_s) and mixed (i_x) stand.

$$difference_{id} = \frac{i_s - i_x}{i_s} * 100 \quad (\%)$$

Všechny statistické výpočty byly provedeny v programu Statistica v. 12 (StatSoft 2013).

VÝSLEDKY

Buk i smrk vykazují podobné dlouhodobé růstové trendy v monokultuře a ve směsi v rámci jedné lokality (obr. 2) s výjimkou buku na lokalitě Chřibská, kde byl pro buk ve směsi zaznamenán extrémní vzestup tloušťkových přírůstů po 30. roku věku (obr. 2d). Z tohoto důvodu nebyly tloušťkové přírůsty buku ve směsi na lokalitě Chřibská následně zahrnuty do výpočtu průměrné chronologie buku ve směsi ze všech tripletů za účelem odvození modelu trendu (viz dále).

Tab. 1.

Základní stanovištní a porostní charakteristiky odběrových míst (tripletů)
Basic site and stand characteristics of sample plots (triplets)

| Oblast/ Area | Triplet | Plocha/ Plot | Nadmořská výška/Altitude (m) | SLT/ Ecosite ¹ | Věk/ Age | Hlavní dřevina/ Main tree species ² | Zastoupení/ Species composition (%) | Střední tloušťka/ Mean diameter (cm) | Střední výška/ Mean height (m) |
|-----------------|-------------------|-----------------|------------------------------------|------------------------------|-------------|--|--|--|--------------------------------------|
| Železné hory | Libice (LB) | smrk | 480 | 3S1 | 62 | SM | 94 | 38,9 | 32,3 |
| | | buk | 480 | 3S1 | 122 | BK | 100 | 49,8 | 33,7 |
| | | směs | 480 | 3S1 | 110 | SM | 17 | 37,6 | 32,9 |
| | | | | | | BK | 45 | 37,5 | 30,4 |
| Písecké hory | Všeteč (VS) | smrk | 550 | 4S1 | 64 | SM | 96 | 30,2 | 28,6 |
| | | buk | 550 | 4S1 | 82 | BK | 100 | 29,4 | 29,8 |
| | | směs | 555 | 4S1 | 78 | SM | 72 | 37,8 | 31,9 |
| | | | | | | BK | 28 | 22,8 | 29,8 |
| Bílé Karpaty | Sidonie (SI) | smrk | 555 | 4B4 | 74 | SM | 99 | 40,3 | 35,5 |
| | | buk | 560 | 4B4 | 98 | BK | 92 | 38,7 | 35,3 |
| | | směs | 550 | 4B4 | 95 | SM | 38 | 51,2 | 39,3 |
| | | | | | | BK | 54 | 37,6 | 36,5 |
| Lužické hory | Chřibská (CHR) | smrk | 500 | 5K1 | 105 | SM | 89 | 38,1 | 28,4 |
| | | buk | 600 | 5K1 | 89 | BK | 90 | 32,5 | 24,7 |
| | | směs | 500 | 5K1 | 90 | SM | 72 | 27,9 | 26,4 |
| | | | | | | BK | 28 | 46,9 | 28,7 |
| Beskydy | Klepačka (KL) | smrk | 895 | 5S1 | 95 | SM | 97 | 43,6 | 31,6 |
| | | buk | 890 | 5S1 | 90 | BK | 87 | 28,0 | 27,7 |
| | | směs | 850 | 5S1 | 90 | SM | 57 | 42,6 | 31,9 |
| | | | | | | BK | 43 | 21,6 | 22,8 |
| Jeseníky | Rejvíz (RE) | smrk | 775 | 6S1 | 94 | SM | 100 | 35,6 | 27,6 |
| | | buk | 780 | 6S1 | 83 | BK | 91 | 23,4 | 25,8 |
| | | směs | 780 | 6S1 | 86 | SM | 72 | 39,8 | 27,0 |
| | | | | | | BK | 24 | 25,9 | 22,4 |
| Šumava | Volary (VO) | smrk | 1025 | 6K1 | 115 | SM | 100 | 41,4 | 28,1 |
| | | buk | 1070 | 6K1 | 101 | BK | 98 | 27,2 | 27,2 |
| | | směs | 1020 | 6K1 | 106 | SM | 34 | 40,8 | 29,5 |
| | | | | | | BK | 55 | 23,7 | 22,1 |

