

RASTOVÉ REAKCIE IHLIČNATÝCH DREVÍN NA MENIACE SA KLIMATICKÉ PODMIENKY VO VÝBERKOVOM LESE - PRÍPADOVÁ ŠTÚDIA

GROWTH REACTIONS OF CONIFERS ON CHANGING CLIMATE CONDITIONS IN SELECTION FOREST - A CASE STUDY

JAROSLAV VENCURIK ✉ - DENISA SEDMÁKOVÁ - MIROSLAV BAČA - PETER JALOVIAR - STANISLAV KUCBEL

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

✉ e-mail: vencurik@tuzvo.sk

ABSTRACT

The growth response of trees to changing climate plays a key role in the efficient management of forest ecosystems. The case study analyses long-term growth trends and reactions of conifer tree species (Norway spruce, silver fir, Scots pine) on climate characteristics in mixed selection forest of the Volovské vrchy Mts. in eastern Slovakia. The collection of data for the analysis of stand structure was carried out in 2016 on a series of 41 circular sample plots (size 500 m²). From the selected trees in different vertical layers of forest stand we collected totally 152 cores. Sampled cores were processed with standard dendrochronological methods. Based on the data acquired from the tree cores, silver fir was confirmed as the tree species with the best growth during the last three decades. As the only one tree species, fir showed a positive trend of diameter growth in this period. Regarding the influence of climate change, the most endangered tree species was Norway spruce. Its diameter growth was limited mainly by higher summer temperatures of current and previous year and by drought. According to the acquired results we assume that silver fir can be one of the tree species, which will replace Norway spruce in many localities. Nevertheless, questionable is how the fir will react on the gradual increase of climate extremes and the growing competitive pressure of European beech. Regarding the differences between stand layers, the results confirmed a lower sensitivity of middle layer trees to the impact of drought in comparison with the upper layer trees.

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

Kľúčové slová: výberkový les; smrek; jedľa; borovica; hrúbkový rast; klimatická zmena

Key words: selection forest; Norway spruce; silver fir; Scots pine; diameter growth; climate change

ÚVOD

Globálna zmena klímy reprezentovaná hlavne stúpajúcou teplotou vzduchu a zvyšujúcim sa suchom má negatívny dopad na lesné ekosystémy (HARTMANN et al. 2015; MATÍAS et al. 2017). Mení sa ich produktivita, uhlíková rovnováha, stúpa miera poškodenia stromov hmyzom, chorobami a disturbančnými udalosťami (FRELICH 2002; SEIDL et al. 2017). V dôsledku očakávaného nárastu klimatických extrémov v budúcnosti dôjde s veľkou pravdepodobnosťou k ešte masívnejšej mortalite stromov a podstatným zmenám v distribúcii jednotlivých druhov drevín (McDOWELL, ALLEN 2015; HERNÁNDEZ et al. 2019). Manažovanie lesných ekosystémov tak bude vyžadovať nové prístupy

v uplatňovaných koncepciách ich pestovania. V mnohých prípadoch bude potrebná konverzia homogénnych porastov na štruktúrne diferencované a druhovo bohatšie lesy (BAUHUS et al. 2013).

Ekologicky a ekonomicky efektívne usmerňovanie druhového zloženia v komplikovaných porastových štruktúrach nebude možné bez dôkladných znalostí špecifických reakcií drevín na meniacu sa klímu (ELLIOTT et al. 2015). Vo výberkových lesoch sa bude jednať predovšetkým o tieň znášajúce dreviny (jedľa, smrek, buk); prípadne slnné dreviny, ktoré však v týchto porastoch predstavujú zväčša len dočasnú prímes (napr. borovica; SCHÜTZ 2001). Takáto drevinová zmes vytvára dobré predpoklady pre vytvorenie stabilných lesných ekosystémov,

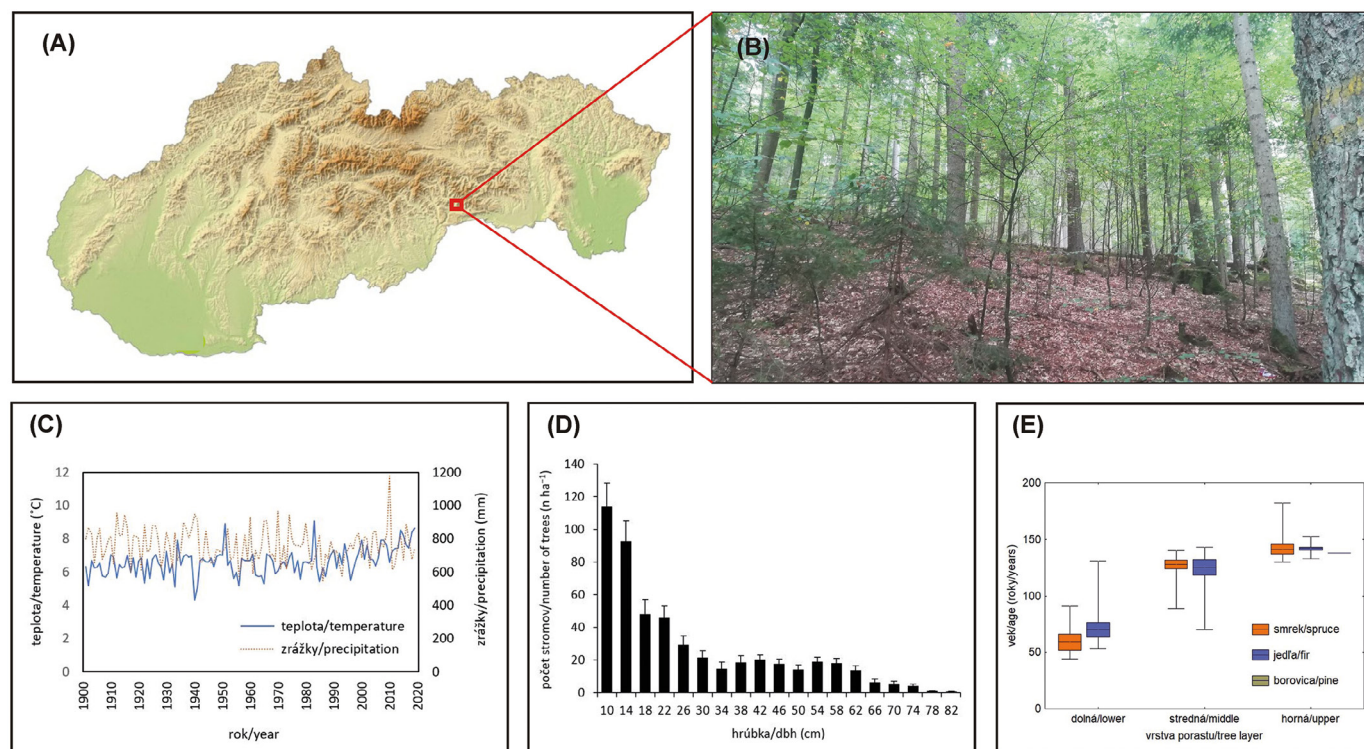
a to aj v súvislosti s predpovedanou zmenou klímy (VITASSE et al. 2019; UHL et al. 2021). Rozdiely v rastovom rytme, nárokoch na podmienky prostredia a citlivosti na klimatické faktory drevín však vyvolávajú viaceré otázky. Jednou z nich je voľba optimálneho zastúpenia druhov a ich budúcej perspektívy. Navyše v prípade štruktúrne diferencovaných porastov je potrebné prihliadať tiež na sociálny status a vek jedincov týchto drevín, keďže medzi stromami s rôznymi dimenziami môžu existovať značné morfológické a fyziologické rozdiely (RYAN et al. 2006; GROTE et al. 2016). Tie sú zodpovedné za odlišnú rastovú reakciu a citlivosť jednotlivých stromov na klimatické faktory (TACCOEN et al. 2021). Pri riešení týchto problémov môže byť nápomocná retrospektívna analýza rastových reakcií drevín na predošlé klimatické zmeny (ZANG et al. 2014).

Cieľom predloženej štúdie bola (i) analýza vekovej štruktúry, (ii) popis dlhodobých rastových trendov a (iii) identifikácia klimatických faktorov ovplyvňujúcich hrúbkový rast stromov v zmiešanom výberkovom lese. V štúdiu sme testovali hypotézy, že (H1) v prebiehajúcej klimatickej zmene je jedľa najperspektívnejšou ihličnatou drevinou, (H2) stromy strednej vrstvy vykazujú veľmi malú citlivosť na pôsobenie klimatických faktorov v špecifických podmienkach štruktúrne diferencovaného lesa.

