

KAMIL BIELAK, MAŁGORZATA DUDZIŃSKA, HANS PRETZSCH

Przyrost miąższości drzewostanów mieszanych i litych: wyniki z wybranych stałych powierzchni badawczych w Europie Środkowej

Volume growth of mixed-species *versus* pure stands: results from selected long-term experimental plots in Central Europe

ABSTRACT

Bielak K., Dudzińska M., Pretzsch H. 2015. Przyrost miąższości drzewostanów mieszanych i litych: wyniki z wybranych stałych powierzchni badawczych w Europie Środkowej. Sylwan 159 (1): 22-35.

This paper addresses the question of whether or not and to which extent two common tree species mixtures (Norway spruce – European beech; sessile and pedunculate oak – European beech) vary in volume growth from their monocultures. To this end, the results from selected long-term experimental plots located in Germany, Poland and Switzerland, with many of them under survey since the 1890's, were employed. We found that on average both type of mixtures exceeded volume growth in pure stands by almost 30%. The analysis at the species level showed that only a Norway spruce response to mixture was neutral on average, while other tree species were benefitted by mixture. An empirical derived model for mixed stand of oak and European beech disclosed that the interaction can range from facilitation and overyielding on poor sites, through the neutral response under mesotrophic conditions, up to underyielding on fertile sites triggered by competition.

KEY WORDS

European beech, Norway spruce, sessile and pedunculate oak, mixed stand, pure stand, facilitation, competition, overyielding, underyielding, close-to-nature silviculture

ADDRESSES

Kamil Bielak ⁽¹⁾ – e-mail: Kamil_Bielak@sggw.pl
 Małgorzata Dudzińska ⁽²⁾ – e-mail: M.Dudzinska@ibles.waw.pl
 Hans Pretzsch ⁽³⁾ – e-mail: H.Pretzsch@lrz.tum.de

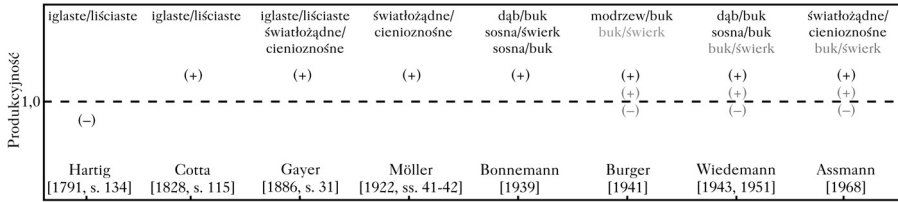
⁽¹⁾ Katedra Hodowli Lasu, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

⁽²⁾ Zakład Zarządzania Zasobami Leśnymi, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

⁽³⁾ Katedra Nauki o Wzroście i Produkcyjności Lasu, Uniwersytet Techniczny w Monachium; Hans-Carl-von Carlowitz-Platz 2, D-85 354. Freising, Germany

Wstęp

Produkcja surowca drzewnego stanowi – obok roli ekologicznej i społeczno-kulturowej – równorzędną funkcję lasu oraz buduje filar ekonomiczny zrównoważonego leśnictwa ekosystemowego. Odwieczne pytanie, jak kształtuje się produktywność (w tym przyrost miąższości) w drzewostanach mieszanych na tle drzewostanów jednogatunkowych, pozostaje wciąż otwarte, mimo że burzliwa dyskusja na ten temat trwa już ponad 200 lat (ryc. 1) [Pretzsch 2005; Piotta 2008]. Wydajność drzewostanów mieszanych zależy od wielu czynników, a sam efekt zmieszania może być dynamiczny, zmieniający się w czasie i przestrzeni [Pretzsch 2009; Mason, Connolly 2013; Forrester 2014]. Znalazienie ogólnych prawidłowości w kształtowaniu się przyrostu miąższości



Ryc. 1.

Produkcyjność różnych kategorii drzewostanów mieszanych w stosunku do drzewostanów jednogatunkowych
Productivity of mixed-species versus pure stands

(+/-) oznacza sytuację, gdy pierwszy gatunek zyskuje na zmieszaniu, natomiast drugi traci
(+/-) indicates that first tree species benefits, while other one loses from its growth in mixture

w drzewostanach mieszanych jest niezwykle trudne, a według Assmanna [1968] „prawie nie do przewyższenia”. Problemy te wynikają z niedostatku wieloletnich i systematycznych badań [Bartelink, Olsthoorn 1999; Pretzsch 2009]. Z kolei istniejąca sieć długoletnich powierzchni eksperymentalnych, w których bezpośrednio sąsiadują ze sobą drzewostany mieszane i jednogatunkowe, porównywalne pod względem warunków siedliskowych oraz dotychczasowego sposobu pielęgnowania, jest stosunkowo uboga [Condés i in. 2013].

Z punktu widzenia hodowli i produkcyjności lasu poznanie wartości i zmienności przyrostu miąższości i sumarycznej produkcji w drzewostanach mieszanych o najczęściej spotykanych składach gatunkowych oraz najbardziej pożądanym z punktu widzenia ekonomicznej atrakcyjności jest bardzo pożądanym. Wyniki te powinny być wykorzystywane przy wyborze gatunku drzewa i formy zmieszania, a więc w ustaleniu składu gatunkowego drzewostanu [Jaworski 2005]. Ponadto mogą one istotnie wpłynąć na decyzję, czy w Europie będą promowane drzewostany mieszane [Bartelink, Olsthoorn 1999].