¹3S1 – fresh, nutrient-medium oak-beech; 4S1 – fresh, nutrient-medium beech; 4B4 – nutrient-rich beech; 5K1 – acidic fir-beech; 5S1 – fresh, nutrient-medium fir-beech; 6S1 – fresh, nutrient-medium spruce-beech, and 6K1 – acidic spruce-beech forest; ²Main tree species: SM – spruce; BK – beech

ANCOVA prokázala vysokou signifikanci všech zvolených faktorů (tab. 2). Velikost přírůstu je ovlivňována věkem, druhem dřeviny a lokalitou. Co se týče lokality, významně se liší Sidonie, kde jsou přírůsty smrku i buku nadprůměrné, a pak Volary, kde jsou přírůsty obou dřevin naopak nízké. Ostatní plochy se navzájem významně neliší. Vliv smíšení se ukázal jako významný, nicméně v tomto případě jsou uvažovány obě dřeviny dohromady. Pokud posuzujeme přírůsty ve směsi a v monokultuře zvláště pro smrk a buk (interakce smíšení*dřevina), pak rozdíly signifikantní nejsou.

Tukeyův test mnohonásobných porovnání ukázal, že přírůst smrku je významně vyšší než přírůst buku na všech lokalitách s výjimkou Chříbské, kde mezi dřevinami není významný rozdíl (obr. 3a). Pokud hodnotíme smrk a buk na všech plochách, pak pro obě dřeviny platí, že mezi tloušťkovými přírůsty v monokultuře a ve směsi nejsou signifikantní rozdíly (obr. 3b). Pokud uvažujeme zvláště jednotlivé plochy, pak u smrku na plochách Libice a Volary byl zaznamenán významně vyšší přírůst v monokultuře, podobně buk na ploše Volary má v čistém porostu vyšší přírůsty než ve směsi, u ostatních ploch nebyly rozdíly mezi monokulturou a směsí signifikantní (obr. 4).

Dlouhodobý trend přírůstu buku nejlépe vystihovala Chapman-Richardsova přírůstová funkce. Pro smrk ze stejnorodých a smíšených porostů bylo nejtěsnějšího proložení dosaženo Hegershoffovou přírůstovou funkcí. Model trendu tloušťkového přírůstu buku ukazuje na rozdílnou dynamiku přírůstu ve stejnorodém porostu a ve směsi. Zatímco v nesmíšeném porostu přírůst buku akceleruje v mladém věku a pak rychle klesá, ve směsi buk z počátku přirůstá pomaleji, ale přírůsty jsou více vyrovnané a pokles s věkem je méně intenzivní (obr. 5a). Smrk vykazuje shodný dlouhodobý trend vývoje tloušťkových přírůstu ve stejnorodém porostu i ve směsi po celou dobu života (obr. 5b).

Diference mezi rychlostí tloušťkového přírůstu jednotlivých dřevin na stejnorodé a smíšené ploše vykazují rozdílný tvar rozdělení. Zatímco u smrku se tvar rozdělení blíží normálnímu (obr. 6a), v případě buku se jedná o pravostranné asymetrické rozdělení (obr. 6b). Střední hodnota (medián) diferencí je u smrku 1,2 %, u buku 17,5 %. Směrodatná odchylka je u smrku 26,6 %, u buku 36,5 %. Vyšší hodnota

mediánu u buku lesního naznačuje lepší růstové podmínky této dřeviny ve stejnorodých porostech, naopak u smrku není patrný výrazný rozdíl mezi smíšenými a stejnorodými porosty.