MATERIÁL A METODIKA

Popis výskumného objektu

Objektom výskumu v tejto štúdii bol zmiešaný výberkový les lokalizovaný v centrálnej časti Volovských vrchov na východnom Slovensku ($48^{\circ}47'01''\text{S}$, $20^{\circ}48'37''\text{E}$; obr. 1A). Porast s výmerou 13,7 ha sa nachádza v nadmorskej výške 500–580 m n. m. Má severozápadnú expozíciu a priemerný sklon 30 %. Spadá do mierne teplej oblasti (M6; Klimatický atlas Slovenska). Geologické podložie tvoria fylity a rula. Najviac zastúpenými pôdnymi typmi sú nutrične bohaté modálne a podzolové kambizeme. Priemerná ročná teplota sa tu pohybuje od 7°C do 8°C a priemerný ročný zrážkový úhrn od 600 mm do 700 mm (obr. 1C). Podľa ZLATNÍKOVEJ (1976) fytocenologickej školy patrí porast do skupiny lesných typov *Fageto-Abietum nst.* Dominantnou drevinou v poraste je jedľa biela (*Abies alba* Mill.). Primiešané sú dreviny smrek obyčajný (*Picea abies* [L.] Karst.), borovica lesná (*Pinus sylvestris* L.) a buk lesný (*Fagus sylvatica* L.). Zriedkavo sa tu vyskytuje aj javor horský (*Acer pseudoplatanus* L.) a jaseň štíhly (*Fraxinus excelsior* L.). Prevažuje jednotlivá forma zmiešania drevín. Diferencovaná štruktúra porastu (obr. 1B, 1D) je výsledkom jeho dlhodobého usmer-



Obr. 1.

Lokalizácia výskumného objektu (A), štruktúra porastu (B), priebeh priemerných ročných teplôt a úhrnu zrážok v rokoch 1901–2018 (C; zdroj CRU TS v. 4.04), hrúbkové početnosti stromov (priemer $\pm$ S.E.) (D), veku analyzovaných stromov v jednotlivých vrstvách porastu (priemer $\pm$ S.E., min–max) (E)

Fig. 1.

Location of the research object (A), stand structure (B), mean annual temperature and precipitation in period 1901–2018 (C), diameter distribution of investigated stand (mean $\pm$ S.E.) (D), age of analyzed trees according to forest stand layers (mean $\pm$ S.E., min–max) (E)

ňovania výberkovým hospodárskym spôsobom, ktorý sa v tejto oblasti uplatňuje už od polovice 20. storočia (HOLUBČÍK 1962; SANIGA, BRUCHÁNIK 2009). V roku 1964 bol porast postihnutý vetrovou kalamitou, ktorej výška nie je známa. V rozmedzí rokov 1976 až 1985 bola z porastu odobraná zásoba na úrovni $95 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, z toho približne polovica pripadala na náhodnú ťažbu spôsobenú predovšetkým snehovým polomom. Po roku 1985 sa už ťažba stromov (roky 1986–1993 $20 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, roky 1994–2013 $108 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, roky 2013–2021 $55 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) realizuje hlavne prostredníctvom úmyselných zásahov (výberkový rub). Za účelom dlhodobého sledovania vývoja štruktúry porastu a dynamiky regeneračných procesov bola v skúmanom poraste v roku 2002 Katedrou pestovania lesa TU vo Zvolene založená trvalá výskumná plocha s rozmermi $50 \times 50 \text{ m}$ ($0,25 \text{ ha}$), na ktorej sa vykonávajú merania v pravidelných 10-ročných intervaloch (GEDEON 2004; PLACHETKA 2013). Porast je od roku 2006 zaradený do zoznamu objektov Pro Silva Slovensko (www.lesy.sk).

Merania na výskumných plochách

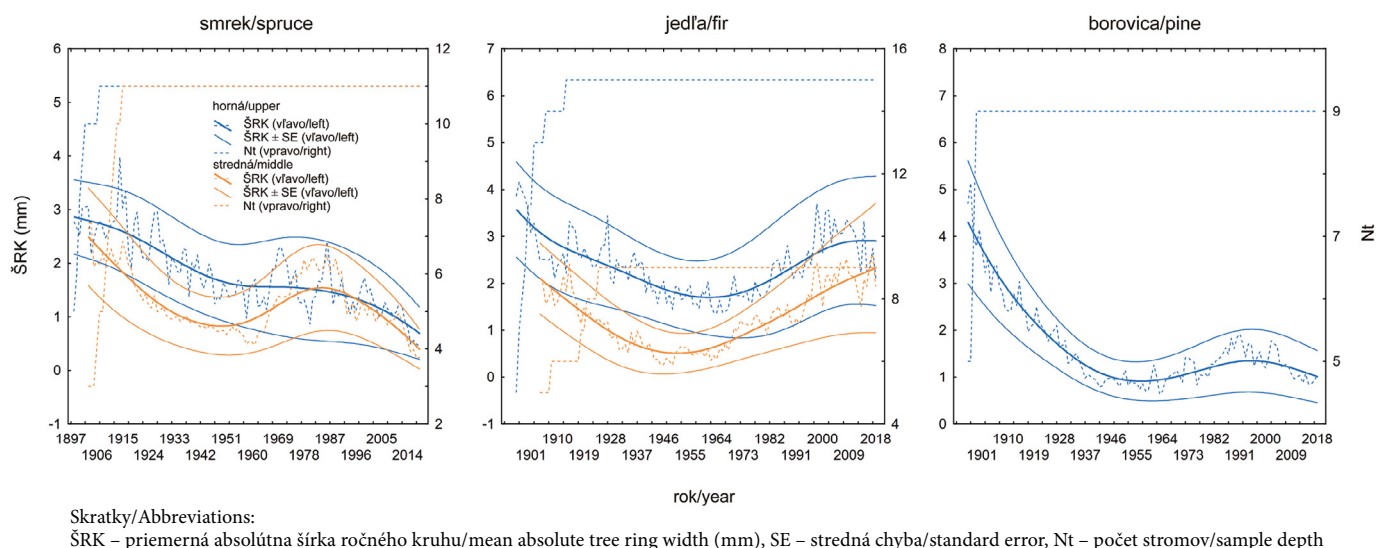
Zber údajov pre analýzu porastovej štruktúry sa uskutočnil v roku 2016 na sérii 41 novozaložených kruhových výskumných plôch s polomerom $12,62 \text{ m}$ (500 m^2). Tie boli rozmiestnené na ploche porastu v pravidelnej sieti $58 \text{ m} \times 58 \text{ m}$ (3 plochy/ha). Na výskumných plochách sa merali hrúbky a výšky všetkých stromov s hrúbkou väčšou ako 8 cm v členení podľa druhu dreveniny. Objem jednotlivých stromov bol následne vypočítaný podľa dvojparametrických rovníc (hrúbka, výška) publikovaných v práci PETRÁŠ, PAJTÍK (1991).

Odber, spracovanie vývrtov a údaje ročných kruhov

Na výskumných plochách bolo v roku 2018 náhodne vytypovaných 29 smrekov, 37 jedlí a 9 borovic z hornej (hrúbka $> 36,0 \text{ cm}$), strednej (hrúbka $16,1\text{--}36,0 \text{ cm}$) a dolnej vrstvy porastu ($10,1\text{--}16,0 \text{ cm}$). Z ľavej

a pravej strany kmeňa každého vytypovaného stromu boli vo výške $1,3 \text{ m}$ odobrané dva vývrtky orientované k vrstevnici svahu pod uhlom 45° , s úmyslom vyhnúť sa reakčnému drevu. Celkovo tak bolo odobraných 150 vývrtov. Vývrtky boli uložené do plastového puzdra, označené príslušným kódom a transportované do dendrochronologického laboratória Katedry pestovania lesa. Tu boli vložené do 5 mm širokých drevených drážok, sušené na vzduchu, brúsené (zrornosť $400\text{--}600$) a spracované podľa štandardnej metodiky (COOK, KAIRIUKSTIS 1990). Vzorky boli digitalizované skenerom Epson Expression 10000XL pri rozlíšení 1200 dpi . Ročné kruhy boli detekované a ich šírky merané v programe WinDendro® (Regent Instruments Inc.) s presnosťou na $0,001 \text{ mm}$. Všetky série ročných kruhov boli podrobené krížovému datovaniu (samostatne pre každú drevinu a porastovú vrstvu). Pre kontrolu krížového datovania bol použitý program COFECHA (GRISINO-MAYER 2001). Získané údaje boli v prvom kroku použité pre vekové analýzy stromov jednotlivých drevenín a vrstiev porastu.

