KONKURENČNÍ VZTAHY DŘEVIN V POROSTECH BUKU LESNÍHO A SMRKU ZTEPILÉHO A JEJICH VLIV NA PRODUKCI V RŮZNÝCH TYPECH A STUPNÍCH SMÍŠENÍ

TREES COMPETITIVE INTERACTIONS IN EUROPEAN BEECH AND NORWAY SPRUCE STANDS AND THEIR EFFECT ON PRODUCTIVITY ACROSS DIFFERENT TYPES AND DEGREES OF MIXTURE

MARTIN KOMÁNEK[1)] - ELIŠKA ŽIŽKOVÁ[1)] - PETRA JABLONICKÁ[1)] - PAVEL HORÁK[1)] - ROBERT KNOTT[1)] - KATEŘINA MACHÁČKOVÁ[1)] - JAKUB ČERNÝ[1,2)] ✉

[1)]Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta, Ústav zakládání a pěstění lesů, Zemědělská 3, 613 00 Brno, Czech Republic

[2)]Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Výzkumná stanice Opočno, Na Olivě 550, 517 73 Opočno, Czech Republic

✉ *e-mail: cerny@vulhmop.cz*

ORCID:	*M. Kománek*	*0000-0001-6057-5197*	*R. Knott*	*0000-0001-5241-4051*
	E. Žižková	*0009-0009-0799-462X*	*K. Macháčková*	*0009-0009-7912-8050*
	P. Jablonická	*0009-0000-2558-9526*	*J. Černý*	*0000-0002-9954-1506*
	P. Horák	*0009-0005-7108-5106*		

ABSTRACT

Forest stand composition and structure are key factors affecting the productivity, resilience, and ecological functioning of forest ecosystems under changing climatic conditions. However, quantitative assessments comparing different stand types and mixture degrees remain limited, particularly for Central European beech–spruce forests. The study aimed to evaluate the production potential of Norway spruce (*Picea abies* [L.] H. Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in three different stand structures; specifically, two monocultures (A1_EB, A2_NS), two even-aged mixed stands (B1_EB, B2_NS), and one structurally rich stand (C_NS) were studied. The Forest Training Enterprise Křtiny in the Masaryk Forest, South Moravia, Czech Republic (397–553 m a.s.l.) managed all these stands. The competitive environment among the variants was not statistically significant; however, the production parameters showed substantial differences. The structurally rich spruce stand (C_NS) exhibited more than 40% higher production compared to the other spruce variants (A2_NS and B2_NS). Analysis of five-year basal area increment (BAI) periods from 1991 to 2020 consistently confirmed the highest values for the C_NS variant, with significant differences ($p < 0.05$) in most observed intervals. The results demonstrate the strong production potential of the structurally rich stand, especially for Norway spruce, under Central European conditions. In contrast, European beech showed a more moderate growth pattern, with no statistically significant differences observed across the five-year intervals. The study supports silvicultural strategies that promote mixed and spatially heterogeneous stand structures as a mean to increase both productivity and ecological stability.

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

Klíčová slova: monokultura; stejnověká směs; nestejnověký smíšený les; přírůst kruhové výčetní základny; letokruhová analýza

Key words: pure stand; even-aged mixture; uneven-aged mixed forest; basal area increment; tree-ring analysis

ÚVOD

Pěstování smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] H. Karst.) na okraji jeho ekologického optima (Černý 2023) jej činí méně stabilní dřevinou vůči vlivům globální klimatické změny (GKZ; Černý 2023). Ta s sebou nese například zvyšování průměrné roční teploty, vyšší teplotní výkyvy, vyšší počet tropických dnů, změnu distribuce srážek, vyšší četnost silných bouří a nárazových srážkových úhrnů (Della-Marta et al. 2007; Planton et al. 2008; Vacek et al. 2023). Negativní jevy související se změnou klimatu pak dále působí větším vlivem jako primární stresor lesních porostů a vedou k oslabování a následné nestabilitě lesních ekosystémů (Reyer et al. 2013; Šimůnek et al. 2024). V kontextu změny podnebí je dalším působícím stresorem a rizikem gradace hmyzích škůdců (Netherer et al. 2019; Fernandez-Carrillo et al. 2020; Hlásny et al. 2021). Vzhledem k tomu, že GKZ má tendenci se spíše prohlubovat než ustupovat, nelze očekávat zlepšení podmínek pro smrkové porosty. Naopak, budou i nadále vystaveny negativním vlivům, které mohou vést k jejich dlouhodobému chřadnutí (Hlásny et al. 2016; Seidl et al. 2017; Netherer et al. 2019; Šimůnek et al. 2020). Důsledkem GKZ by měla být také proměna druhového složení evropských lesů, což lze pozorovat již dnes (Ha-

newinkel et al. 2013). Podle mnoha výzkumů a modelů se výskyt smrku ztepilého ve střední Evropě omezí na vyšší až horské polohy, kde zůstane jednou z majoritních dřevin. Oproti tomu budou střední polohy postupně osidlovány odolnějšími druhy, přičemž smrk zde bude pěstován spíše jako přimíšená až vtroušená dřevina. V nižších polohách pak vzhledem k velkému riziku jeho výskyt pravděpodobně nebude možný vůbec (Solomon et al. 2007; Brang et al. 2014; Patacca et al. 2023).

Porosty s nízkou strukturní diferenciací vykazují omezenou mechanickou stabilitu, jelikož postrádají potřebné předpoklady pro vysokou odolnost. Tento stav je zpravidla důsledkem stejnověké a stejnodruhové skladby porostů, které se často pěstují ve větší hustotě (Poleno, Vacek 2007). Nesmíšené porosty smrku ztepilého vykazují zvýšenou pravděpodobnost poškození vichřicemi a mechanických narušení (Griess, Knoke 2013; Bourke et al. 2023), neboť dominance pouze jednoho druhu snižuje strukturální rezilienci (Valinger, Fridman 2011). Monokulturní porosty rovněž vykazují vyšší citlivost vůči klimatickým extrémům, jejichž frekvence výskytu v posledních letech výrazně narůstá (Souček, Tesař 2008; Vacek et al. 2019). U těchto porostů je také možné očekávat vyšší míru konkurence v důsledku stejných nároků na světlo, živiny a vodu (Schütz et al. 2006; Adler et al. 2018; Pretzsch et al. 2018). Ke zvýšení odolnosti mnohdy stačí smíšení alespoň dvou dřevin. Smrkové porosty smíšené s bukem mohou vykazovat zlepšení stavu porostu z pohledu vyšší mechanické stability, změny kompetičního prostředí i změny v délce živých korun (Pretzsch, Schütze 2005; Bianchi et al. 2020; Bourke et al. 2023). Změna nastává i v přírůstových poměrech. Snížená odolnost monokulturních porostů se následně odráží i ve snížení přírůstu. Smíšené porosty mohou čerpat z lepšího využití korunového i kořenového systému, ve kterých dochází ke konkurenční změně (Schmid, Kazda 2002; Goisser et al. 2016; Sharma et al. 2016). V suchých periodách a na vodou méně zásobených stanovištích pak může profitovat zejména smrk díky čerpání vody bukem z větší hloubky prostřednictvím tzv. hydraulického liftu (Grossiord et al. 2013; Šach, Černohous 2015). Snížená konkurence v kořenovém prostoru dovoluje buku zvýšit přírůst jak ve srovnání se smrkem v příměsi, tak i ve srovnání s růstem buku v monokultuře (Bolte, Vilanueva 2006; Fuchs et al. 2024). Celková produkce smíšených porostů může být při synergii dřevin vyšší i na úrovni porostu jako celku (Pretzsch, Schütze 2009; Vacek et al. 2020).

Obecně lze konstatovat, že vliv na produkci lesních porostů napříč věkovým spektrem a zásobou má kromě geologického podloží, stanovištních poměrů a klimatických faktorů také druhová a prostorová struktura lesních porostů. Vyšší diferencovanost druhového spektra umožňuje potenciálně vyšší počet druhů dřevin, které mohou být oproti hlavním dřevinám odolnější a mít odlišnou strategii růstu (Mina et al. 2018). V rámci těchto vztahů a produkčního potenciálu se však jako klíčový faktor uplatňuje zejména druhová vyrovnanost, tedy relativní zastoupení jednotlivých druhů, spíše než samotná druhová bohatost (Vacek et al. 2021; Brabec et al. 2023). Zvyšující se strukturní diferencovanost vede k lepšímu využití růstového prostoru (Světlík et al. 2021). Spojením druhové, tloušťkové (věkové) a prostorové diferenciace pak vzniká lesní porost s diferencovanou korunovou i kořenovou konkurencí. Modelově lze tyto typy porostů popsat jako lesy výběrné. Na počátcích převodů na lesy výběrné lze aplikovat uvolňovací výchovné zásahy pro zvýšení rezistence a přírůstu smrku (Mäkinen et al. 2002; Bianchi et al. 2020). Tyto zásahy bývají směřovány do středně starých porostů pro zamezení snižování délky živé koruny, která spolu s vyšším přísunem přímého slunečního záření zvyšuje poměr oslunění koruny. To má pozitivní efekt pro lepší využití asimilační plochy a vody pro transformaci dostupných živin a energie do kmene stromu (Grossiord et al. 2013). Zvýšení radiálního přírůstu je tedy systematickou odezvou stromu, která má pozitivní vliv na porost jako celek z hlediska produkce. Různé intenzity probírek s různým stupněm uvolnění mohou podpořit stabilnější přírůst a zvýšit odolnost porostu vůči suchu (Misson et al. 2003). Principy tohoto hospodaření jsou stabilně aplikovány v pěstování lesa v modelu výběrného lesa. Toto uvolňování takzvaných cílových stromů napomáhá diferenciaci porostu (Boncina 2011).