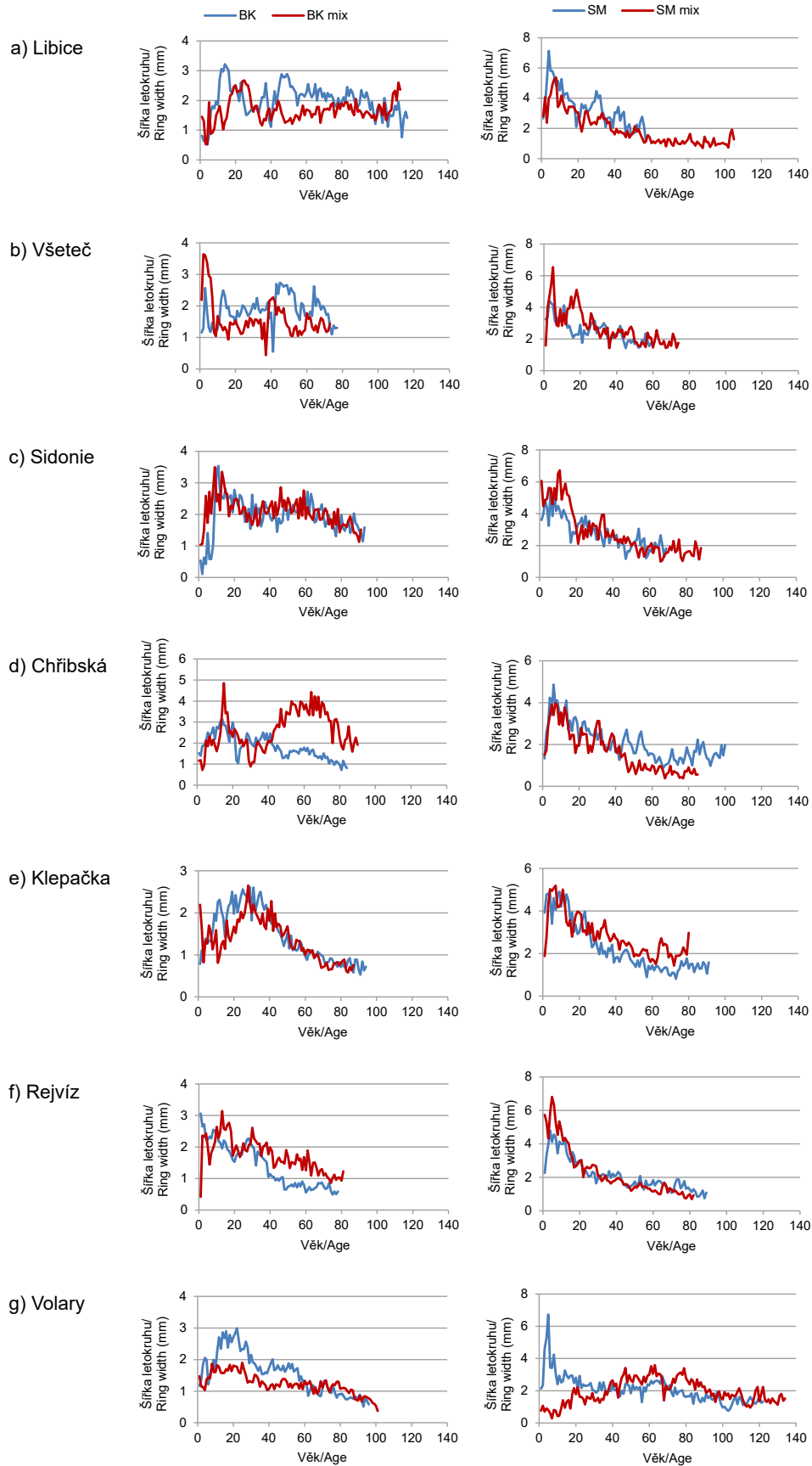
DISKUSE

Buk a smrk představují ideální typ směsi, neboť se jedná o kombinaci listnaté a jehličnaté dřeviny s odlišnými ekologickými nároky a odlišnou morfologií kořenového systému. Mezi dřevinami pak existuje komplementarita ve využití růstového prostoru a zdrojů prostředí. To dává předpoklad nejen vyšší stability směsi, ale také jejich vyšší produkční úrovně v porovnání s čistými porosty (MORIN et al. 2011). Naše studie však neprokázala významné rozdíly mezi tloušťkovým přírůstem buku ve směsi a v čistém porostu v porostech do 60 let věku. Stejně výsledky byly potvrzeny i pro smrk. Vzhledem k tomu, že byl zkoumán pouze tloušťkový přírůst, navíc u omezeného počtu vzorků, není možné z uvedených výsledků vyvozovat závěry o celkové produkci porostů. PRETZSCH et al. (2015) ukázali na základě analýzy rozsáhlého souboru dat z celoevropského transektu ploch v čistých porostech buku a borovice a jejich směsi, že ačkoliv tloušťkový a výškový přírůst obou dřevin je v čistých porostech a ve směsích podobný, produkční úroveň je vyšší ve směsi především díky vyšší hustotě porostu. Také poukázali na to, že objem kmene roste jinak než celková biomasa stromu. Smíšení totiž může modifikovat alometrii kmene a koruny (PRETZSCH, SCHÜTZE 2005) a má vliv též na hustotu dřeva (ZELLER et al. 2017).