Vzhľadom na nízky zistený vek stromov dolnej vrstvy boli nasledujúce vyhodnotenia uskutočnené len pri stromoch strednej a hornej vrstvy. Dlhodobé rastové trendy v absolútnych chronológiách (vykreslené pre každú drevinu a porastovú vrstvu s počtom > 5 ; obr. 2) sú výsledkom vekom podmieneného poklesu hrúbkového prírastku (FRITTS 1976). Detrendizácia ročných kruhov zo stromov rôznych drevenín a porastových vrstiev sa vykonala individuálne pre každú sériu. To sa dosiahlo vyrovnaním splineovou funkciou s 50% frekvenčnou odzvou pri 130% dĺžke série v programe ARSTAN (COOK 1985). Zostávajúca autokorelácia, ktorá interferovala s klimatickým signálom bola odstránená autoregresným modelovaním. Štandardizácia sérií sa uskutočnila indexáciou ročných kruhov. Pomer šírky ročného kruhu v kalendárnom roku a očakávanej hodnoty splineovej funkcie reprezentoval dlhodobý vekový trend. Priemerné reziduálne chronológie pre jednotlivé drevinu a porastové vrstvy boli zostavené z bezrozmerých indexov detrendizovaných sérií dvojitém váženým priemerovaním (bi-weight robust mean; COOK, KAIRIUKSTIS 1990).



Obr. 2.

Priemerné absolútne chronológie pre drevinu smrek, jedľa a borovica podľa vrstiev porastu; zobrazené pre minimálny počet stromov 5. Pre znázornenie rastového trendu bola použitá metóda vyrovnaní pomocou najmenších štvorcov

Fig. 2.

Mean absolute chronologies for spruce, fir and pine according to forest stand layers; presented years with minimum sample depth of 5. The growth trend curve was calculated using the least square method

Základné charakteristiky absolútnych (šírka ročného kruhu, priemerná citlivosť série ročných kruhov, autokorelácia prvého rádu) a štandardizovaných chronológií (priemerná korelácia medzi stromami, extrahovaný spoločný signál, pomer signálu a šumu) boli vypočítané pre jednotlivé kombinácie dreviny a porastovej vrstvy (FRITTS 1976).

Dendroklimatické analýzy

Za účelom identifikácie klimatických faktorov ovplyvňujúcich hrúbkový rast analyzovaných stromov boli vypočítané korelácie (Pearsonové korelačné koeficienty) medzi indexami ročných kruhov (RKI) reziduálnej chronológie a vybranými klimatickými charakteristikami – priemerná mesačná teplota, mesačný úhrn zrážok a Palmerov index závažnosti sucha (sc-PDSI; PALMER 1965). Výpočet korelácií sa uskutočnil v 19-násť mesačnom klimatickom okne, t. j. od apríla predchádzajúceho roka do októbra aktuálneho roka. Voľba širšieho klimatického okna odrážala očakávané predĺženie vegetačného obdobia pod vplyvom nárastu teplôt (obr. 1C). Klimatické charakteristiky boli získané z CRU TS v. 4.04 ($0,5^\circ \times 0,5^\circ$ interpolované body mriežky) dostupné v KNMI Climate Explorer (HARRIS et al. 2020; <http://climexp.knmi.nl>). Obdobie analýzy zahŕňalo časový interval rokov 1901 až 2018 (117 rokov).

VÝSLEDKY

Štruktúra porastu a veková analýza stromov

V skúmanom poraste bola zistená priemerná početnosť stromov s hrúbkou väčšou ako 8 cm 506 ± 30 ks ha⁻¹, kruhová základňa $40,2 \pm 1,5$ m² ha⁻¹ a zásoba 551 ± 23 m³ ha⁻¹. Empirické rozdelenie hrúbkových početností stromov malo typický klesajúci trend (obr. 1D). Drevinou s najväčším zastúpením v poraste bola jedľa (55 % z počtu stromov, resp. 67 % zo zásoby). Tá sa vyskytovala v celom výškovom profile výberkového lesa, podobne ako smrek (15 % z počtu stromov,

resp. 6 % zo zásoby) a buk (22 % z počtu stromov, resp. 5 % zo zásoby). V hornej vrstve porastu bola vo väčšej miere zastúpená aj borovica (8 % z počtu stromov, resp. 22 % zo zásoby).

Priemerné veky analyzovaných stromov strednej a hornej vrstvy sa pohybovali v relatívne úzkom rozpätí (126–142 rokov). Výrazne sa pritom odlišovali od veku stromov dolnej vrstvy (58 rokov pri smreku a 62 rokov pri jedli; obr. 1E).

Dlhodobé rastové trendy drevin a dendroklimatické vyhodnotenia

Priemerná citlivosť sérií ročných kruhov (MSs) pri stromoch strednej a hornej vrstvy dosahovala hodnoty v intervale 0,20–0,25, čo znamená, že série boli stredne citlivé, a teda použiteľné pre extrakciu klimatického signálu (tab. 1). Pri väčšine sérií boli dosiahnuté aj uspokojivé hodnoty extrahovaného populačného signálu (EPS; WIGLEY et al. 1984). Nižšie hodnoty EPS vykazovali smrek v hornej vrstve (0,68) a jedľa v strednej vrstve porastu (0,67).

V hornej vrstve porastu bola najlepšie rastúcou drevinou jedľa s priemernou šírkou ročných kruhov $2,36 \pm 1,08$ mm rok⁻¹ (tab. 1). Za ňou nasledovali smrek ($1,82 \pm 0,97$ mm rok⁻¹) a borovica ($1,58 \pm 0,95$ mm rok⁻¹). Šírky ročných kruhov stromov v strednej vrstve boli menšie o cca 1/3 (smrek), resp. 1/2 (jedľa) v porovnaní s hornou vrstvou.

Priemerné chronológie drevin mali dvojvrcholový tvar (obr. 2). Po počiatočnom poklese v mladosti a dosiahnutí minima dochádzalo po roku 1950 k stagnácii (smrek v hornej vrstve), miernemu (borovica) alebo výraznému nárastu šírky ročných kruhov (jedľa, smrek v strednej vrstve). Pri smreku a borovici bol po roku 1990, resp. 2000 viditeľný ďalší zreteľný pokles šírky ročných kruhov.

Rastová odozva analyzovaných drevin vyjadrená hodnotami korelačných koeficientov v strednej a hornej vrstve porastu na teplotu bola slabá až stredná, pričom vykazovala podobný priebeh so zmiešaným charakterom korelačných koeficientov (obr. 3). Smrek a zvlášť jedľa v hornej vrstve reagovali o niečo citlivejšie na odchýlky v teplote ako borovica, čo dokumentuje väčšie množstvo štatisticky významných

Tab. 1.