V porostních směsích (např. BO-BK, BO-DB) lze na základě celoevropských studií předpokládat, že bude vyšší objemová produkce ve srovnání s monokulturami (Pretzsch et al. 2013; Pretzsch et al. 2020; del Río et al. 2022), i když tento trend nemusí být vždy potvrzen, například v závislosti na porostní výchově (Štefančík et al. 2021). Kompetiční vztahy v nestejnověkých smíšených porostech mohou být doprovázeny vysokou variabilitou s nižší mírou konkurence dominantních stromů (Kalliokoski et al. 2010).

V dlouhodobém horizontu lze sledovat produkci lesních porostů pomocí dendrochronologických metod. Z retrospektivního hlediska můžeme sledovat dlouhodobé trendy v růstu dřevin, jejich reakce na klima a rovněž jejich reakci k extrémním klimatickým výkyvům (Cukor et al. 2019; Putalová et al. 2019; Šimůnek et al. 2021). Tradičně se dendrochronologické studie zaměřují na dlouhodobé klimaticko-růstové vztahy, které ovšem pracují s hodnotami průměrnými bez zohlednění reakcí dřevin k extrémům. Proto se stává stále aktuálnější analýza růstu v extrémních letech, tzv. pointer-years (Schweingruber et al. 1990). Tyto extrémní výkyvy v růstu mohou sloužit také jako indikátory potenciálu daného druhu na stanovišti v budoucnosti (Weber et al. 2013).

Ve smíšených porostech buk zpravidla v mládí roste pomaleji, ale vykazuje stabilnější a vyrovnanější růst v průběhu času. Naopak smrk má podobnou dynamiku růstu jak v monokultuře, tak ve směsi, avšak na stanovištích s nižší dostupností vody vykazuje nižší rezistenci (Vejpustková et al. 2018). Dendrochronologické studie ukazují, že smrk reaguje na extrémní sucha výrazným poklesem přírůstu a vykazuje nízkou rezistenci, recovery i celkovou rezilienci (např. Lebourgeois et al. 2010; Pretzsch et al. 2013). Naproti tomu buk má vyšší míru odolnosti a lepší schopnost regenerace po stresových obdobích. Smíšené porosty buku a smrku jsou z hlediska stability produkce vhodnější než monokulturní porosty, smrk rostoucí ve směsi s bukem lépe odolává stresu způsobenému suchem, a to zejména díky snížení mezidruhové konkurence o vodu v kořenovém prostoru (Pardos et al. 2021).

Stanovištní podmínky také podmiňují růstovou dynamiku obou druhů. Studie ze Západních Karpat ukazují, že zatímco v nižších polohách mají negativní vliv na růst obou druhů rostoucí teploty a častější sucha, ve vyšších horských oblastech buk na oteplování reaguje pozitivněji než smrk. Tato zjištění naznačují, že změny klimatu mohou vést k posunu konkurenční výhody ve prospěch buku, zejména v chladnějších oblastech (Sedmáková et al. 2019).

Cílem studie bylo v retrospektivním pohledu posoudit, zda se v porostech buku a smrku ztepilého s různým druhovým a prostorovým uspořádáním liší intenzita konkurence, a dále, jakým způsobem tyto porosty odrůstají v pětiletých období od roku 1991. Konkrétně jsme se zaměřili na (i) porovnání kompetičního indexu mezi monokulturami, stejnověkými směsmi a nestejnověkými smíšenými porosty, (ii) hodnocení vývoje přírůstu kruhové výčetní základny (BAI) v pětiletých intervalech, (iii) zjištění, zda diferencovaná struktura porostů vede k rozdílné růstové reakci na extrémní klimatické roky. Na základě předchozích studií (např. Pretzsch et al. 2015, 2020; del Río et al. 2022) jsme přepokládali, že smíšené a strukturně bohatší porosty vykážou nižší míru mezidruhové konkurence a stabilnější (případně vyšší) přírůst než monokultury.

MATERIÁL A METODIKA

Výzkumné plochy

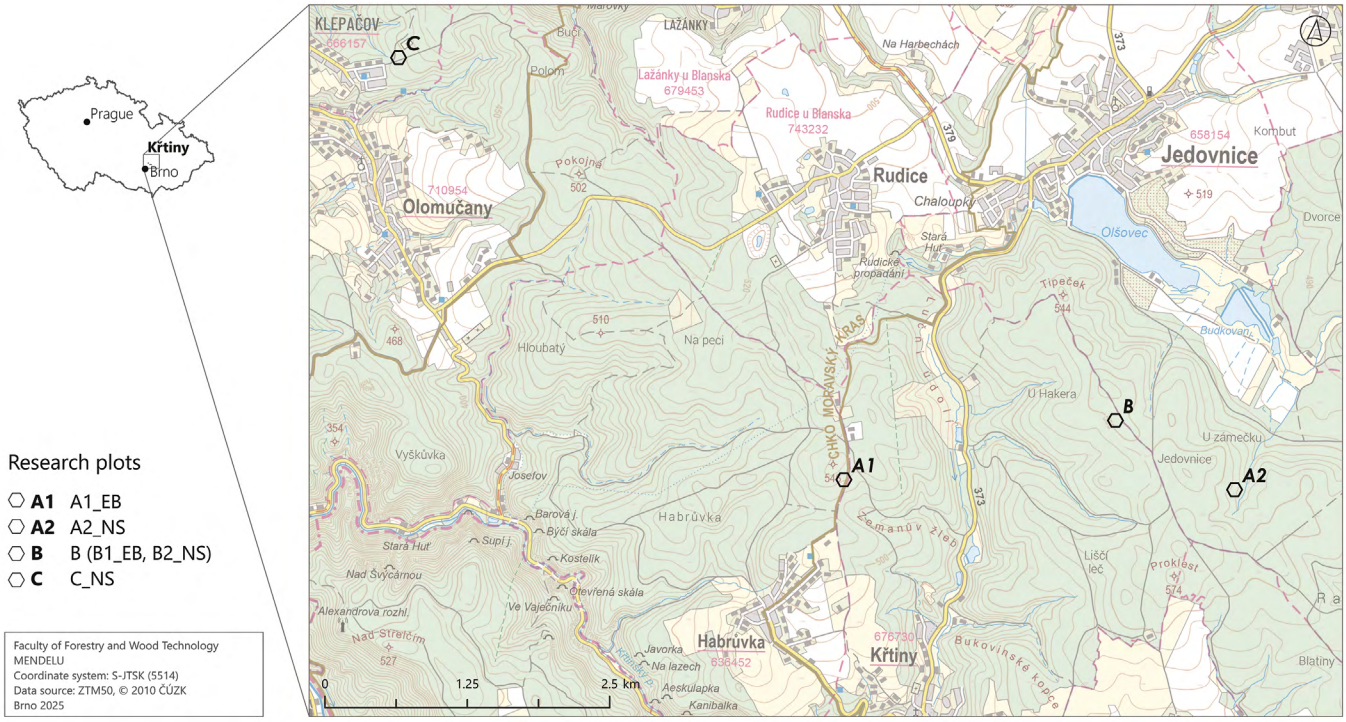
Výzkumné plochy se nacházejí v České republice 25 km severně od Brna na území Školního lesního podniku Masarykův les Křtiny, konkrétně na polesí Habrůvka. Výzkumné plochy se nacházejí v přírodní lesní oblasti (PLO) 30 – Drahanská vrchovina. Výzkumné plochy byly vybírány s ohledem na druhové složení porostu a způsob hospodaření a jejich umístění je znázorněno na obr.1.

Geologické podloží studovaného území přechází od granodioritů po kulmské droby a vápenec (Hammond et al. 2021). Půdním typem na výzkumných plochách je kambizem (Kadavý et al. 2024). Podle Köppenovy klasifikace podnebí je oblast klasifikována jako vlhké kontinentální klima v mírném klimatickém pásmu (Peel et al. 2007; Déliege, Nicolay 2016). Průměrná roční teplota je 7,5 °C (Mašínová et al. 2017) a průměrné roční srážky se pohybují v rozmezí od 550 do 650 mm (Kománek et al. 2024). Délka vegetačního období pro tuto oblast je 140–160 dní (Quitt 1971). Základní stanovištní charakteristiky výzkumných ploch jsou uvedeny v tab. 1.

Při výběru porostů byl v roce 2022 kladen důraz na stanovištní poměry všech porostů. Klíčovým ukazatelem bylo zařazení do jedné ekologické řady. Všechny porosty se nachází v CHS 45, tedy v porostech, které jsou v živné ekologické řadě. Při zakládání těchto výzkumných ploch byl rovněž zájem na tom, aby byly porosty starší než 80 let. Tyto plochy se pak pojí do jedné sady a tzv. tripletu. Triplet (sada alespoň 3 ploch s různou porostní strukturou) se skládá z monokultury (A1_EB a A2_NS), jednotlivě smíšeného stejnověkého porostu buku a smrku (B) a nestejnověkého smíšeného porostu (C). Pro účel této studie jsou ve smíšeném porostu hodnoceny v rámci plochy B odděleně dřeviny buk (B1_EB) a smrk (B2_NS). Nestejnověké smíšené porosty byly vybrány v lokalitě Klepačov, kde probíhá od roku 1973 převod na les výběrný pomocí bádenských sečí s jednotlivým výběrem a zaměřením na uvolňování cílových a nadějných jedinců. V porostu A1_EB byly aplikovány úrovňové výchovné zásahy a v porostu A2_NS typické podúrovňové zásahy. V porostu B byl aplikován kombinovaný výchovný zásah. Přehled základních dendrometrických veličin analyzovaných porostů je uveden v tab. 2.