Effekt smíšení na produkci významně ovlivňují stanovištní podmínky. Zatímco na chudých stanovištích byl často prokázán pozitivní efekt na produkci, kdy buk zlepšuje kvalitu stanoviště a kompenzuje tak smrkův růstový omezení v důsledku nedostatku živin, na bohatých stanovištích je pozitivní efekt smíšení na produkci méně častý (PRETZSCH 2013). V rámci naší studie však takováto závislost nebyla prokázána. To může být způsobeno omezeným počtem zkoumaných parametrů (studován byl pouze tloušťkový přírůst) a částečně i omezeným počtem zkoumaných stanovišť, mezi kterými výrazně chudá stanoviště chybí.

Tab. 2.
Výsledky ANCOVA
Results of ANCOVA

| Faktor/Factor | Suma čtverců/ Sum of squares | Stupně volnosti/ Degrees of freedom | Průměrný čtve- rec/Mean square | F | p |
|--|---------------------------------|--|-----------------------------------|---------|-------------|
| abs. člen/intercept | 3607,24 | 1 | 3607,24 | 6470,59 | 0,00 |
| věk/age | 262,79 | 1 | 262,79 | 471,38 | 0,00 |
| lokality/locality | 67,50 | 6 | 11,25 | 20,18 | 0,00 |
| smíšení/mixing | 2,51 | 1 | 2,51 | 4,50 | 0,03 |
| dřevina/tree species | 267,36 | 1 | 267,36 | 479,59 | 0,00 |
| interakce lokalita*smíšení/interaction locality*mixing | 51,25 | 6 | 8,54 | 15,32 | 0,00 |
| interakce lokalita*dřevina/interaction locality*species | 58,48 | 6 | 9,75 | 17,48 | 0,00 |
| interakce smíšení*dřevina/interaction mixing*species | 0,00 | 1 | 0,00 | 0,00 | 0,95 |
| interakce lokalita*smíšení*dřevina/interaction locality*mixing*species | 23,54 | 6 | 3,92 | 7,04 | 0,00 |
| chyba/error | 920,40 | 1651 | 0,56 | | |

**Obr. 2.**

Průměrné letokruhové série buku a smrku na jednotlivých tripletech. Grafy ukazují vždy srovnání křivek dané dřeviny v monokultuře a ve směsi

Fig. 2.

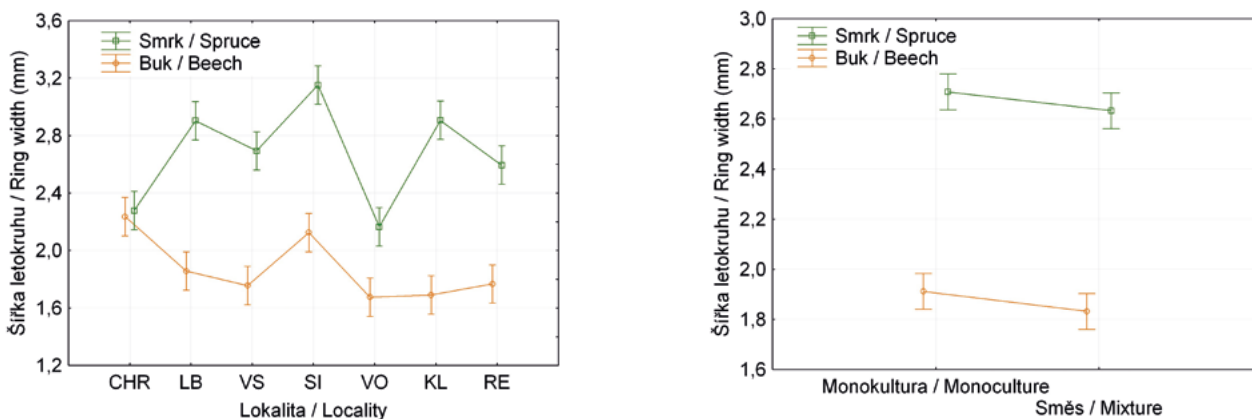
Mean ring-width series of beech (BK) and spruce (SM) at individual triplets. The graphs show the comparison of series of given species growing in pure and mixed stands