Popisné charakteristiky sérií ročných kruhov a štandardizovanej chronológie pre drevinu smrek, jedľa a borovica (počítané pre spoločný interval)

Descriptive characteristics of tree ring series and standardized chronology for tree species spruce, fir and pine (calculated for common interval)

Drevina ³	Vrstva ⁴	Série ročných kruhov ¹							Štandardizovaná chronológia ²				
		Interval ⁵	Nt/Ns	PDS	ŠRK	SD	MSs	AC1	Interval ⁵	RBT	EPS	SNR	Var%
Smrek ⁶	Horná ⁹	1867-2018	11/21	120	1,82	0,97	0,25	0,79	1915-2018	0,16	0,68	2,17	28,5
Smrek ⁶	Stredná ¹⁰	1894-2018	11/19	109	1,27	0,82	0,25	0,85	1922-2018	0,30	0,82	4,66	41,9
Jedľa ⁷	Horná ⁹	1914-2018	15/30	117	2,36	1,08	0,20	0,81	1917-2018	0,26	0,85	5,37	32,6
Jedľa ⁷	Stredná ¹⁰	1935-2018	9/18	106	1,16	0,93	0,24	0,85	1937-2018	0,18	0,67	2,01	32,3
Borovica ⁸	Horná ⁹	1892-2018	9/18	121	1,58	0,95	0,22	0,85	1907-2018	0,38	0,85	5,43	43,4

¹tree-ring series, ²standardized chronology, ³tree species, ⁴tree layer, ⁵interval, ⁶spruce, ⁷fir, ⁸pine, ⁹upper, ¹⁰middle

Skratky/Abbreviations:

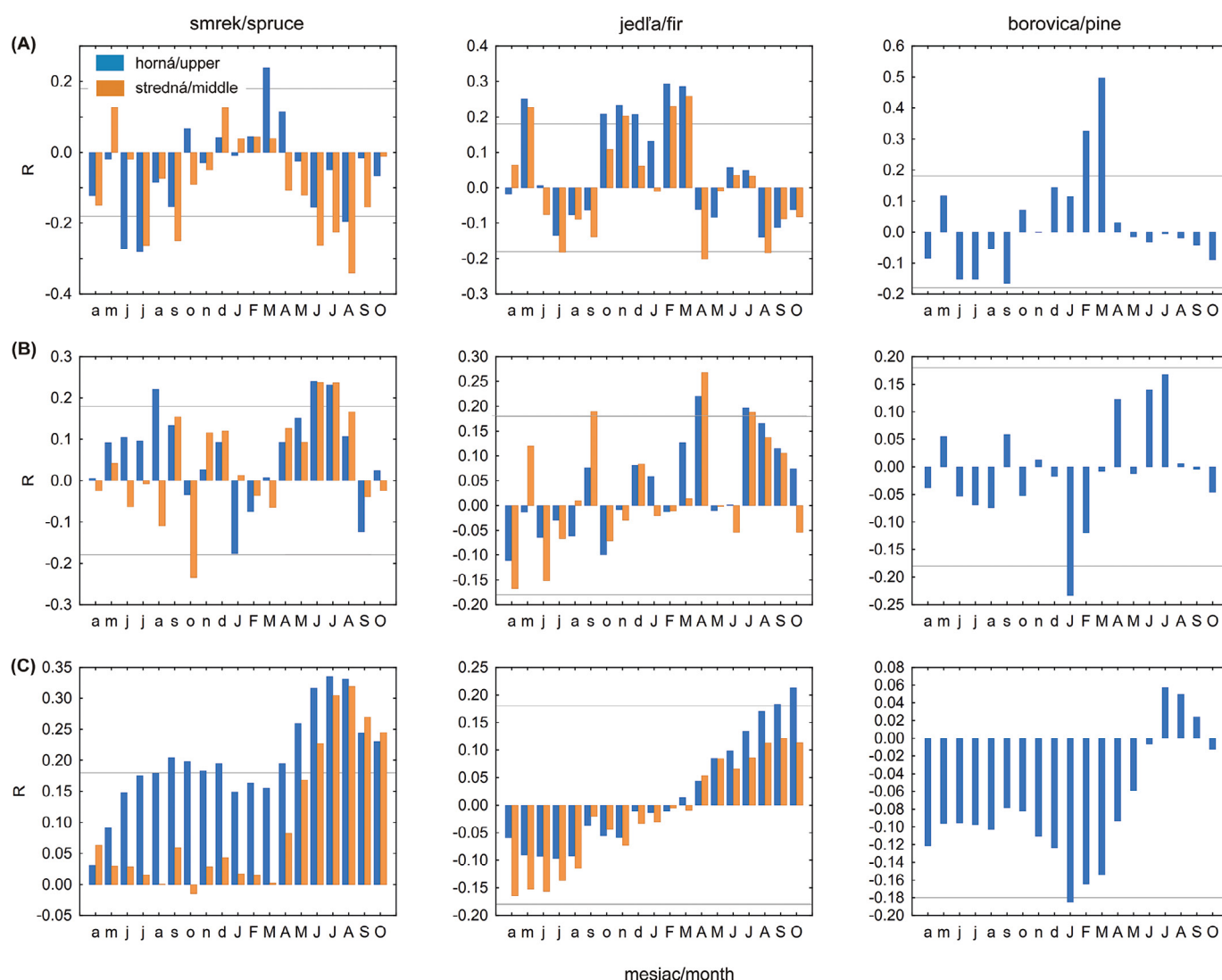
Nt – počet stromov/number of trees, Ns – počet sérií ročných kruhov/number of tree ring series, PDS – priemerná dĺžka série v rokoch/mean series length in years, ŠRK – priemerná šírka ročného kruhu/mean tree ring width (mm), SD – smerodajná odchýlka/standard deviation, MSs – priemerná citlivosť série ročných kruhov/mean sensitivity of tree ring series, AC1 – autokorelácia prvého rádu/1st order autocorrelation, RBT – priemerná korelácia medzi stromami/mean inter-series correlation, EPS – vyjadrený populačný signál/expressed population signal, SNR – pomer signálu a šumu/signal-to-noise ratio, Var% – podiel variability vysvetlenej prvým hlavným komponentom/proportion of variability explained by the first main component

korelácií (4 pre smrek, 6 pre jedľu a len 2 pre borovicu). V strednej vrstve bol pomer významných korelácií medzi smrekom (5) a jedľou (6) porovnateľný s hornou vrstvou. V priemere teplejšie počasie vo vegetačnom období predchádzajúceho a aktuálneho kalendárneho roka redukovalo hrúbkový rast všetkých drevín, najmä však smreka. Naopak, mierna zima zvyšovala rôznou mierou ich prírastkový potenciál.

Zrážkový signál v radoch ročných kruhov drevín mierne zaostával za signálom teploty. Navyše mal zväčša opačný charakter. Pozitívny bol hlavne vplyv vyššieho úhrnu zrážok vo vegetačnom období aktuálneho roka, a to tak pri stromoch strednej ako aj hornej vrstvy porastu.

Korelácie so zrážkami vo vegetačnom období predchádzajúceho roka a v zimnom období boli nekonzistentné.

Zvýšenie Palmerovho indexu závažnosti sucha systematicky zlepšovalo hrúbkový rast smreka v hornej vrstve naprieč celým klimatickým oknom, najmä však vo vegetačnom období aktuálneho roka. Podobný trend vykazovali aj smrek v strednej vrstve, i keď korelácie v predchádzajúcom roku boli menej tesné a štatisticky nevýznamné. Rastová odozva jedle a borovice na suchu bola v porovnaní so smrekom podstatne slabšia, čo dokumentuje menšie množstvo významných korelácií (2 pri jedli v hornej vrstve, resp. 1 pri borovici). Navyše korelácie v predchádzajúcom roku mali pri týchto drevinách opačný charakter (–) ako pri smreku (+).



Obr. 3.

Kros-korelačná funkcia medzi klimatickými premennými (A) priemernou teplotou (B) úhrnom zrážok (C) Palmerovým indexom závažnosti sucha a indexami reziduálnej chronológie ročných kruhov (RKI) pre periódu rokov 1901–2018. Malé písmena označujú mesiace predchádzajúceho roka a veľké písmena mesiace aktuálneho kalendárneho roka; horizontálna čiara korešponduje s hodnotou korelačného koeficienta (R) významného pre $p < 0,05$ pri danom počte rokov $n = 117$

Fig. 3.

Cross-correlation function between climate variables a) mean temperature, b) precipitation, c) Palmer drought severity index and indices of residual tree ring chronology (RKI) for the period 1901–2018. Lowercase letters represent the months of previous year and uppercase letters the months of current year; horizontal line corresponds to the value of correlation coefficient (R) significant for $p < 0.05$ and the year count $n = 117$

DISKUSIA

Veková analýza stromov výberkového lesa potvrdila, že diferencovaná štruktúra skúmaného porastu nie je len výsledkom postupného vzniku a odrastania stromov v nižších vrstvách, ale vo veľkej miere aj silnej konkurencie medzi úrovňovými stromami s viac menej identickým vekom v priebehu dlhého časového obdobia (obr. 1D, 1E). Toto zistenie je v súlade so všeobecne akceptovaným poznatkom, že dimenzie rovnako starých stromov vo výberkovom lese sa môžu výrazne líšiť. Preto pri praktickom obhospodarovaní viacvrstvových porastov má väčší zmysel orientácia na dosiahnuté hrúbky stromov ako na ich fyzycký vek (SCHÜTZ 2001).