Sběr a analýza dat

Na výzkumných plochách byly změřeny všechny stromy s výčetní tloušťkou >7 cm (Steckel et al. 2020). Rovněž byly změřeny všechny stromy po obvodu výzkumných ploch (Okraj), které svým průmětem koruny zasahovaly do plochy a byly přímými konkurenty stromů na vnitřním okraji výzkumné plochy. Měřené parametry u všech stromů včetně okrajových byly tloušťka ve výšce 1,3 m (DBH), výška stromu (H) a délka živé koruny (CL) a korunová projekce, která byla měřena v kardinálních směrech (S, V, J, Z) s následným výpočtem plochy koruny (CP). DBH byly měřeny průměrkou ve dvou na sebe kolmých směrech s přesností 0,1 cm, H a NZK byly měřeny ultrazvukovým výškoměrem Vertex IV (Häglof, Švédsko) s přesností 0,1 m. Objemy stojících stromů byly vypočítány podle objemových rovnic Petráš, Pajtík (1991). Z nich byla počítána zásoba na unifikovanou jednotku 1 ha. U všech stromů v ploše i v jejich okraji byly změřeny pozice v souřad-



Obr. 1.
Umístění trvalých výzkumných ploch v rámci sledované lokality.
Fig. 1.
Location of permanent research plots within the study area.

nicové síti x, y, z pomocí sestavy Field-Map (IFER, ČR). Z pozic stromů byly následně vytvořeny podklady pro hodnocení konkurenčních vztahů podle Hegyi (1974):

$$CI_i = \left(\frac{D_j}{D_i} \times \frac{1}{DIST_{ij}}\right)$$

Vysvětlivky: CI_i – Hegyiho kompetiční index pro cílový strom *i*;D_j – výčetní tloušťka (DBH) sousedního stromu *j*; D_i – výčetní tloušťka (DBH) cílového stromu *i*; $DIST_{ij}$ – vzdálenost mezi stromy *i* a *j*; *n* – počet konkurenčních sousedních stromů.

Captions: CI_i – Hegyi's competition index for the target tree *i*; D_j – diameter at breast height (DBH) of the neighbouring tree *j*; D_i – diameter at breast height (DBH) of the target tree *i*; $DIST_{ij}$ – distance between trees *i* and *j*; *n* – number of competing neighbouring trees.

Pro retrospektivní zjištění BAI a reakci jedinců k nepříznivým klimatickým výkyvům bylo pro každou dřevinu v daném porostu odebráno nejméně 15 vzorků smrku a buku. V porostech monokultur (A1_EB a A2_NS) byl odebírán jen druh pro danou monokulturu, ve stejnověkém smíšeném porostu (B1_EB a B2_NS) byly odebírány obě dřeviny a v porostu nestejnověkého smíšeného lesa (C_NS) se pro letokruhové analýzy nacházeli pouze jedinci smrku ztepilého v dostatečném množství. Vývrty ze stromů byly provedeny Presslerovým přírůstovým nebozezem ze zdravých, náhodně vybraných, dominantních úrovňových stromů, přičemž podúrovňové a potlačené stromy nebyly zahrnuty vzhledem k jejich nízké růstové odezvě (Remeš et al. 2015). Výčetní tloušťka sledovaných jedinců nehrála při výběru jedinců roli. Důležitým aspektem bylo sociální postavení v rámci porostu. Nežádoucí byli jedinci, kteří byli potlačováni nebo naopak v nadúrovni či na okraji porostu. Pro odebrání vzorků byli vybráni jedinci dobrého zdravotního stavu bez známky hnilob, naklonění (tahové a tlakové dřevo) či jiných poškození kmene (mrazové kýly, mechanické poranění apod.). Z každého sledovaného stromu byly odebrány 2 vývrty pro křížové datování jedince. Vzorky byly odebrány ve výšce 1,3 m nad

Tab. 1.
Stanovištní charakteristiky studovaných porostů.
Site characteristics of the studied stands.

Plocha/ Stand	Souřadnice/ Coordinates	Nadmořská výška/ Altitude (m n. m.)	Rozměry plochy/ Plot size (m)	Sklon svahu/ Slope (°)	Expozice/ Aspect	LVS	CHS	LT*
A1_EB	49.3146881N 16.7305503E	532	40 × 40	5,71	JV	4	45	4A9
A2_NS	49.3176850N 16.7775264E	530	40 × 40	9,09	V	4	45	4S1
B	49.3219581N 16.7622217E	553	50 × 50	3,43	JZ	4	45	4B1
C_NS	49.3434083N 16.6708711E	397	50 × 55	5,71	JZ	3	45	3S7

Vysvětlivky: A1_EB – monokultura buku lesního; A2_NS – monokultura smrku ztepilého; B – stejnověký smíšený porost buku lesního a smrku ztepilého (B1_EB a B2_NS); C_NS – nestejnověký bohatě strukturovaný smíšený porost se sledovanou dřevinou smrkem ztepilým (NS); LVS – lesní vegetační stupeň; CHS – cílový hospodářský soubor; LT* – lesní typ dle Viewegh et al. (2003).
Captions: A1_EB – European beech monoculture; A2_NS – Norway spruce monoculture; B – even-aged mixed stand of European beech and Norway spruce (B1_EB and B2_NS); C_NS – uneven-aged, structurally rich mixed stand with Norway spruce (NS) as the target tree species; LVS – forest vegetation zone; CHS – target management group; LT* – forest type according to Viewegh et al. (2003).

Tab. 2.
Základní dendrometrické charakteristiky studovaných porostů.
Basic dendrometric characteristics of the studied stands.

Plocha/Stand	Dřevinná skladba/ Tree species composition (%)	Věk (rok)/ Age (year)	Střední/mean DBH (cm)	Střední/mean H (m)	$G_{1,3}$ (m²/ha)	V (m³/ha)
A1_EB	BK 98, SM 2	108	31,3 ± 13,7	30,3 ± 8,8	41,2	662,0
A2_NS	SM 98, BO 2	89	42,7 ± 8,1	37,2 ± 2,5	55,6	850,0
B (B1_EB a B2_NS)	BK 48, SM 47, DG 5	82	30,0 ± 14,1	25,2 ± 7,1	40,6	503,8
C_NS	SM 46, JD 44, BK 10	1–160	22,4 ± 13,5	16,7 ± 6,3	30,7	307,3

Vysvětlivky: A1_EB – monokultura buku lesního; A2_NS – monokultura smrku ztepilého; B– stejnověký smíšený porost buku lesního a smrku ztepilého (B1_EB a B2_NS); C_NS – nestejnověký bohatě strukturovaný smíšený porost se sledovanou dřevinou smrkem ztepilým (NS) DBH – výčetní tloušťka v prsní výšce (tj. 1,3 m nad zemí); H – výška stromu; $G_{1,3}$ – kruhová výčetní základna porostu v prsní výšce (tj. 1,3 nad zemí); V – zásoba porostu; BK – Buk lesní; SM – Smrk ztepilý; BO – Borovice lesní; DG – Douglaska tisolistá; JD – Jedle bělokorá.
Captions: A1_EB – European beech monoculture; A2_NS – Norway spruce monoculture; B – even-aged mixed stand of European beech and Norway spruce (B1_EB and B2_NS); C_NS – uneven-aged, structurally rich mixed stand with Norway spruce (NS) as the target tree species; DBH – diameter at breast height (i.e. 1.3 m above ground level); H – tree height; $G_{1,3}$ – basal area of the stand at breast height (i.e. at 1.3 m); V – stand volume; BK – European beech (*Fagus sylvatica*); SM – Norway spruce (*Picea abies*); BO – Scots pine (*Pinus sylvestris*); DG – Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*); JD – Silver fir (*Abies alba*).

úrovní terénu ve dvou protilehlých směrech (V–Z). V případě svahu byly vzorky odebrány rovnoběžně s vrstevnicí pro vyloučení přítomnosti reakčního dřeva. Odebrané vzorky byly stabilizovány v dřevěných lištách a následně v laboratoři zbroušeny brusnými papíry o zrnitostech P80 až P800 (Stokes 1996).

Statistická analýza dat byla provedena v softwaru TIBCO Statistica™ (Tibco Software Inc. 2017) na hladině spolehlivosti 95 % ($p < 0,05$). Normalita rozdělení dat byla ověřena před hlavní analýzou Shapiro-Wilk testem. Hlavní efekty (tj. tloušťka, kompetice a přírůst kruhové výčetní základny) byly analyzovány pomocí ANOVA, po níž byl aplikován Tukey HSD test za účelem identifikace rozdílů mezi sledovanými druhy v různých porostních strukturách.

Dendrochronologické analýzy a zpracování dat

Opracované vzorky byly naskenovány pomocí skeneru Epson Perfection V600 Photo ve formátu jpg v rozlišení 2400 dpi. Poté byly vzorky změřeny pomocí softwaru Coorecorder a CDendro (Maxwell, Larsson 2021). Změřené vzorky byly následně křížově datovány za užití programu CDendro vizuálně a pomocí statistických metod, zejména pomocí Baillie Pilcher t-value (Baillie, Pilcher 1973) a Gleichlaufigkeit koeficientu (Buras, Wilmking 2015; Scharnweber et al. 2019).

Po křížovém datování byla data vyexportována v rwl formátu a importována do programu Rstudio (R Core Team 2024). Pro retrospektivní stanovení BAI byl použit balíček dplR (Bunn 2008).

Klimatická data byla získána z gridové databáze KNMI (Královský nizozemský meteorologický ústav). Pro nejbližší grid point byla stažena data na denní bázi pro srážky, maximální, minimální a průměrné teploty vzduchu. Z těchto dat bylo vypočítáno SPEI pomocí Hargreaves-Samani metody (Ferreira et al. 2024). Následně byla denní data převedena do měsíčních. Pro zjištění růstové odezvy dřevin ve vybraných letech byly nejprve odstraněny neklimatické vlivy v letokruhových sériích funkcí Spline o délce 90 let (Cook, Peters 1981). Získané detrendované křivky byly následně zprůměrovány a porovnány s klimatickými daty. Základní charakteristiky chronologií jsou uvedeny v tab. 3. Hodnota EPS pro variantu A2_NS dosáhla 0,81 a odpovídající poměr signál/šum (SNR) byl 4,28, což podle práce Buras (2017) svědčí o přítomnosti dostatečně silného společného signálu. Tato chronologie proto byla považována za reprezentativní a zahrnuta do dalších analýz.