Zajímavý je zjištěný rozdíl v růstovém trendu buku v čistém porostu a ve směsi. Zatímco v monokultuře byl pozorován rychlý vzestup šířek letokruhů v mladém věku, následovaný setrvalým poklesem, ve smíšeném porostu je vzestup přírůstů buku v mládí pomalejší a v době kulminace dosahuje přírůst nižších hodnot než v čistém porostu, ovšem následný pokles přírůstů je více pozvolný, následkem čehož dochází ve věku cca 70 let k vyrovnání tloušťkových přírůstů buku ve směsi a v monokultuře. Tento trend pravděpodobně souvisí s tím, že buk ve směsi v důsledku kompetičního tlaku rychleji rostoucího smrku je nucen více investovat do výškového růstu na úkor přírůstu tloušťkového. Později, jak zpomaluje výškový růst smrku, může i buk více investovat do tloušťkového růstu. Pozitivní efekt smíšení na přírůst se tedy pro-

jeví až v dospělém věku, kdy oslabuje kompetiční výhoda smrku. Svou roli zde hrají i výchovné zásahy, které většinou protěžují buk na úkor smrku.

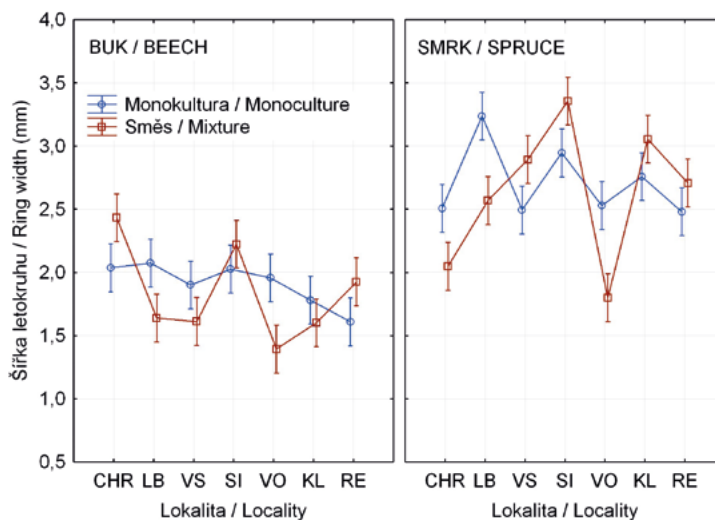
ZÁVĚR

Analýza radiálních tloušťkových přírůstů smrku a buku rostoucích v čistých porostech a ve směsi ukázala, že přírůst jednotlivých dřevin je v monokultuře a ve směsi podobný bez ohledu na kvalitu stanoviště. Tloušťkový přírůst buku ve směsi je v mládí zpomalen kompetičním tlakem smrku, nicméně později se rychlost tloušťkového růstu buku



Obr. 3. Průměrná hodnota radiálních tloušťkových přírůstů buku a smrku v závislosti na faktorech a) lokalita a dřevina, b) smíšení a dřevina. Vertikály označují 95% interval spolehlivosti

Fig. 3. Mean radial increments of spruce and beech depending on factor a) locality and tree species, b) mixing and tree species. Verticals indicate 95% confidence interval



Obr. 4. Průměrná hodnota radiálních tloušťkových přírůstů buku (*levý panel*) a smrku (*pravý panel*) v závislosti na smíšení a lokalitě. Vertikály označují 95% interval spolehlivosti

Fig. 4. Mean radial increments of beech (*left panel*) and spruce (*right panel*) depending on mixing and locality. Verticals indicate 95% confidence interval