Absolútne chronológie analyzovaných drevín vykazovali do polovice 20. storočia permanentne klesajúci trend (obr. 2). Po roku 1950 začali hrúbkové prírastky stromov stúpať, s výnimkou smreka v hornej vrstve porastu. Všeobecné zvýšenie intenzity hrúbkového rastu v tomto období mohlo súvisieť s prechodom na jednotlivý výberkový spôsob hospodárenia a realizáciou silnejších pestovných zásahov (HOLUBČÍK 1962; SANIGA, BRUCHÁNIK 2009), neskôr aj s presvetlením porastu veternou (rok 1964) a roztrúsenou snehovou kalamitou (rok 1979; POHLY 2008). Od 70. rokov 20. storočia bolo v európskom priestore zdokumentované tiež sústavné zvyšovanie prírastkov lesných drevín v dôsledku rastúcej teploty vzduchu (obr. 1C), depozície dusíka a úrovne atmosférického CO₂ (DE VRIES et al. 2006; BONTEMPS et al. 2011). Zistené rozdiely v strednodobých rastových trendoch medzi drevinami po roku 1950 možno pripísať ich odlišnej rastovej reakcii na klímu. Z kombinácie zmieny faktorov profitovala predovšetkým jedľa. Šírky ročných kruhov jedle v strednej i hornej vrstve kontinuálne rástli a ku koncu sledovaného obdobia dosahovali rovnaké hodnoty ako na začiatku 20. storočia. Tento trend nebol významnejšie ovplyvnený ani skutočnosťou, že študovaný porast sa v minulosti nachádzal pod silným vplyvom emisií, na ktoré jedľa reaguje obzvlášť citlivo (ELLING et al. 2009; DIACI 2011; BOŠELA et al. 2014; MIKULENKA et al. 2020). Rovnako pri smrekoch v strednej vrstve bola medzi rokmi 1950 až 1990 zaznamenaná zvýšená intenzita hrúbkového rastu. To ale neplatilo pre smrek v hornej vrstve porastu, kde ich prírastky viac menej stagnovali. Odlišnú rastovú reakciu stromov s rôznym sociálnym postavením je možné pripísať o niečo väčšej citlivosti smreka v hornej vrstve na sucho (obr. 3). Za uvedenými rozdielmi však mohli stáť aj iné faktory spojené s atraktivitou stromov pre biotických škodcov, ich koreňovou biomasou, konkurenciou, stavom korún, ekofyziologickými procesmi atď. (CASPER, JACKSON 1997; RYAN et al. 2006; PFEIFER et al. 2011; GROTE et al. 2016; TACCOEN et al. 2021). Len mierny vzostup šírky ročných kruhov borovice v tomto období možno vysvetliť menej vhodnými environmentálnymi podmienkami pre jej rast v dôsledku nízkej nadmorskej výšky skúmaného porastu (BOSELA et al. 2019).

V posledných 20–30 rokoch šírky ročných kruhov smreka a borovice prudko klesali (obr. 2), a to aj napriek podstatnému zlepšeniu kvality ovzdušia v záujmovej oblasti. Negatívne účinky depozície škodlivých látok však mohli naďalej pretrvávajúť, o čom svedčia vysoké koncentrácie ťažkých kovov, najmä arzenu, olova a ortuti v pôde (ČURLÍK, ŠEFCÍK 2012). Popri vplyve znečistenia a vyššie zmieny faktorov hrala rozhodujúcu úlohu v redukcii rastu smreka a borovice s veľkou pravdepodobnosťou klimatická zmena. Jedná sa hlavne o rastúce letné teploty (smrek, borovica) a opakované suchá (smrek; GAZOL et al. 2015; MATÍAS et al. 2017; KONŮPKOVÁ et al. 2018; UHL et al. 2021). Negatívny vplyv týchto klimatických charakteristík pri smreku potvrdili aj naše výsledky (obr. 3). Povrchový koreňový systém smreka neumožňuje nasávanie vody z väčšej hĺbky (LARCHER 1995; KOLÁŘ et al. 2017). V teplom a suchom období tak zvýšená transpirácia nemôže byť kompenzovaná dostatočným prísunom vody (VAN DER MAATEN-THEUNISSEN et al. 2013). Smrek preto uzatvára svoje prieduchy, aby si zachoval konzistentný minimálny vodný potenciál ihlič. Tým bráni vysokým stratám vody a narušeniu vodnej bilancie v rastline (RÍO et al.

2014). Výsledkom takejto reakcie je obmedzená fotosyntetická aktivita a celkové zníženie hrúbkového prírastku (KLEIN 2014; ROMAN et al. 2015). Preto dreviny s kolovým koreňom ako jedľa úspešne konkurujú smreku v boji o dostupnú vodu (obr. 2 a 3), ktorej podzemná hladina bola znížená v dôsledku sucha (BOLTE, VILLANUEVA 2006; VITALI et al. 2018). Aj z tohto pohľadu môže byť jedľa jedným z druhov, ktorý na mnohých miestach nahradí smrek (VITALI et al. 2018). Prognóza jej rastovej reakcie v budúcnosti je však zaťažená značnou dávkou neistoty, keďže zmena klímy môže mať za následok tak extrémne podmienky, ktorým jedľa nebola doposiaľ vystavená (JANSONS et al. 2015). V prípade borovice je možné v budúcnosti predpokladať kontinuálne znižovanie jej hrúbkových prírastkov v dôsledku rastúcej teploty vzduchu. Tento efekt sa pri borovici prejavuje výraznejšie v nižších nadmorských výškach (MATÍAS et al. 2017; GONZÁLEZ DE ANDRÉS et al. 2018; BOSELA et al. 2019), čo je aj prípad lokalizácie nášho výskumného objektu. V týchto environmentálnych podmienkach môže k teplote časom pristúpiť aj negatívny vplyv sucha v letnom období (WEBER et al. 2007; FRIEDRICHS et al. 2009). Navyše borovica ako drevina náročná na svetlo bude pravdepodobne čoraz viac obmedzovaná aj postupným uzatváraním zápoja porastu v dôsledku postupného zvyšovania zastúpenia jedle a smreka v hornej vrstve (BOSELA et al. 2019).

Hrúbkový rast smreka bol limitovaný predovšetkým teplotou v letnom období predchádzajúceho a aktuálneho roka a zrážkami, resp. suchom v letnom období aktuálneho roka (obr. 3). Vysokú citlivosť smreka na sucho uvádzajú viaceré štúdie (BODEN et al. 2014; ZANG et al. 2014; ALTMAN et al. 2017). Tá sa vo všeobecnosti prejavuje v pozitívnom vzťahu medzi zrážkami a hrúbkovým rastom, a naopak v negatívnom spojení rastu s teplotou. Z podmienok predchádzajúceho roka bol podobne ako v štúdiu VAN DER MAATEN-THEUNISSEN et al. (2013) najsilnejší negatívny vplyv zaznamenaný pri júlovej teplote. Existencia takýchto oneskorených klimatických účinkov na rast smreka je známa a súvisí so zvýšenými stratami pri dýchaní v období vysokých teplôt, ktoré redukujú sacharidové rezervy dostupné na iniciáciu rastu na začiatku nasledujúceho vegetačného obdobia (KAHLE 1996; BOURIAUD, POPA 2009). Pri jedli a borovici mali pozitívny vplyv na ich rast vyššie zimné a hlavne skoré jarné teploty. Teplejšia zima môže iniciovať fotosyntézu ihličnatých drevín a zlepšiť ukladanie sacharidov v nasledujúcom vegetačnom období (KOZŁOWSKI, PALLARDY 1997; LEBOURGEOIS 2007). Okrem toho vyššie jarné teploty znižujú riziko neskorých mrazov, urýchľujú nástup kambálnej aktivity stromov, otepľovanie pôdy a rast mykorrhíznych koreňov (DESLAURIERS et al. 2008; LEBOURGEOIS et al. 2010; SWIDRAK et al. 2014; MIKULENKA et al. 2020). Diametrálne odlišná bola reakcia týchto drevín na sucho. Kým pri jedli mal nedostatok vody v pôde na konci vegetačného obdobia významný negatívny vplyv na rast stromov hornej vrstvy, pri borovici bol naopak jeho efekt zvlášť v zimnom období pozitívny.