VÝSLEDKY

Z výsledků je patrné, že nejvyšší medián (47,0 cm) výčetní tloušťky byl zaznamenán u varianty A2_NS (monokultura smrku ztepilého). Varianta C_NS (nestejnověký smíšený porost se smrkem ztepilým) vykazuje nejvyšší variabilitu sledovaných jedinců (26,5–56,5 cm), což je v souladu s variabilitou výčetních tlouštěk v této variantě. Naopak nejnižší hodnoty mediánu výčetní tloušťky (32,2 cm) vykazovala varianta B1_EB (buk lesní ve stejnověkém smíšeném porostu). Statistická analýza potvrdila, že B1_EB se významně liší od variant A2_NS a B2_NS, které vykazovaly vyšší hodnoty mediánu DBH (obr. 2).

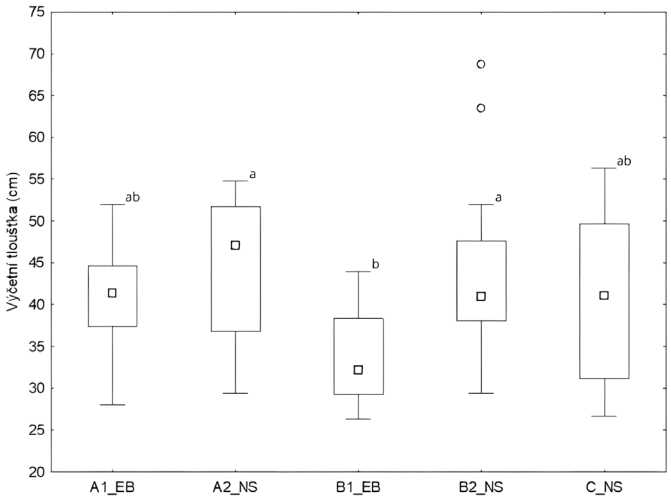
Ve variantě B1_EB (smíšený stejnověký porost s bukem) a C_NS (nestejnověký smíšený porost smrku) byla zaznamenána vyšší variabilita konkurence, jak naznačuje širší rozptyl hodnot. Naopak nejnižší míra konkurence i variabilita byla pozorována ve variantě B2_NS (smrk ve stejnověké směsi) a A1_EB (buk v monokultuře, kde je patrná nižší hodnota mediánu a menší rozptyl hodnot). Ve všech variantách se medián konkurence pohyboval v rozmezí 0,8–1,2, přičemž statisticky významné rozdíly nebyly mezi studovanými variantami zaznamenány (obr. 3).

Na základě indexovaných šířek letokruhů prezentovaných v obr. 4 lze pozorovat podobné růstové trendy při srovnání reakcí dřevin v různě strukturovaných porostech v tzv. pointer years. V některých pointer years se nástup poklesu přírůstu mezi studovanými druhy nelišil (např. 1993, 2000, 2007), v jiných se mezi druhy lišil, nebo naopak chyběl (např. 2011, 2015, 2017). Diferencovaný SM porost vykazuje nejvyšší kolísání indexů, zejména po roce 2010. Důvodem může být kombinace vysoké míry vnitrodruhové konkurence spolu s větší variabilitou sledovaných jedinců. Tento efekt se projevuje i v absenci zvýšení přírůstů u všech sledovaných monokulturních porostů po posledním zpomalení růstu v roce 2017.

Tab. 3.
Základní údaje jednotlivých letokruhových sérií.
Basic data of individual tree-ring series.

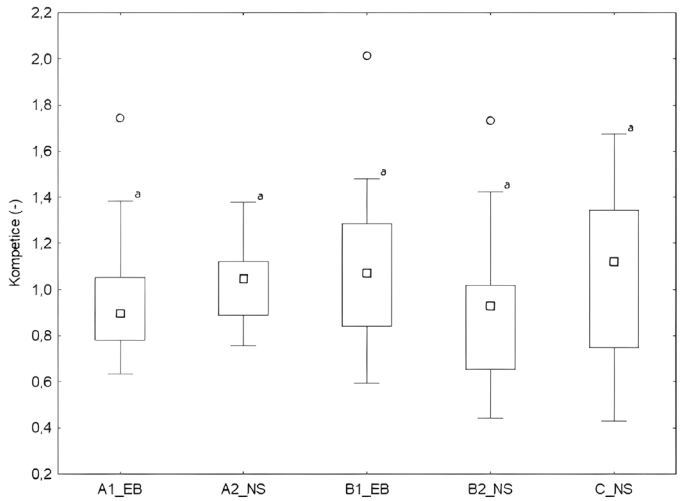
Plocha/Plot	N_{ls}	L_{ls}	Span	Ø StD (Ar1)	rbar	EPS	SNR
A1_EB	20	99,9	1909–2022	0,58	0,51	0,96	21,14
A2_NS	15	93,7	1918–2022	0,75	0,22	0,81	4,28
B1_EB	20	82,5	1935–2022	0,57	0,47	0,95	17,91
B2_NS	16	69,8	1934–2022	0,71	0,36	0,90	8,90
C_NS	15	70,9	1867–2022	0,57	0,54	0,94	16,18

Vysvětlivky: A1_EB – monokultura buku lesního; A2_NS – monokultura smrku ztepilého; B1_EB– stejnověký smíšený porost (vzorníky buku lesního); B2_NS - stejnověký smíšený porost (vzorníky smrku ztepilého); C_NS – nestejnověký bohatě strukturovaný smíšený porost se sledovanou dřevinou smrkem ztepilým (NS); Nls – počet letokruhových sérií; Lls – průměrná délka letokruhové řady; Span – rozsah letokruhových řad; StD (Ar1) – autokorelace prvního řádu; rbar – průměrná mezisériová korelace; EPS – vyjádřený populační signál; SNR – poměr mezi ekologickým signálem a nestrukturovaným šumem.
Captions: A1_EB – European beech monoculture; A2_NS – Norway spruce monoculture; B1_EB – even-aged mixed stand (European beech sample trees); B2_NS – even-aged mixed stand (Norway spruce sample trees); C_NS – uneven-aged, structurally rich mixed stand with Norway spruce (NS) as the target tree species; N_{ls} – number of tree-ring series; L_{ls} – mean length of the tree-ring series; Span – temporal range of the tree-ring series; StD (Ar1) – first-order autocorrelation; rbar – mean interseries correlation; EPS – expressed population signal; SNR – signal-to-noise ratio.



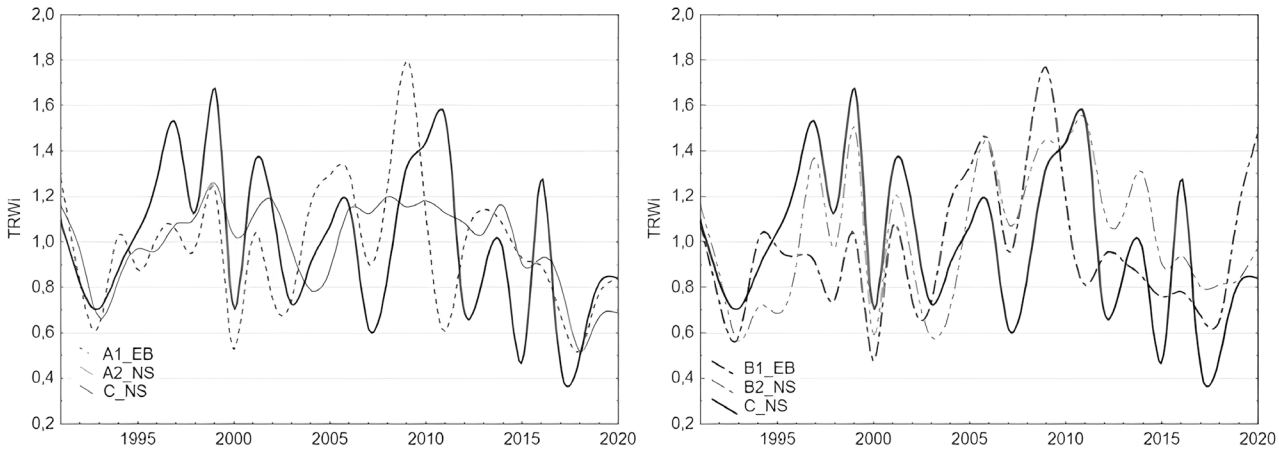
Obr. 2.
Tloušťkové spektrum analyzovaných dřevin v různě strukturovaných porostech. A1_EB – monokultura buku lesního; A2_NS – monokultura smrku ztepilého; B1_EB – stejnověký smíšený porost buku lesního B2_NS – stejnověký smíšený porost smrku ztepilého; C_NS – nestejnověký bohatě strukturovaný smíšený porost se sledovanou dřevinou smrkem ztepilým (NS). Různá písmena znázorňují signifikantní rozdíly mezi variantami ($p < 0,05$).

Fig. 2.
The diameter spectrum of the analyzed tree species in different types of forest structure. A1_EB – European beech monoculture; A2_NS – Norway spruce monoculture; B1_EB – even-aged mixed stand with European beech; B2_NS – even-aged mixed stand with Norway spruce; C_NS – uneven-aged, structurally rich mixed stand with Norway spruce (NS) as the target tree species. Different letters stand for significant differences among the studied variants ($p < 0.05$).