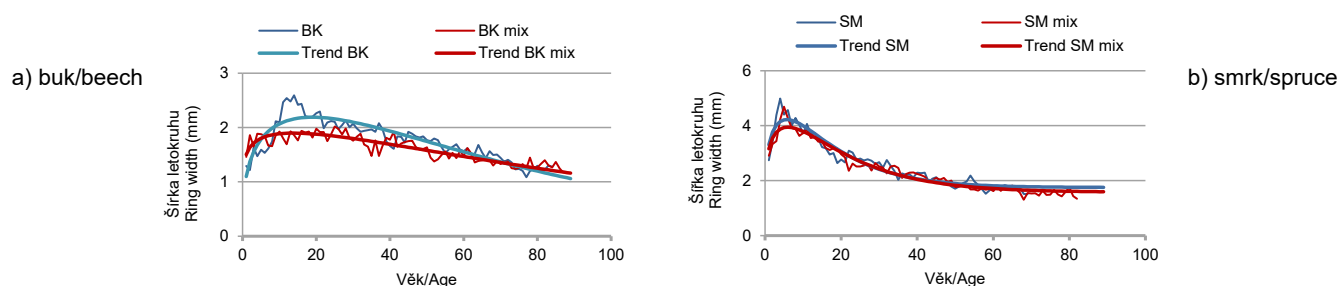
ve směsi vyrovnává s bukem v monokultuře. Růstová dynamika smrku v monokultuře se neliší od té ve směsi. Z uvedených výsledků nelze vyvozovat závěry o celkové produkci porostů, neboť byl studován pouze tloušťkový přírůst.

Poděkování:

Příspěvek vznikl v rámci řešení výzkumných projektů COST CZ – LD14124 „Koloběh živin ve smíšených lesích“ a QJ1620415 „Diferencované pěstební postupy pro chřadnoucí smrkové porosty 4. a 5. lesního vegetačního stupně“. Práce byla též podpořena z poskytnuté institucionální podpory na dlouhodobý koncepční rozvoj výzkumné organizace MZe ČR – Rozhodnutí č. RO0117 (č. j. 6779/2017-MZE-14151). Projekt COST CZ – LD14124 je součástí mezinárodní akce COST FP1206 „European mixed forests – Integrating Scientific Knowledge in Sustainable Forest Management (EuMIXFOR)“.