Rastová odozva skúmaných drevín na pôsobenie klimatických charakteristík je často modifikovaná medzidruhovou i vnútrodruhovou konkurenciou stromov. Interakcie medzi klimatickými podmienkami a konkurenciou môžu pritom viesť na rôznych stanovištiach k diametrálne odlišným výsledkom, čo sa týka rýchlosti a rozloženia rastu stromov. Rozdielne sú tiež stratégie, ktoré využívajú jednotlivé druhy drevín (BOSELA et al. 2013; FORRESTER et al. 2013; SCHWARZ, BAUHUS 2019). I keď vplyv konkurencie na hrúbkový rast stromov nebol v tejto štúdii detailne analyzovaný, je možné predpokladať, že jednotlivé zmiešanie drevín v skúmanom objekte malo pozitívny účinok na ich prírastkové procesy, čo je v súlade s výsledkami viacerých prác (VITALI et al. 2017; MINA et al. 2018; VACEK et al. 2021). Zmiešanie rôznych drevín v štrukturovaných lesoch umožňuje efektívnejšie využívanie zdrojov, čo môže v konečnom dôsledku prispieť k zníženiu stresu jednotlivých druhov a väčšej odolnosti porastu (PRETZSCH, FORRESTER 2017; UHL et al. 2021). Verifikácia opísaných vzťahov však presahuje rámec tejto štúdie.

Sociálny status stromov v poraste ovplyvňuje ich asimiláciu, alokáciu uhlíka, transport a efektívnosť využitia vody (PEUKE et al. 2002; GENET et al. 2010). Synergia týchto procesov modifikuje rastové reakcie, a teda aj citlivosť na konkrétne klimatické faktory (CARRER, URBINATI 2004). Dominantné stromy sa zväčša považujú za náchylnejšie na suchu (TACCOEN et al. 2021), čo čiastočne potvrdili aj naše výsledky (obr. 3). Významný negatívny vplyv sucha sme však zaznamenali aj pri smrekoch v strednej vrstve, hlavne v neskorom lete aktuálneho roka. Pri potlačených stromoch začína vegetačné obdobie zvyčajne skôr ako pri úrovňových a môže pokračovať až do konca septembra alebo začiatku októbra (LATREILE et al. 2017). Potlačené stromy môžu trpieť v dôsledku plytkého koreňového systému a menšej biomasy jemných koreňov deficitom vody, aj keď ich koruny sú vystavené nižšej transpirácii ako koruny dominantných stromov (BRÉDA et al. 1993; GROTE et al. 2016). Na druhej strane by mali profitovať z nižšej intenzity žiarenia, menšieho previevania porastu a tlmených teplôt vzduchu (DAVIS et al. 2019). V prípade smreka však stromy strednej vrstvy vykazovali väčšiu citlivosť na teplotu ako stromy hornej vrstvy. Pochopenie účinkov klimatických faktorov na stromy s rôznym sociálnym postavením je náročné, keďže sú vystavené protichodným podmienkam prostredia a rôznej intenzite konkurencie (TACCOEN et al. 2021).

ZÁVER

Štúdia poskytuje z hľadiska na rozsah vyhodnoteného materiálu obmedzený priestor na zovšeobecnenie výsledkov. Napriek tomu poukazuje na dôležité zistenia, ktoré by mali byť predmetom komplexnejšieho výskumu. Analýzy hrúbkového rastu sledovaných ihličnatých drevín v podmienkach výberkového lesa potvrdili pozitívny rastový trend a pomerne vysokú odolnosť jedle voči pôsobeniu klimatických faktorov za obdobie rokov 1901–2018. Na základe uvedeného je možné predpokladať zvyšovanie zastúpenia jedle hlavne na úkor smreka v dôsledku jeho citlivosti na rastúcu teplotu a suchu. Postupný pokles zastúpenia je vysoko pravdepodobný tiež v prípade borovice. Jedľa tak môže byť kľúčovou drevinou pri vytváraní diferencovaných štruktúr porastov v budúcnosti. Otázka je ale jej reakcia na postupný nárast klimatických extrémov a silnejúci konkurenčný tlak buka. Preukázala sa tiež o niečo menšia citlivosť stromov strednej vrstvy na suchu v porovnaní so stromami hornej vrstvy.

Podakovanie:

Tento príspevok vznikol vďaka podpore projektov VEGA 1/0606/22, APVV-21-0199 a APVV-19-0183.

LITERATÚRA

- ALTMAN J., FIBICH P., SANTRUCKOVA H., DOLEZAL J., STEPANEK P., KOPACEK J., HUNOVA I., OULEHLE F., TUMAJER J., CIENCIALA E. 2017. Environmental factors exert strong control over the climate-growth relationships of *Picea abies* in Central Europe. *Science of the Total Environment*, 609: 506–516. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.07.134
- BAUHUS J., PUETTMANN K.J., KÜHNE C. 2013. Close-to-nature forest management in Europe: does it support complexity and adaptability of forest ecosystems? In: Messier C. et al. (eds.): *Managing forests as complex adaptive systems*. London, Taylor & Francis: 187–213.
- BODEN S., KAHLE H.P., WILPERT K., SPIECKER H. 2014. Resilience of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) growth to changing

- climatic conditions in Southwest Germany. *Forest Ecology and Management*, 315: 12–21. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.12.015
- BOLTE A., VILLANUEVA I. 2006. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *European Journal of Forest Research*, 125: 15–26. DOI: 10.1007/s10342-005-0075-5
- BONTEMPS J.D., HERVÉ J.C., LEBAN J.M., DHÔTE J.F. 2011. Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. *Trees*, 25: 237–251. DOI: 10.1007/s00468-010-0501-2
- BOŠELA M., PETRÁŠ R., ŠEBEŇ V., MECKO J., MARUŠÁK R. 2013. Evaluating competitive interactions between trees in mixed forests in the Western Carpathians: Comparison between long-term experiments and SIBYLA simulations. *Forest Ecology and Management*, 310: 577–588. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.09.005
- BOŠELA M., PETRÁŠ R., SITKOVÁ Z., PRIWITZER T., PAJTÍK J., HLAVATÁ H., SEDMÁK R., TOBIN B. 2014. Possible causes of the recent rapid increase in the radial increment of silver fir in the Western Carpathians. *Environmental Pollution*, 184: 211–221. DOI: 10.1016/j.envpol.2013.08.036
- BOSELA M., KULLA L., ROESSIGER J., ŠEBEŇ V., DOBOR L., BÜNTGEN U., LUKAC M. 2019. Long-term effects of environmental change and species diversity on tree radial growth in a mixed European forest. *Forest Ecology and Management*, 446: 293–303. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.05.033
- BOURIAUD O., POPA I. 2009. Comparative dendroclimatic study of Scots pine, Norway spruce, and silver fir in the Vrancea Range, Eastern Carpathian Mountains. *Trees*, 23: 95–106. DOI: 10.1007/s00468-008-0258-z
- BRÉDA N., COCHARD H., DREYER E., GRANIER A. 1993. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 1136–1143. DOI: 10.1139/x93-144
- CARRER M., URBINATI C. 2004. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. *Ecology*, 85: 730–740.
- CASPER B.B., JACKSON R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 545–570.
- Climexp. 2021. KNMI [online]. World meteorological organization [cit. 2021-12-02]. Dostupné na/Available on: www.climexp.knmi.nl/start.cgi
- COOK E.R. 1985. A time series analysis approach to tree ring standardization. Tucson, University of Arizona: 171 s.
- COOK E.R., KARIUKSTIS L.A. 1990. *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers: 394 s.
- ČURLÍK J., ŠEFCÍK P. 2012. Geochemický atlas Slovenskej republiky [online]. Bratislava, Štátny geologický ústav Dionýza Štúra [cit. 2021-12-26]. Dostupné na/Available on: <http://apl.geology.sk/atlaspody>
- DAVIS K.T., DOBROWSKI S.Z., HOLDEN Z.A., HIGUERA P.E., ABATZOGLOU J.T. 2019. Microclimatic buffering in forests of the future: the role of local water balance. *Ecography*, 42: 1–11. DOI: 10.1111/ecog.03836
- DESLAURIERS A., ROSSI S., ANFODILLO T., SARACINO A. 2008. Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two