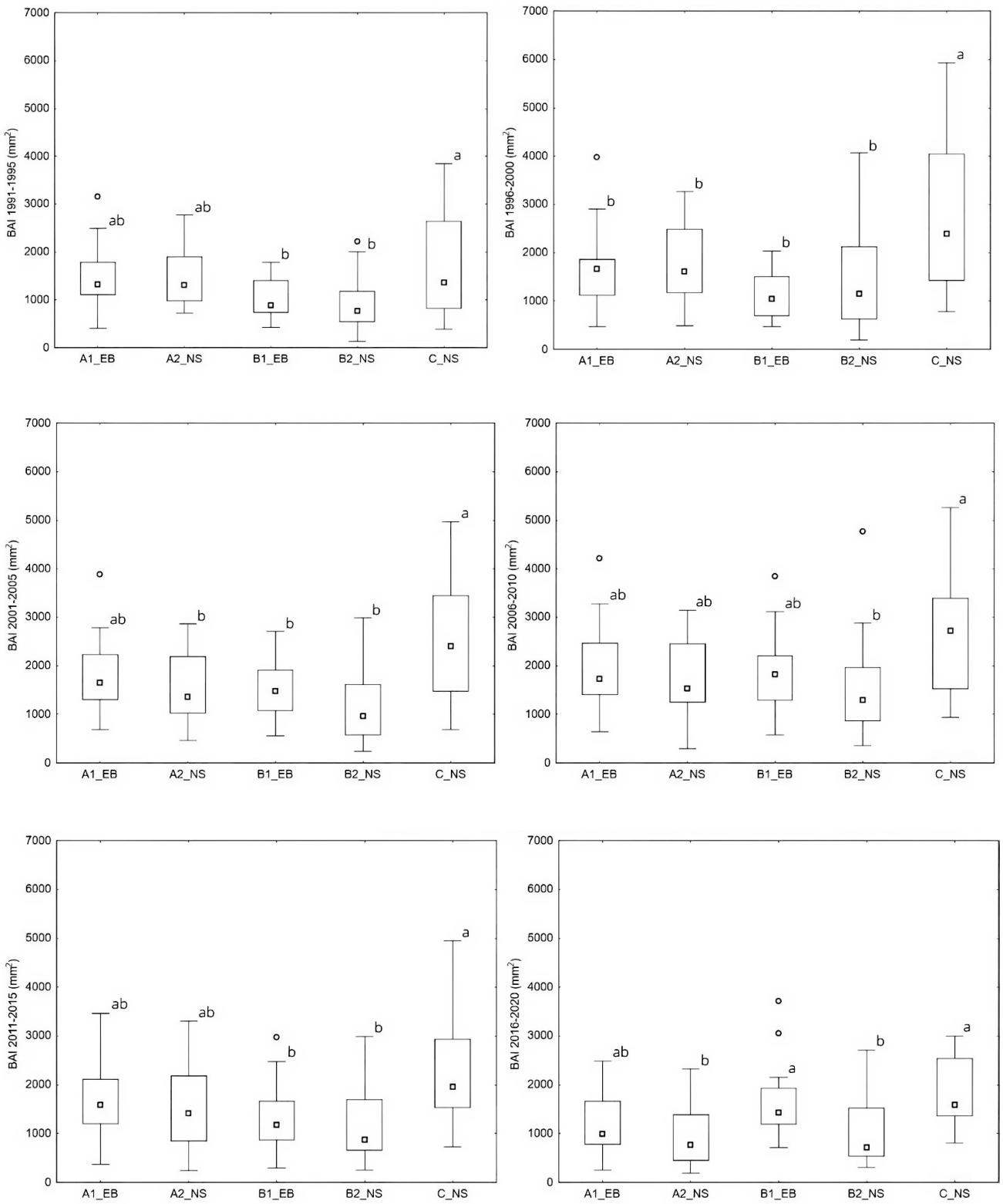
Obr. 3.
Konkurence analyzovaných dřevin v různě strukturovaných porostech. A1_EB – monokultura buku lesního; A2_NS – monokultura smrku ztepilého; B1_EB – stejnověký smíšený porost buku lesního B2_NS – stejnověký smíšený porost smrku ztepilého; C_NS – nestejnověký bohatě strukturovaný smíšený porost se sledovanou dřevinou smrkem ztepilým (NS). Různá písmena znázorňují signifikantní rozdíly mezi variantami ($p < 0,05$).

Fig. 3.
Competition of the analyzed tree species in different types of forest structure. A1_EB – European beech monoculture; A2_NS – Norway spruce monoculture; B1_EB – even-aged mixed stand with European beech; B2_NS – even-aged mixed stand with Norway spruce; C_NS – uneven-aged, structurally rich mixed stand with Norway spruce (NS) as the target tree species. Different letters stand for significant differences among the studied variants ($p < 0.05$).



Obr. 4.
Standardizované letokruhové chronologie pro jednotlivé dřeviny v různě strukturovaných porostech. Standardizace byla provedena pomocí funkce spline o délce 90 let. A1_EB – monokultura buku lesního; A2_NS – monokultura smrku ztepilého; B1_EB – stejnověký smíšený porost (vzorníky buku lesního); B2_NS – stejnověký smíšený porost (vzorníky smrku ztepilého); C_NS – nestejnověký bohatě strukturovaný smíšený porost se sledovanou dřevinou smrkem ztepilým (NS); TRWi – šířka letokruhu.

Fig. 4.
Graphs of standardized tree-ring chronologies for each tree species in different forest structures. Tree-ring widths were standardized using the spline function with a 90-year wavelength. A1_EB – European beech monoculture; A2_NS – Norway spruce monoculture; B1_EB – even-aged mixed stand (European beech sample trees); B2_NS – even-aged mixed stand (Norway spruce sample trees); C_NS – uneven-aged, structurally rich mixed stand with Norway spruce (NS) as the target tree species; TRWi – tree-ring width.



Obr. 5.
Porovnání pětiletého průměrného přírůstu výčetní kruhové základny (BAI) pro A1_EB – monokultura buku lesního; A2_NS – monokultura (vzorníky smrku ztepilého); B1_EB – stejnověký smíšený porost (vzorníky buku lesního); B2_NS – stejnověký smíšený porost smrku ztepilého; C_NS – nestejnověký bohatě strukturovaný smíšený porost se sledovanou dřevinou smrkem ztepilým (NS). Různá písmena znázorňují signifikantní rozdíly mezi variantami ($p < 0,05$).

Fig. 5.
Comparison of five-year average basal area increment (BAI) for A1_EB – European beech monoculture; A2_NS – Norway spruce monoculture; B1_EB – even-aged mixed stand (European beech sample trees); B2_NS – even-aged mixed stand (Norway spruce sample trees); C_NS – uneven-aged, structurally rich mixed stand with Norway spruce (NS) as the target tree species. Different letters signify significant differences among the studied variants ($p < 0.05$).

Krabicové grafy na obr. 5 zobrazují průměrné pětileté BAI ve všech sledovaných variantách. Efekt individuálního přístupu k jedincům od roku 1991 ve variantě C_NS je v mnoha případech signifikantní ($p < 0,05$). Až do roku 2010 vykazuje tato varianta vysokou variabilitu a statisticky vyšší přírůsty. Po roce 2010 vysoká variabilita postupně klesá, což může být zapříčiněno faktory jako jsou četnost suchých period v tomto období. Naproti tomu nebyly popsány rozdíly mezi stejnými dřevinami z monokultur a smíšených porostů.

DISKUSE

Výsledky této studie potvrzují vliv struktury a druhové skladby porostů na růstové parametry smrku ztepilého a buku lesního, což koresponduje s předchozími studiemi (Pretzsch, Schütze 2005; Zeller, Pretzsch 2018; Bianchi et al. 2020). Monokulturní porosty smrku vykazují vyšší medián výčetní tloušťky, což může být důsledkem homogenních podmínek prostředí a absence mezidruhové konkurence, která je typická pro smíšené porosty. Naproti tomu smíšené porosty nevykázaly z pohledu přírůstu statisticky významný rozdíl, což potvrzuje stanovisko, že stejnověké smíšené porosty nemusí být méně produkční než monokultury (Pretzsch et al. 2020; del Río et al. 2022). Nicméně homogenita monokultur se projevuje vyšší citlivostí na abiotické stresory, které se potenciálně odráží v produkci z pohledu rizik disturbance nesmíšeného porostu (Griess, Knoke 2013; Bourke et al. 2023).

Analýza konkurence odhalila vyšší rozptyl hodnot u nestejnověkých porostů, což odráží komplexnější interakce mezi jedinci v těchto typech lesních ekosystémů. Ačkoliv se v nestejnověkých smíšených porostech nenachází vysoký počet nadúrovňových stromů, konkurence se projevuje zvýšeným počtem stromů střední až nižší úrovně. Naproti tomu monokulturní a stejnověké smíšené porosty vykazují nižší variabilitu konkurence, což může být spojeno s jednotvárností růstových podmínek, genetickým původem a vyšší konkurencí mezi jedinci stejného druhu a nižší mírou uvolňování jednotlivých stromů (Schütz et al. 2006; Boyden et al. 2008; Adler et al. 2018). Přestože statisticky významné rozdíly v mediánu konkurence nebyly zjištěny, různé rozložení hodnot naznačuje, že strukturní diverzita má klíčový vliv na prostorové uspořádání porostu.

BAI za období 1991–2020 prokazuje, že uvolňovací zásahy v modelech výběrného lesa, které vedou ke zvýšené diferenciaci a snížení konkurence, přispívají k akceleraci přírůstu smrku a zlepšují jeho adaptabilitu vůči extrémním klimatickým výkyvům. Individuální přístup od porostu k jednotlivci se pozitivně odráží v růstových odezvách a kontinuita těchto kroků až do současné doby pozitivně ovlivňovala námi sledované jedince. Ke zmírnění negativních vlivů však podle analýz může postačit pouze vhodná dřevinná skladba a rozložení konkurence kořenů v půdním profilu, jako je například u smíšeného porostu buku a smrku. Námi provedená standardizovaná letokruhová chronologie proložená křivkou spline tato tvrzení podporuje. Buk ve směsi má pozitivně stimulovaný růst a v posledních pěti letech (2016–2020) byl jeho růst velmi nadprůměrný. Podobný trend je i u smrku v tomto typu prostorového uspořádání. Toto potvrzuje závěry studií zdůrazňujících význam strukturální a druhové diverzity pro stabilitu a produkční schopnost lesních ekosystémů v podmínkách GKZ (Misson et al. 2003; Pretzsch et al. 2013; Zeller, Pretzsch 2018).