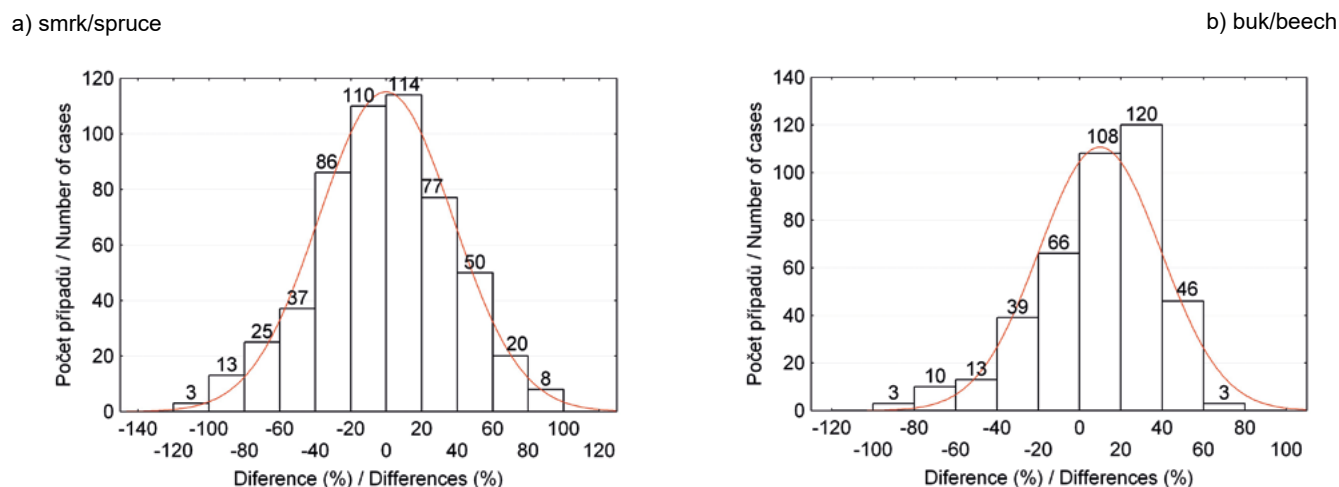
LITERATURA

- BIELAK K., DUDZINSKA M., PRETZSCH H. 2014. Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term experiments. *Forest Systems*, 23: 573–589.
- BOLTE A., HILBRIG L., GRUNDMANN B., KAMPF F., BRUNET J., ROLOFF A. 2010. Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce–beech forest. *European Journal of Forest Research*, 129: 261–276. DOI: 10.1007/s10342-009-0323-1
- BRAVO-OVIEDO A., PRETZSCH H., AMMER CH. ANDERMATTEN E., BARBATI A., BARREIRO S., BRANG P., BRAVO F., COLL L., CORONA P., OUDEN J. DEN, DUCEY M.J., FORRESTER D.T., GIERGICNY M., JACOBSEN J.B., LESINSKY J. et al. 2014. European Mixed Forests: definition and research perspectives. *Forest Systems*, 23: 518–533. DOI: 10.5424/fs/2014233-06256



Obr. 5.
Trend tloušťkového přírůstu v monokultuře a ve směsi pro a) buk a b) smrk

Fig. 5.
Trend of radial increments in monoculture and mixture for a) beech (BK) and b) spruce (SM)



Obr. 6.
Histogram rozložení diferencí tloušťkových přírůstů a) smrku a b) buku

Fig. 6.
Histogram of differences of radial increments for a) spruce and b) beech

- CONDÉS S., RÍO M. DEL, STERBA H. 2013. Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *Forest Ecology and Management*, 292: 86–95. DOI: 10.1016/j.foreco.2012.12.013
- FRIVOLD L.H., FRANK J. 2002. Growth of mixed birch-coniferous stands in relation to pure coniferous stands at similar sites in south-eastern Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 17:139–149. DOI: 10.1080/028275802753626782
- HOLMES R. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 39: 69–78.
- KNIBBE B. 2004. PAST 4 – Personal Analysis System for Tree Ring Research, Version 4. Instruction manual. SCIEM/Bernhard Knibbe, Vienna: 140 s.
- LU H., MOHREN G.M.J., OUDEN J. DEN, GOUDIABY V., STERCK F.J. 2016. Overyielding of temperate mixed forests occurs in evergreen-deciduous but not in deciduous-deciduous species mixtures over time in the Netherlands. *Forest Ecology and Management*, 376: 321–332. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.06.032
- MORIN X., FAHSE L., SCHERER-LORENZEN M., BUGMANN H. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between niches. *Ecology Letters*, 14: 1211–1219.
- MŽP 2015. Strategie přizpůsobení se změně klimatu v podmínkách ČR. Praha, Ministerstvo životního prostředí: 130 s.
- NLP 2008. Národní lesnický program pro období do roku 2013 schválený usnesením vlády ČR č. 1221 ze dne 1. 10. 2008.
- PIOTTO D. 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management*, 255: 781–786. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.09.065
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G. 2005. Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. *Plant Biology*, 7: 628–639. DOI: 10.1055/s-2005-865965
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G. 2009. Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research*, 128: 183–204. DOI: 10.1007/s10342-008-0215-9
- PRETZSCH H. 2013. Facilitation and competition in mixed-species forests analysed along an ecological gradient. *Nova Acta Leopoldina*, 114:159–174.
- PRETZSCH H., RÍO M. DEL, AMMER CH., AVDAGIC A., BARBEITO I., BIELAK K., BRAZAITIS G., COLL L., DIRNBERGER G., DRÖSSLER R., FABRIKA M., FORRESTER D.I. et al. 2015. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, 134: 927–947. DOI: 10.1007/s10342-015-0900-4
- RÍO M. DEL, CONDÉS S., PRETZSCH H. 2014a. Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. *Forest Ecology and Management*, 325: 90–98. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.03.047
- RÍO M. DEL, SCHÜTZE G., PRETZSCH H. 2014b. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, 16: 166–176. DOI: 10.1111/plb.12029
- SEDMÁK R., SEDMÁKOVÁ D., BOŠEL' A M., MARUŠÁK R., JEŽÍK M., MURGAŠ V., BLAŽENEC M. 2014. Age estimation of Norway spruce using incomplete increment cores: Testing new and improved methods. *Dendrochronologia*, 32: 327–335. DOI: 10.1016/j.dendro.2014.07.005
- STATSOFT, INC. 2013. STATISTICA (data analysis software system), version 12. Dostupné na/Available on: www.statsoft.com.
- THURM E.A., UHL E., PRETZSCH H. 2016. Mixture reduces climate sensitivity of Douglas-fir stem growth. *Forest Ecology and Management*, 376: 205–220. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.06.020
- YACHI S., LOREAU M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 96:1463–1488.
- ZELLER L., AMMER C., ANNIGHÖFER P., BIBER P., MARSHALL J., SCHÜTZE G., RÍO GAZTELURRUTIA M. DEL, PRETZSCH H. 2017. Tree ring wood density of Scots pine and European beech lower in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 400: 363–374. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.06.018
- ZHANG Y., CHEN H.Y.H., REICH P.B. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* 100: 742–749. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x