- contrasting years at high altitude in southern Italy. *Tree Physiology*, 28: 863–871. DOI: 10.1093/treephys/28.6.863
- DE VRIES W., REINDS G.J., GUNDERSEN P., STERBA H. 2006. The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration in European forests and forest soils. *Global Change Biology*, 12: 1151–1173. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01151.x
- DIACI J. 2011. Silver fir decline in mixed old-growth forests in Slovenia: an interaction of air pollution, changing forest matrix and climate. In: Moldoveanu M.A. (ed.): *Air pollution: new developments*. Rijeka, InTech: 263–274.
- ELLING W., DITTMAR C., PFAFFELMOSE K., RÖTZER T. 2009. Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management*, 257: 1175–1187. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.10.014
- ELLIOTT K.J., MINIAT C.F., PEDERSON N., LASETER S.H. 2015. Forest tree growth response to hydroclimate variability in the southern Appalachians. *Global Change Biology*, 21: 4627–4641. DOI: 10.1111/gcb.13045
- FORRESTER D.I., KOHNLE U., ALBRECHT A.T., BAUHUS J. 2013. Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest Ecology and Management*, 304: 233–242. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.04.038
- FRELICH L.E. 2002. *Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen-deciduous forests*. Cambridge, Cambridge University Press: 266 s.
- FRIEDRICHS D.A., TROUET V., BÜNTGEN U., FRANK D.C., ESPER J., NEUWIRTH B., LÖFFLER J. 2009. Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees*, 23: 729–739. DOI: 10.1007/s00468-009-0315-2
- FRITTS H.C. 1976. *Tree rings and climate*. London, Academic Press: 567 s.
- GAZOL A., CAMARERO J.J., GUTIERREZ E., POPA I., ANDREU-HAYLES L., MOTTA R., NOLA P., RIBAS M., SANGÜESA-BARRERA G., URBINATI C., CARRER M. 2015. Distinct effects of climate warming on populations of silver fir (*Abies alba*) across Europe. *Journal of Biogeography*, 42: 1150–1162. DOI: 10.1111/jbi.12512
- GEDEON B. 2004. Štruktúra a regeneračné procesy vybraných výberkových lesov na LHC Mníšek nad Hnilcom. Zvolen, TU vo Zvolene: 38 s.
- GENET H., BRÉDA N., DUFRÈNE E. 2010. Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree Physiology*, 30: 177–192. DOI: 10.1093/treephys/tpp105
- GONZÁLEZ DE ANDRÉS E., CAMARERO J.J., BLANCO J.A., IMBERT J.B., LO Y-H., SANGÜESA-BARRERA G., CASTILLO F.J. 2018. Tree-to-tree competition in mixed European beech-Scots pine forests has different impacts on growth and water-use efficiency depending on site conditions. *Journal of Ecology*, 106 (1): 59–75. DOI: 10.1111/1365-2745.12813
- GRISSINO-MAYER H.D. 2001. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*, 57: 205–221.
- GROTE R., GESSLER A., HOMMEL R., POSCHENRIEDER W., PRIESACK E. 2016. Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality. *Trees*, 30: 1467–1482. DOI: 10.1007/s00468-016-1446-x
- HARRIS I., OSBORN T.J., JONES P., LISTER D. 2020. Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset. *Scientific Data*, 7: DOI: 10.1038/s41597-020-0453-3
- HARTMANN H., ADAMS H.D., ANDEREGG W.R., JANSEN S., ZEPPEL M.J. 2015. Research frontiers in drought-induced tree mortality: crossing scales and disciplines. *New Phytologist*, 205: 965–969. DOI: 10.1111/nph.13246
- HERNÁNDEZ L., CAMARERO J.J., GIL-PEREGRÍN E., SÁNCHEZ, M.Á.S., CAÑELLAS I., MONTES F. 2019. Biotic factors and increasing aridity shape the altitudinal shifts of marginal Pyrenean silver fir populations in Europe. *Forest Ecology and Management*, 432: 558–567. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.09.037
- HOLUBČÍK M. 1962. Príspevok k otázke priestorovej výstavby výberkového lesa, jej zmeny a produkcia na príklade plôch založených v Lesnom závode v Smolníckej Hute. Banská Štiavnica, Vedecké práce VÚLH 7: 198 s.
- JANSONS A., MATISONS R., PURIŅA L., NEIMANE U., JANSONS J. 2015. Relationships between climatic variables and tree-ring width of European beech and European larch growing outside of their natural distribution area. *Silva Fennica*, 49 (1): 1255. DOI: 10.14214/sf.1255
- KAHLE H.P. 1996. Modelling the dynamics of growth-climate relationships of Norway spruce and silver fir in high elevations of the Black Forest. In: *Conference on effects of environmental factors on tree and stand growth*. Proceedings IUFRO Conference. 23–27. September 1996, Berggießhübel near Dresden: 93–103.
- KLEIN T. 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28: 1313–1320. DOI: 10.1111/1365-2435.12289
- Klimatický atlas Slovenska [online]. SHMU [cit. 2022-03-08]. Dostupné na/Available on: www.klimat.shmu.sk/kas/
- KOLÁŘ T., ČERMÁK P., TRNKA M., ŽID, T., RYBNÍČEK M. 2017. Temporal changes in the climate sensitivity of Norway spruce and European beech along an elevation gradient in Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 239: 24–33. DOI: 10.1016/j.agrformet.2017.02.028
- KONŮPKOVÁ A., KURJAK D., KMEŤ J., KLUMPP R., LONGAUER R., DITMAROVÁ L., GÖMÖRY D. 2018. Differences in photochemistry and response to heat stress between silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances. *Trees*, 32: 73–86. DOI: 10.1007/s00468-017-1612-9
- KOZŁOWSKI T., PALLARDY S. 1997. *Growth control in woody plants*. San Diego, Academic: 641 s.
- LARCHER W. 1995. *Physiological plant ecology*. Berlin, Springer: 513 s.
- LATREILLE A., DAVI H., HUARD F., PICHOT C. 2017. Variability of the climate-radial growth relationship among *Abies alba* trees and populations along altitudinal gradients. *Forest Ecology and Management*, 396: 150–159. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.04.012
- LEBOURGEOIS F. 2007. Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Annals of Forest Science*, 64: 333–343. DOI: 10.1051/forest:2007010
- LEBOURGEOIS F., RATHGEBER C.B.K., ULRICH E. 2010. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Growing Science*, 21: 364–376. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x
- MATÍAS L., LINARES J.C., SÁNCHEZ-MIRANDA Á., JUMP A.S. 2017. Contrasting growth forecasts across the geographical range of