Přesto je nutné upozornit na omezení studie. Výběr jedné lokality ve středních polohách a omezení hospodaření s výběrným způsobem na srovnatelných stanovištích může omezovat možnost generalizace výsledků do širších geografických či klimatických podmínek. Doporučujeme proto doplnit výzkum o další lokality v podobných ekologických a klimatických podmínkách. Dále by bylo vhodné zahrnout další druhy dřevin, jako je například jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.), aby bylo možné komplexněji hodnotit interakce a adaptabilitu lesních ekosystémů na měnící se klimatické podmínky nejen ve středních polohách.

Smíšené porosty představují slibnou cestu ke zvýšení odolnosti lesních ekosystémů díky vyšší strukturní a druhové diverzitě, která podporuje lepší využití zdrojů a snižuje riziko hromadného poškození (Pretzsch et al. 2013; Seidl et al. 2017). Pozitivní efekt pěstování porostů nestejnověkých a smíšených s sebou nese velké množství benefitů, pokud je zabezpečena synergie dřevin.

GKZ s sebou přináší mnohé negativní jevy nárazového charakteru (Della-Marta et al. 2007; Planton et al. 2008). Tyto jevy způsobují gradaci podkorního hmyzu, oslabení a následné chřadnutí dřevin, které jsou pěstovány v kontextu každé z nich na citlivých a místy až nevhodných stanovištích (Hlásny et al. 2016, 2021; Netherer et al. 2019; Fernandez-Carrillo et al. 2020). Implementace managementu zaměřeného na pěstování dřevin stanovištně vhodných a vhodný management pro zvýšení její odolnosti mohou pomoci ke zmírňování negativních jevů (Černý 2023). Management výběrného lesa zaměřený selektivně na nadějné jedince a jejich stimulaci a stabilizaci (Boncina 2011) může mít potenciál v praktickém lesnictví nejen v managementu výběrného lesa. Aplikace plošně individuálního uvolnění v kombinaci s podporou pěstování směsí (např. buku a smrku) může významně přispět k dlouhodobé stabilitě a produkci i stejnověkých lesů ve středoevropských podmínkách.

ZÁVĚR

Naše studie potvrzuje význam strukturní a druhové diverzity lesních porostů pro zvýšení odolnosti smrku ztepilého vůči negativním vlivům GKZ. Monokulturní smrkové porosty, ačkoliv mohou vykazovat vyšší průměrnou tloušťku, jsou náchylnější k poškození a růstovým výkyvům způsobeným extrémními klimatickými jevy. Smíšené a nestejnověké porosty, zvláště s příměsí buku, představují stabilnější a adaptabilnější ekosystémy, které lépe odolávají suchu, mechanickému poškození a klimatické variabilitě.

Dendrochronologické analýzy ukazují, že uvolňovací výchovné zásahy ve výběrných porostech podporují růstovou vitalitu smrku, což je důležité pro udržení produkční schopnosti a stability porostu v podmínkách měnícího se klimatu. Ve smíšených porostech pak ze standardizované letokruhové chronologie vyplývá, jak je pozitivní smíšení smrku a buku. V tomto prostorovém uspořádání klesá buku konkurence v hlubších vrstvách a může z této synergie profitovat. Z produkčního hlediska lze konstatovat, že dřeviny ve smíšeném porostu nevykazují prokazatelně nižší přírůsty než monokultury. Výsledky tedy podporují doporučení pro zvýšení druhové a strukturní diverzity lesních porostů jako strategii adaptace na GKZ.

Pro budoucí výzkum je nezbytné podrobněji sledovat dlouhodobou dynamiku interakcí mezi druhy v různých stanovištních podmínkách a zohlednit i další faktory, jako je půdní vlhkost či mikroklima, které ovlivňují reakce dřevin na klimatické stresory. Současně je vhodné se zaměřit na podrobnější analýzu nejčastěji používaných strukturních indexů (např. v programu SIBYLA), zejména ve vztahu k porostním směsím a formě jejich smíšení.

Poděkování:

Příspěvek vznikl za finanční podpory projektu Technologické agentury ČR TQ03000107 „Bohatě strukturované smíšené porosty jako klíčová forma adaptace lesního hospodářství na probíhající změny klimatu“, institucionální podpory Ministerstva zemědělství ČR, MZE-RO0123 a interní grantové agentury Lesnické a dřevařské fakulty Mendelovy univerzity v Brně – projekt č. IGA24-FFWT-IP-019. Autoři děkují Dominice Krauskové za zpracování mapového podkladu s vyznačením výzkumných ploch, který byl použit v této publikaci (obr. 1).

LITERATURA

Adler P.B., Smull D., Beard K.H., Choi R.T., Furniss T., Kulmatiski A., Meiners J.M., Tredennick A.T., Veblen K.E. 2018. Competition and coexistence in plant communities: intraspecific competition is stronger than interspecific competition. Ecology Letters, 21 (9): 1319–1329. DOI: 10.1111/ele.13098

Baillie M.G.L., Pilcher J.R. 1973. A simple crossdating program for tree-ring research. Tree-Ring Bulletin, 33: 7–14. http://hdl.handle.net/10150/260029

Bianchi S., Siipilehto J., Hynynen J. 2020. How structural diversity affects Norway spruce crown characteristics. Forest Ecology and Management, 461: 117932. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.117932

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 (1): 15–26. DOI: 10.1007/s10342-005-0075-5

Boncina A. 2011. History, current status and future prospects of uneven-aged forest management in the Dinaric region: an overview. Forestry, 84 (5): 467–478. DOI: 10.1093/forestry/cpr023

Bourke R., Yousefpour R., Hanewinkel M. 2023. Under storm risk, economic productivity of Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst) in monoculture shows sharper decline than in mixture with European beech (*Fagus sylvatica* L.). Annals of Forest Science, 80 (1): 19. DOI: 10.1186/s13595-023-01182-y

Boyden S., Binkley D., Stape J.L. 2008. Competition among *Eucalyptus* trees depends on genetic variation and resource supply. Ecology, 89 (10): 2850–2859. DOI: 10.1890/07-1733.1

Brabec P., Brichta J., Vacek Z., Vacek S., Šimůnek V., Hájek V. 2023. Potential of mixed *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus sylvestris* L. forests in lowland areas of Central Bohemia. Journal of Forest Science, 69 (11): 470–484. DOI: 10.17221/76/2023-JFS

Brang P., Spathelf P., Larsen J.B., Bauhus J., Bončina A., Chauvin C., Drössler L., García-Güemes C., Heiri C., Kerr G., Lexer M.J., Mason B., Mohren F., Mühlethaler U., Nocentini S., Svoboda M. 2014. Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. Forestry, 87 (4): 492–503. DOI: 10.1093/forestry/cpu018

Bunn A.G. 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia, 26 (2): 115–124. DOI: 10.1016/j.dendro.2008.01.002

Buras A., Wilmking M. 2015. Correcting the calculation of Gleichläufigkeit. Dendrochronologia, 34: 29–30. DOI: 10.1016/j.dendro.2015.03.003

Buras A. 2017. A comment on the expressed population signal. Dendrochronologia, 44: 130–132. DOI: 10.1016/j.dendro.2017.03.005

Cook E.R., Peters K. 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. Tree-Ring Bulletin, 41: 45–53.

Cukor J., Vacek Z., Linda R., Sharma R.P., Vacek S. 2019. Afforested farmland vs. forestland: Effects of bark stripping by *Cervus elaphus* and climate on production potential and structure of *Picea abies* forests. PloS ONE, 14 (8): e0221082. DOI: 10.1371/journal.pone.0221082

Černý J. 2023. Výchovný zásah v mladých smrkových porostech jako nástroj mitigace globální klimatické změny? [Pre-commercial thinning in young Norway spruce stands as a tool mitigating global climate change?] Reports of Forestry Research – Zprávy lesnického výzkumu, 68 (3): 149–158. DOI: 10.59269/ZLV/2023/3/700

Deliège A., Nicolay S. 2016. Köppen-Geiger climate classification for Europe recaptured via the Hölder regularity of air temperature data. Pure and Applied Geophysics, 173 (8): 2885–2898. DOI: 10.1007/s00024-016-1339-3

Del Río M., Pretzsch H., Ruiz-Peinado R., Jactel H., Coll L., Löf M., Aldea J., Ammer C., Avdagić A., Barbeito I., Bielak K., Bravo F., Brazaitis G., Černý J., Collet C., Condés S., Drössler L., Fabrika M., Heym M., Holm S.-O., Hylen G., Jansons A., Kurylyak V., Lombardi F., Matović B., Metslaid M., Motta R., Nord-Larsen T., Nothdurft A., den Ouden J., Pach M., Pardos M., Poeydebat Ch., Ponette Q., Pérot T., Reventlow D.O.J., Sitko R., Šrámek V., Steckel M., Svoboda M., Verheyen K., Vospernik S., Wolff B., Zlatanov T., Bravo-Oviedo A. 2022. Emerging stability of forest productivity by mixing two species buffers temperature destabilizing effect. Journal of Applied Ecology, 59 (11): 2730–2741. DOI: 10.1111/1365-2664.14267

Della-Marta P.M., Haylock M.R., Luterbacher J., Wanner H. 2007. Doubled length of western European summer heat waves since 1880. Journal of Geophysical Research, Atmospheres, 112 (D15): D15103. DOI: 10.1029/2007JD008510

Fernandez-Carrillo A., Patočka Z., Dobrovolný L., Franco-Nieto A., Revilla-Romero B. 2020. Monitoring bark beetle forest damage in Central Europe. A remote sensing approach validated with field data. Remote Sensing, 12 (21): 1–19. DOI: 10.3390/rs12213634

Ferreira A., do Rosário Cameira M., Rolim J. 2024. Methodology for obtaining Et_o data for climate change studies: quality analysis and calibration of the Hargreaves-Samani equation. Climate, 12: 205. DOI: 10.3390/cli12120205