THE RADIAL INCREMENTS OF SPRUCE (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) AND BEECH (*FAGUS SYLVATICA* L.) IN PURE AND MIXED STANDS

SUMMARY

Many studies underline the importance of mixed stands for their stability and resilience against harmful abiotic and biotic factors. A crucial question for the progress of the mixed stand value is how the productivity of mixtures comes out in comparison with monocultures. The main objective of presented study was to compare the radial increments of spruce and beech in the pure stands and in its mixture, and to determine the factors with significant effect on growth.

The work was based on ICP Forests monitoring plots, of which 7 plots (mostly in mixed stands) were selected in different areas of the Czech Republic. In the near vicinity of each monitoring plot, two new plots were established in pure spruce and pure beech stands in similar natural conditions. Altogether 21 plots (i.e. 7 triplets) were set up representing the various growth conditions of the Czech Republic (Tab. 1; Fig. 1). In 2015, the increment cores were taken on all triplets for retrospective analysis of radial increments. Four sets of cores were obtained from each triplet: spruce (pure stand), beech (pure stand), and spruce (mixture), beech (mixture). Ring widths were measured and mean tree-ring chronologies were developed for each set. Using ANCOVA we tested the effect of factors such as tree age, tree species, locality and mixing (i.e. occurrence in monoculture or in mixture) on mean radial increments. Tukey's multi comparison test was applied to detect differences between individual levels of factors. The growth in the first 60 years of tree age has been assessed. Non-linear regression was used to derive the general model of the age trend in radial increments of both tree species growing in the pure and mixed stands. Finally the relative difference between growth rate of tree species in the pure and mixed stands was calculated separately for beech and spruce according to Formula 1.

Tree-ring series of beech and spruce differ in a long-term trend. Mixing has little effect with the exception of beech at Chřibská (Fig. 2). ANCOVA results demonstrated that increments significantly differed depending on tree species and locality (Tab. 2). Tukey's test showed that spruce increment is significantly higher compared to beech at all triplets except for Chřibská where there is no significant difference between tree species (Fig. 3a). Species mixing was also significant factor when evaluating both tree species together, but it did not have any effect if the interaction between mixing and individual species was considered (Fig. 3b). If we assessed the individual triplets separately, then spruce in Libice and Volary triplets showed a significantly higher increment in monoculture compared to mixture. The same was true for beech in Volary. In the other triplets the differences between monoculture and mixture were not significant (Fig. 4). However, in relation to the overall production, the findings must be interpreted with caution as the lateral growth is only one dimension of total volume growth.

The long-term growth trend of beech was best approximated by Chapman-Richards function. For spruce the best fit was achieved by Hugesshoff function. The difference in trend was detected for beech growing in the pure stands. While in the monocultures the radial increments of beech increase sharply at juvenile phase and then decrease rapidly, in the mixed stands the growth of beech is slower, but the increments are more even and the subsequent decline is more gradual (Fig. 5a). It is probably consequence of initial competitive pressure of spruce in the mixtures. On the other hand, spruce exhibits the same long-term trend in radial increments in the pure and mixed stands throughout its life (Fig. 5b).

Differences between the growth rate of individual trees in the pure and mixed stands show a different form of distribution. While for spruce the shape of the distribution is close to normal (Fig. 6a), in the case of beech it is a right-hand side asymmetrical distribution (Fig. 6b). The median of differences is 1.2% for spruce and 17.5% for beech. The higher median value for beech suggests better growth performance of this tree species in monocultures, whereas for spruce there is no difference between mixed and pure stands.

Zasláno/Received: 23. 01. 2018

Přijato do tisku/Accepted: 23. 03. 2018