- Scots pine due to altitudinal and latitudinal differences in climatic sensitivity. *Global Change Biology*, 23: 4106–4116. DOI: 10.1111/gcb.13627
- McDOWELL N.G., ALLEN C.D. 2015. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change*, 5: 669–672. DOI: 10.1038/nclimate2641
- MIKULENKA P., PROKŮPKOVÁ A., VACEK Z., VACEK S., BULUŠEK D., SIMON J., ŠIMŮNEK V., HÁJEK V. 2020. Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* Mill. vs. *Picea abies* (L.) Karst. *Central European Forestry Journal*, 66: 23–36. DOI: 10.2478/forj-2019-0026
- MINA M., DEL RÍO M., HUBER M.O., THÜRIG E., ROHNER B. 2018. The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. *Journal of Growing Science*, 29: 775–787. DOI: 10.1111/jvs.12664
- PALMER W.C. 1965. Meteorological drought. Washington, D.C., Weather Bureau: 58 s. Office of Climatology Research Paper 45.
- PETRAŠ R., PAJTIK J. 1991. Sústava československých objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis*, 37: 49–56.
- PEUKE A.D., SCHRAML C., HARTUNG W., RENNENBERG H. 2002. Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytologist*, 154: 373–387. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2002.00400.x
- PFEIFER E.M., HICKE J.A., MEDDENS A.J. 2011. Observations and modeling of aboveground tree carbon stocks and fluxes following a bark beetle outbreak in the western United States. *Global Change Biology*, 17: 339–350. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2010.02226.x
- PLACHETKA S. 2013. Štruktúra, rastové a regeneračné procesy výberkových lesov pri rôznej úrovni porastovej zásoby a drevinovom zložení na LC Smolnícka Osada. Zvolen, TU vo Zvolene: 140 s.
- POHLY L. 2008. História, súčasný stav a perspektíva výberkových lesov na LHC Mníšek nad Hnilcom. Zvolen, TU vo Zvolene: 45 s.
- PRETZSCH H., FORRESTER D.I. 2017. Stand dynamics of mixed-species stands compared with monocultures. In: Pretzsch H. et al. (eds.): *Mixed-species forests*. Berlin, Heidelberg, Springer: 117–209.
- Pro Silva Slovensko. 2021. Objekty pro Silva [online]. Banská Bystrica, Lesy SR [cit. 2021-12-22]. Dostupné na/Available on: www.lesy.sk/o-lese/pro-silva/prakticka-aplikacia/objekty-pro-silva/
- RÍO M. DEL, SCHÜTZE G., PRETZSCH H. 2014. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, 16: 166–176.
- ROMAN D.T., NOVICK K.A., BRZOSTEK E.R., DRAGONI D., RAHMAN F., PHILLIPS R.P. 2015. The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. *Oecologia*, 179: 641–654. DOI: 10.1007/s00442-015-3380-9
- RYAN M.G., PHILLIPS N., BOND B.J. 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell and Environment*, 29: 367–381. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2005.01478.x
- SANIGA M., BRUCHÁNIK R. 2009. Príroda blízke obhospodarovanie lesa. Zvolen, NLC vo Zvolene: 104 s.
- SEIDL R., THOM D., KAUTZ M., MARTIN-BENITO D., PELTONIEMI M., VACCHIANO G., WILD J., ASCOLI D., PETR M., HONKANIEMI J., LEXER M.J., TROTSIUK V., MAIROTA P., SVOBODA M., FABRIKA M., NAGEL T.A., REYER C.P.O. 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7: 395–402. DOI: 10.1038/nclimate3303
- SCHÜTZ J.P. 2001. *Der Plenterwald und weitere Formen strukturierter und gemischter Wälder*. Berlin, Parey: 220 s.
- SCHWARZ J.A., BAUHU J. 2019. Benefits of mixtures on growth performance of silver fir (*Abies alba*) and European beech (*Fagus sylvatica*) increase with tree size without reducing drought tolerance. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2: 1–18. DOI: 10.3389/ffgc.2019.00079
- SWIDRAK I., GRUBER A., OBERHUBER W. 2014. Xylem and phloem phenology in co-occurring conifers exposed to drought. *Trees*, 28: 1161–1171. DOI: 10.1007/s00468-014-1026-x
- TACCOEN A., PIEDALLU C., SEYNAVE I., GÉGOUT-PETIT A., NAGELEISEN L.M., BRÉDA N., GÉGOUT J.C. 2021. Climate change impact on tree mortality differs with tree social status. *Forest Ecology and Management*, 489: 119048. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.119048
- UHL E., HILMERS T., PRETZSCH H. 2021. From acid rain to low precipitation: the role reversal of Norway spruce, silver fir, and European beech in a selection mountain forest and its implications for forest management. *Forests*, 12: 894. DOI: 10.3390/f12070894
- VACEK Z., PROKŮPKOVÁ A., VACEK S., BULUŠEK D., ŠIMŮNEK V., HÁJEK V., KRÁLÍČEK I. 2021. Mixed vs. monospecific mountain forests in response to climate change: structural and growth perspectives of Norway spruce and European beech. *Forest Ecology and Management*, 488: 119019. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.119019
- VAN DER MAATEN-THEUNISSEN M., KAHLE H.P., VAN DER MAATEN E. 2013. Drought sensitivity of Norway spruce is higher than that of silver fir along an altitudinal gradient in southwestern Germany. *Annals of Forest Science*, 70: 185–193. DOI: 10.1007/s13595-012-0241-0
- VITALI V., BÜNTGEN U., BAUHU J. 2017. Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in southwestern Germany. *Global Change Biology*, 23: 5108–5119. DOI: 10.1111/gcb.13774
- VITALI V., BÜNTGEN U., BAUHU J. 2018. Seasonality matters—the effects of past and projected seasonal climate change on the growth of native and exotic conifer species in Central Europe. *Dendrochronologia*, 48: 1–9. DOI: 10.1016/j.dendro.2018.01.001
- VITASSE Y., BOTTERO A., CAILLERT M., BIGLER C., FONTI P., GESSLER A., LÉVESQUE M., ROHNER B., WEBER P., RILING A., WOHLGEMUTH T. 2019. Contrasting resistance and resilience to extreme drought and late spring frost in five major European tree species. *Global Change Biology*, 25: 3781–3792. DOI: 10.1111/gcb.14803
- WEBER P., BUGMANN H., RIGLING A. 2007. Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. *Journal of Vegetation Science*, 18: 777–792. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2007.tb02594.x
- WIGLEY T.M.L., BRIFFA K.R., JONES P.D. 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 23: 201–213. DOI: 10.1175/1520-0450(1984)023<0201:OTAVOC>2.0.CO;2
- ZANG C., HARTL-MEIER C., DITTMAR C., ROTHE A., MENZEL A. 2014. Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology*, 20: 3767–3779. DOI: 10.1111/gcb.12637
- ZLATNÍK A. 1976. *Lesnícká fytoecologie*. Praha, SZN: 495 s.

GROWTH REACTIONS OF CONIFERS ON CHANGING CLIMATE CONDITIONS IN SELECTION FOREST - A CASE STUDY

SUMMARY

The aims of this study were (i) the age structure analysis, (ii) the description of long-term growth trends, and (iii) the identification of climatic factors influencing the diameter growth of trees in specific conditions of mixed, structurally differentiated forest in the Volovské vrchy Mts. in eastern Slovakia (Fig. 1A). In the study we tested two main hypotheses: (H1) under ongoing climate change, silver fir represents the most perspective conifer tree species, and (H2) the trees in middle layer have very low sensitivity to the influence of climate factors.

On a series of 41 circular research plots with the radius of 12.6 m (size 500 m²) we measured diameter at breast height (dbh) and height of all trees with dbh > 8 cm. Subsequently, in the research plots we randomly chose 29 Norway spruces, 37 silver firs and 9 Scots pines from the upper (dbh > 36 cm), middle (dbh 16–36 cm) and lower layer of the forest stand (dbh < 16 cm). From these trees we collected totally 152 cores that were further prepared by the standard dendrochronological methods. The data acquired from the tree cores were subsequently used for the age analyses, visualization of long-term growth trends (separately for each tree species and stand layer) and dendroclimatic evaluations.

The mean age of analysed trees in middle and upper layer varied in a relatively narrow range (126–142 years). Nevertheless, they differed significantly from the age of lower layer trees (58 years for spruce and 62 years for fir). The age analysis thus confirmed that the differentiated structure of surveyed stand is not only the result of gradual emergence and growth of trees in lower layers, but to a large extent also of the strong competition between canopy trees with more or less identical age during the long time period (Fig. 1D, 1E).

In the last 20–30 years the tree ring widths of spruce and pine have intensively declined (Fig. 2). On the other hand, the tree ring widths of fir in middle and upper layer were continually growing, and at the end of investigated period they reached the same values as at the beginning of the 20th century. This trend was not significantly influenced even by the fact that in the past the studied stand was under strong impact of emissions on which the fir reacts especially sensitively. Based on the acquired results, the increase of fir proportion mainly at the expense of spruce can be assumed. Therefore silver fir will probably be the crucial tree species for the forming of differentiated structures of forest stands in the future.

Diameter growth of spruce was limited above all by the temperature in summer season of the previous and current year and by the precipitation or drought in summer season of current year (Fig. 3). In the case of fir and pine, the growth was positively influenced by the higher winter and especially early spring temperatures. Distinctively different was the response of these tree species on drought. While for the fir the water deficit in soil at the end of growing season had significantly negative impact on the growth of upper layer trees, for the pine its effect was positive especially in winter season. The results thus suggest that the mixture of different tree species supports the more effective utilization of resources, and can contribute to the decrease of stress and the higher resilience of the entire stand.

Dominant trees are generally regarded as more susceptible to drought that was partially confirmed also by our results (Fig. 3). However, we observed the significant negative impact of drought also for spruce in the middle layer. Sensitivity of the middle and upper layer trees to the other climate characteristics (temperature, precipitation) was more or less similar.

Zasláno/Received: 17. 01. 2022

Přijato do tisku/Accepted: 24. 03. 2022