Fuchs Z., Vacek Z., Vacek S., Cukor J., Šimůnek V., Štefančík I., Brabec P., Králíček I. 2024. European beech (*Fagus sylvatica* L.): A promising candidate for future forest ecosystems in Central Europe amid climate change. Central European Forestry Journal, 70 (2): 62–76. DOI: 10.2478/forj-2023-0020

Goisser M., Geppert U., Rötzer T., Paya A., Huber A., Kerner R., Bauerle T., Pretzsch H., Pritsch K., Häberle K.H., Matyssek R., Grams T.E.E. 2016. Does belowground interaction with *Fagus sylvatica* increase drought susceptibility of photosynthesis and stem growth in *Picea abies*? Forest Ecology and Management, 375: 268–278. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.05.032

Griess V.C., Knoke T. 2013. Bioeconomic modeling of mixed Norway spruce-European beech stands: Economic consequences of considering ecological effects. European Journal of Forest Research, 132 (3): 511–522. DOI: 10.1007/s10342-013-0692-3

Grossiord C., Granier A., Gessler A., Pollastrini M., Bonal D. 2013. The influence of tree species mixture on ecosystem-level carbon accumulation and water use in a mixed boreal plantation. Forest Ecology and Management, 298: 82–92. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.03.001

Hammond M.E., Pokorný R., Dobrovolný L. 2021. Gap regeneration and dynamics: The case study of mixed forests at Křtiny in the Czech Republic. Central European Forestry Journal, 67 (3): 135–147. DOI: 10.2478/forj-2021-0012

Hanewinkel M., Cullmann D.A., Schelhaas M.J., Nabuurs G-J., Zimmermann N.E. 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. Nature Climate Change, 3 (3): 203–207. DOI: 10.1038/nclimate1687

Hegyi F. 1974. A simulation model for managing jack-pine stands. In: Fries J. (ed.): Growth models for tree and stand simulation. Stockholm, Royal College of Forestry: 74–90.

Hlásny T., Marušák R., Novák J., Barka I. Čihák, T., Slodičák M. 2016. Adaptace hospodaření ve smrkových porostech České republiky na změnu klimatu s důrazem na produkci lesa. Certifikovaná metodika. Strnady, VÚLHM: 59 s. Lesnický průvodce 15/2016.

Hlásny T., Zimová S., Merganičová K., Štěpánek P., Modlinger R., Turčáni M. 2021. Devastating outbreak of bark beetles in the Czech Republic: Drivers, impacts, and management implications. Forest Ecology and Management, 490: 119075. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.119075

Kadavý J., Kneiflová J., Kneifl M., Uherková B. 2024. Using Marteloscope in selection forestry – Study case from 'Pokojná hora' (Czech Republic). Journal of Forest Science, 70: 447–457. DOI: 10.17221/29/2024-JFS

Kalliokoski T., Pennanen T., Nygren P., Sievänen R., Helmisaari H.S. 2010. Belowground interspecific competition in mixed boreal forests: Fine root and ectomycorrhiza characteristics along stand developmental stage and soil fertility gradients. Plant and Soil, 330: 73–89. DOI: 10.1007/s11104-009-0177-9

Kománek M., Knott R., Kadavý J., Kneifl M. 2024. Is the concentric plot design reliable for estimating structural parameters of forest stands? Forests, 15: 2246. DOI: 10.3390/f15122246

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 Vegetation Science, 21: 364–376. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x

Mäkinen H., Nöjd P., Isomäki A. 2002. Radial, height and volume increment variation in *Picea abies* (L.) Karst. stands with varying thinning intensities. Scandinavian Journal of Forest Research, 17 (4): 304–316. DOI: 10.1080/02827580260138062

Mašínová T., Bahnmann B.D., Větrovský T., Tomšovský M., Merunková K., Baldrian P. 2017. Drivers of yeast community composition in the litter and soil of a temperate forest. FEMS Microbiology Ecology, 93: 223. DOI: 10.1093/femsec/fiw223

Maxwell R.S., Larsson L.A. 2021. Measuring tree-ring widths using the CooRecorder software application. Dendrochronologia, 67: 125841. DOI: 10.1016/j.dendro.2021.125841

Mina M., Huber M.O., Forrester D.I., Thürig E., Rohner B. 2018. Multiple factors modulate tree growth complementarity in Central European mixed forests. Journal of Ecology, 106: 1106–1119. DOI: 10.1111/1365-2745.12846

Misson L., Vincke C., Devillez F. 2003. Frequency responses of radial growth series after different thinning intensities in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands. Forest Ecology and Management, 177: 51–63. DOI: 10.1016/S0378-1127(02)00324-9

Netherer S., Panassiti B., Pennerstorfer J., Matthews B. 2019. Acute drought is an important driver of bark beetle infestation in Austrian Norway spruce stands. Frontiers in Forests and Global Change, 2: 39. DOI: 10.3389/ffgc.2019.00039

Pardos M., del Río M., Pretzsch H., Jactel H., Bielak K., Bravo F., Brazaitis G., Defossez E., Engel M., Godvod K., Jacobs K., Jansone L., Jansons A., Morin X., Nothdurft A., Oreti L., Ponette Q., Pach M., Riofrío J., Ruíz-Peinado R., Tomao A., Uhl E., Calama R. 2021. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. Forest Ecology and Management, 481: 118687. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118687

Patacca M., Lindner M., Lucas-Borja M.E., Cordonnier T., Fidej G., Gardiner B., Hauf Y., Jasinevičius G., Labonne S., Linkevičius E., Mahnken M., Milanovic S., Nabuurs G-J., Nagel T.A., Nikinmaa L., Panyatov M., Berčák R., Seidl R., Ostrogović Sever M.Z., Socha J., Thom D., Vuletic D., Zudin S., Schelhaas M-J. 2023. Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950. Global Change Biology, 29: 1359–1376. DOI: 10.1111/gcb.16531

Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrology and Earth System Sciences, 11: 1633–1644. DOI: 10.5194/hess-11-1633-2007

Petráš R., Pajtík J. 1991. Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. Lesnícky časopis, 37 (1): 49–56.

Planton S., Déqué M., Chauvin F., Terray L. 2008. Expected impacts of climate change on extreme climate events. Comptes Rendus Geoscience, 340 (9–10): 564–574. DOI: 10.1016/j.crte.2008.07.009

Poleno Z., Vacek S. 2007. Pěstování lesů II.: Teoretická východiska pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce. ISBN 978-80-87154-09-0

Pretzsch H., Schütze C. 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 (6): 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 (2): 183–204. DOI: 10.1007/s10342-008-0215-9

Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H.P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A. 2013. Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. European Journal of Forest Research, 132 (2): 263–280. DOI: 10.1007/s10342-012-0673-y

Pretzsch H., del Río M., Ammer Ch., Avdagic A., Barbeito I., Bielak K., Brazaitis G., Coll L., Dirnberger G., Drössler L., Fabrika M., Forrester D.I., Godvod K., Heym M., Hurt V., Kurylyak V., Löf M., Lombardi F., Matovič B., Mohren F., Motta R., den Ouden J., Pach M., Ponette Q., Schütze G., Schweig J., Skrzyszewski J., Šrámek V., Sterba H., Stojanović D., Svoboda M., Vanhellemont M., Verheyen K., Wellhausen K., Zlatanov T., Bravo-Oviedo A. 2015. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. European Journal of Forest Research, 134: 927–947. DOI: 10.1007/s10342-015-0900-4

Pretzsch H., Schütze G., Biber P. 2018. Drought can favour the growth of small in relation to tall trees in mature stands of Norway

spruce and European beech. Forest Ecosystems, 5 (1): 1–19. DOI: 10.1186/s40663-018-0131-0

Pretzsch H., Steckel M., Heym M., Biber P., Ammer C., Ehbrecht M., Bielak K., Bravo F., Ordóñez C., Collet C., Vast F., Drössler L., Brazaitis G., Godvod K., Jansons A., de Dios García J., Löf M., Aldea J., Korboulewsky N., Reventlow D.O.J., Nothdurft A., Engel M., Pach M., Skrzyszewski J., Pardos M., Ponette Q., Sitko R., Fabrika M., Svoboda M., Černý J., Wolff B., Ruíz Peinado R., del Río M. 2020. Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) analysed along a productivity gradient through Europe. European Journal of Forest Research, 139 (2): 349–367. DOI: 10.1007/s10342-019-01233-y

Putalová T., Vacek Z., Vacek S., Štefančík I., Bulušek D., Král J. 2019. Tree-ring widths as an indicator of air pollution stress and climate conditions in different Norway spruce forest stands in the Krkonoše Mts. Central European Forestry Journal, 65 (1): 21–33. DOI: 10.2478/forj-2019-0004

Quitt E. 1971. Klimatické oblasti Československa. Praha, Academia: 73 s.

R Core Team 2024. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: https://www.R-project.org/

Remeš J., Bílek L., Novák J., Vacek Z., Vacek S., Putalová T., Koubek L. 2015. Diameter increment of beech in relation to social position of trees, climate characteristics and thinning intensity. Journal of Forest Science, 61 (10): 456–464. DOI: 10.17221/75/2015-JFS

Reyer C.P.O., Leuzinger S., Rammig A., Wolf A., Bartholomeus R.P., Bonfante A., de Lorenzi F., Dury M., Gloning P., Abou Jaoudé R., Klein T., Kuster T.M., Martins M., Niedrist G., Riccardi M., Wohlfahrt G., de Angelis P., de Dato G., François L., Menzel A., Pereira M. 2013. A plant's perspective of extremes: Terrestrial plant responses to changing climatic variability. Global Change Biology, 19 (1): 75–89. DOI: 10.1111/gcb.12023

Sedmáková D., Sedmák R., Bošeľa M., Ježík M., Blaženec M., Hlásny T., Marušák R. 2019. Growth-climate responses indicate shifts in the competitive ability of European beech and Norway spruce under recent climate warming in East-Central Europe. Dendrochronologia, 54: 37–48. DOI: 10.1016/j.dendro.2019.02.001

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 (6): 395–402. DOI: 10.1038/nclimate3303

Sharma R.P., Vacek Z., Vacek S. 2016. Individual tree crown width models for Norway spruce and European beech in Czech Republic. Forest Ecology and Management, 366: 208–220. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.01.040

Scharnweber T., Heussner K.U., Smiljanic M., Heinrich I., van der Maaten-Theunissen M., van der Maaten E., Struwe T., Buras A., Wilmking M. 2019. Removing the no-analogue bias in modern accelerated tree growth leads to stronger medieval drought. Scientific Reports, 9: 2509. DOI: 10.1038/s41598-019-39040-5

Schmid I., Kazda M. 2002. Root distribution of Norway spruce in monospecific and mixed stands on different soils. Forest Ecology and Management, 159 (1–2): 37–47. DOI: 10.1016/S0378-1127(01)00708-3

Schütz J.P., Götz M., Schmid W., Mandallaz D. 2006. Vulnerability of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forest stands to storms and consequences for silviculture. European Journal of Forest Research, 125 (3): 291–302. DOI: 10.1007/s10342-006-0111-0

Schweingruber F.H., Eckstein D., Serre-Bachet F., Bräker O.U. 1990. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. Dendrochronologia, 8 (1–2): 9–38.

Solomon S., Dahe Q., Manning M., Chen Z., Marquis M., Avery K., Tignor M., Miller H. 2007. Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment report of the IPCC. Cambridge, Cambridge University Press, vol. 1.

Souček J., Tesař V. 2008. Metodika přestavby smrkových monokultur na stanovištích přirozených smíšených lesů. Recenzovaná metodika. Strnady, VÚLHM: 37 s. Lesnický průvodce 4/2008. ISBN 978-80-7417-000-3

Steckel M., del Río M., Heym M., Aldea J., Bielak K., Brazaitis G., Černý J., Coll L., Collet C., Ehbrecht M., Jansons A., Nothdurft A., Pach M., Pardos M., Ponette Q., Reventlow D.O.J., Sitko R., Svoboda M., Vallet P., Wolff B., Pretzsch H. 2020. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – site water supply and fertility modify the mixing effect. Forest Ecology and Management, 461: 117908. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.117908

Stokes M.A. 1996. An introduction to tree-ring dating. Tucson, University of Arizona Press: 73 s.

Světlík J., Krejza J., Bednář P. 2021. A novel approach to evaluate the effect of neighboring trees and the orientation of tree social area on stem radial increment of Norway spruce trees. Forests, 12 (2): 1–17. DOI: 10.3390/f12020163

Šach F., Černohous V. 2015. Hydraulický lift buku pro smrk: potenciálně významný ekosystémový proces pro pěstování smrkových porostů v souvislosti s klimatickou změnou oteplování. [Hydraulic lift by beech to spruce: potentially important ecosystem process for spruce stand silviculture in connection with climatic change of warming]. Reports of Forestry Research – Zprávy lesnického výzkumu, 60 (1): 53–63.

Šimůnek V., Vacek Z., Vacek S. 2020. Solar cycles in salvage logging: National data from the Czech Republic confirm significant correlation. Forests, 11 (9): 973. DOI: 10.3390/f11090973

Šimůnek V., Vacek Z., Vacek S., Ripullone F., Hájek V., D'Andrea G. 2021. Tree rings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) indicate the relationship with solar cycles during climate change in central and southern Europe. Forests, 12 (3): 259. DOI: 10.3390/f12030259

Šimůnek V., Vacek Z., Vacek S., Švanda M., Hájek V., D'Andrea G. 2024. Norway spruce forest management in the Czech Republic is linked to the solar cycle under conditions of climate change – from tree rings to salvage harvesting. Journal of Space Weather and Space Climate, 14: 37. DOI: 10.1051/swsc/2024030

Štefančík I., Petráš R., Mecko J. 2021. Qualitative and value production of tree species in mixed spruce-fir-beech stands under the conditions of the Western Carpathians. Central European Forestry Journal 67: 155–165. DOI: 10.2478/forj-2021-0004

Tibco Software Inc. 2017. Statistica (data analysis software system), version 13. Tulsa, OK: Tibco Software Inc.

Vacek Z., Vacek S., Slanař J., Bílek L., Bulušek D., Štefančík I., Králíček I., Vančura K. 2019. Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. Central European Forestry Journal, 65: 129–144.

Vacek Z., Prokůpková A., Vacek S., Cukor J., Bílek L., Gallo J., Bulušek D. 2020. Silviculture as a tool to support stability and diversity of forests under climate change: study from Krkonoše Mountains. Central European Forestry Journal, 66 (2): 116–129. DOI: 10.2478/forj-2020-0009

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

Vacek Z., Vacek S., Cukor J. 2023. European forests under global climate change: Review of tree growth processes, crises and management strategies. Journal of Environmental Management, 332: 117353. DOI: 10.1016/j.jenvman.2023.117353

Valinger E., Fridman J. 2011. Factors affecting the probability of windthrow at stand level as a result of Gudrun winter storm in southern Sweden. Forest Ecology and Management, 262 (3): 398–403. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.04.004

Vejpustková M., Čihák T., Šrámek V. 2018. 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]. Reports of Forestry Research – Zprávy lesnického výzkumu, 63 (4): 272–280.

Viewegh J., Kusbach A., Mikeska M. 2003. Czech forest ecosystem classification. Journal of Forest Science, 49 (2): 74–82.

Weber P., Bugmann H., Pluess A.R., Walthert L., Rigling A. 2013. Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. Trees, 27: 171–181. DOI: 10.1007/s00468-012-0786-4

Zeller L., Pretzsch H. 2018. Effect of forest structure on stand productivity in Central European forests. Forest Ecology and Management, 327: 145–154. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.12.024

TREES COMPETITIVE INTERACTIONS IN EUROPEAN BEECH AND NORWAY SPRUCE STANDS AND THEIR EFFECT ON PRODUCTIVITY ACROSS DIFFERENT TYPES AND DEGREES OF MIXTURE

SUMMARY

This study assesses the competitive interactions and growth performance of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] H. Karst.) under various stand compositions and structures in the temperate forest region of Central Europe. The research was conducted at the Masaryk Forest Training Enterprise (FTE Křtiny), situated in South Moravia, Czech Republic. Five representative stand types were selected for comparison: two monocultures (A1_EB – European beech, A2_NS – Norway spruce), two even-aged mixtures (B1_EB with focus on European beech, and B2_NS focused on Norway spruce), and one structurally diverse uneven-aged spruce-dominated stand (C_NS).

The geographical and ecological context of the study is important (see Table 1 and Figure 1). The research area is located in the Drahanská vrchovina highlands at elevations between 397 and 553 m a.s.l. Cambisol soils derived from varied bedrock are present in the studied area, and it is located under a humid continental climate. Although these conditions are typical for spruce-beech ecosystems in Central Europe, the area also represents a zone where spruce is becoming increasingly vulnerable due to warming trends and an increased occurrence of extreme weather events (e.g., drought, storms).

The primary objective was to investigate how stand composition and structure affect growth dynamics, particularly in the context of increasing climate-related stress. Tree growth was assessed using five-year basal area increment (BAI) data from 1991 to 2020 and supported by tree-ring analysis, while competition intensity was evaluated using Hegyi's competition index (see Figure 2 for the diameter distribution of analyzed tree species in stands with different structural complexity).

Although the competition index did not reveal statistically significant differences across the studied variants, production parameters differed substantially (Fig. 3). The structurally diverse spruce stand (C_NS) demonstrated markedly higher productivity compared to the pure and even-aged mixture with Norway spruce (A2_NS and B2_NS). Over the past 30 years, C_NS showed a consistent trend of higher BAI values (Figure 5), with statistically significant differences ($p < 0.05$) in the majority of five-year intervals. It suggests that increased structural heterogeneity and reduced intraspecific competition can enhance spruce growth and contribute to greater resilience in the face of climate stress.

The beech-dominated variants (A1_EB and B1_EB) showed less variation in BAI over time, with no statistically significant differences observed between them (Fig. 5). This may be due to the more balanced growth response of beech and its adaptability to competitive environments. Nevertheless, mixed stands demonstrated structural and resource-use advantages.

The findings support the hypothesis that structural diversity, particularly the inclusion of multiple vertical layers and species mixtures, can foster higher productivity and potentially buffer forests against climatic extremes. This is mainly relevant for Norway spruce, a tree species known to be vulnerable at the lower limits of its ecological optimum. Structural release interventions, mimicking selection forest management, appear to positively influence spruce growth by promoting vertical and horizontal diversity while decreasing direct competition.

Tree-ring analysis played a key role in quantifying and associating annual radial increments with stand structure and composition (see Table 2 and 3; Fig. 4). The structurally diverse stand C_NS consistently produced wider tree rings over time (Fig. 4), reinforcing the view that structural heterogeneity contributes to a more favourable microclimate and improved soil-root interactions.

Despite the promising results, the authors acknowledge the limitations of the study. All stands were located within a single region, and the inclusion of only beech and spruce limits the generalizability to other forest types and site conditions. Additionally, selection forest management is not commonly applied across broader forest management units, which may constrain its practical implementation. The inclusion of other shade-tolerant and ecologically compatible species, such as silver fir (*Abies alba* Mill.), is suggested for future research to enhance the understanding of species interactions and adaptive strategies under changing climates.

In conclusion, the presented research highlights the productive and ecological benefits of mixed and structurally heterogeneous stands, especially in the context of spruce management under current Central European conditions. Promoting mixed stands with strategic spatial arrangements, particularly involving beech and spruce, may offer a resilient pathway for sustaining forest productivity, mitigating climate risks, and supporting long-term forest management goals.

Zasláno/Received: 03. 08. 2025

Přijato do tisku/Accepted: 27. 08. 2025