Celem niniejszej pracy jest przedstawienie, jak kształtuje się bieżący roczny przyrost miąższości w pospolicie występujących w Europie drzewostanach świerkowo-bukowych oraz dębowo-bukowych na tle drzewostanów jednogatunkowych. Ponadto, na podstawie długoletnich danych o bieżącym przyroście miąższości drzewostanów dębowo-bukowych, dębowych i bukowych, przeanalizowano, jak warunki siedliskowe i udział poszczególnych gatunków mogą modyfikować efekt zmieszania w postaci zwiększonego lub zmniejszonego przyrostu wzdłuż gradientu żyznościowego.

Materiał i metody

OBIEKT BADAŃ. Obiekt badawczy stanowią drzewostany mieszane świerkowo-bukowe (św/bk) oraz dębowo-bukowe (db/bk). Głównym powodem, dla którego wybrano pierwszą kategorię drzewostanów, jest ich niekwestionowana rola z punktu widzenia produkcyjności lasu w Europie Środkowej [Bartelink, Olsthoorn 1999; Pretzsch 2005]. Drzewostany db/bk odgrywały większą rolę w przeszłości. Ich udział na przestrzeni ostatnich wieków zmalał z powodu prowadzonych na szeroką skalę wylesień na potrzeby rolnictwa lub zostały zastąpione monokulturami świerkowymi oraz sosnowymi [Kenk 1992]. Rola drzewostanów mieszanych db/bk może w przyszłości znacznie wzrosnąć, głównie ze względu na prognozowane zmiany klimatu (w kierunku bardziej suchego i cieplego), co może doprowadzić do regresji dotychczas ważnych gospodarczo gatunków drzew, ze świerkiem na czele [Pretzsch, Ďurský 2002; Spellmann i in. 2011; Bruchwald, Dymeterko 2012; Korzybski i in. 2013].

W przypadku drzewostanów św/bk oraz db/bk najbardziej rozbudowana sieć stałych powierzchni obserwacyjnych istnieje na terenie Europy Środkowej. Najstarsze z nich zostały

założone pod koniec XIX wieku w ramach działalności Stowarzyszenia Niemieckich Instytutów Badawczych Leśnictwa oraz jego późniejszego sukcesora: Międzynarodowej Unii Leśnych Organizacji Badawczych (IUFRO). Dzięki współpracy różnych ośrodków naukowych z Niemiec, Polski oraz Szwajcarii długoletnie wyniki pomiarów zgromadzono w unikalnej bazie danych. W przypadku drzewostanów św/bk zgromadzono dane z 23 powierzchni eksperymentalnych, z których każda zawierała przynajmniej jeden drzewostan mieszany oraz dla porównania monokultury świerkowe i bukowe, tworząc tzw. triplety. Drzewostany db/bk były reprezentowane przez 37 analogicznych stałych powierzchni obserwacyjnych. W celu uniknięcia pułapek taksonomicznych i problemów związanych z jednoznacznością identyfikacją dębów do gatunku (bezszypułkowy, szypułkowy lub mieszańce obydwu) [Boratyński i in. 2006] w pracy utworzono jedną grupę o nazwie dąb. Wszystkie powierzchnie odznaczały się zagęszczeniem zbliżonym do maksymalnego i w przeszłości były poddawane co najwyżej słabym zabiegom trzebieżowym. Pozwoliło to oddzielić efekt zmieszania od wpływu zabiegów hodowlanych na przyrost miąższości drzewostanów. Podstawowe informacje dotyczące analizowanych drzewostanów przedstawiono w tabeli. Dokładniejszy ich opis znajduje się w opracowaniach Pretzscha i in. [2010, 2013a].

IŁOŚCIOWE UJĘCIE EFEKTU ZMIESZANIA. W pierwszym etapie dla każdego drzewostanu i 5-10(15)-letnich cykli pomiarowych obliczono bieżący roczny przyrost miąższości ($m^3/ha/rok$). W drugim etapie otrzymane wyniki porównywano w ramach poszczególnych tripletów i okresów przyrostowych, tj. bezpośrednio sąsiadujących ze sobą drzewostanów mieszanych i jednogatunkowych w tym samym wieku. Przyjęto, że Zv_1 i Zv_2 oznaczać będą bieżący roczny przyrost miąższości, odpowiednio gatunku 1 i 2 w drzewostanie jednogatunkowym, natomiast $Zv_{1,(2)}$ oraz $Zv_{(1),2}$ tych samych gatunków w drzewostanie mieszanym. Całkowity bieżący roczny przyrost miąższości drzewostanu mieszanego wynosi: $Zv_{1,2} = Zv_{1,(2)} + Zv_{(1),2}$.

W pierwszym kroku dla każdego tripletu i okresu pomiarowego obliczono bieżący roczny przyrost miąższości w wartościach względnych ($RZv_{1,2}$) według następującego wzoru:

$$RZv_{1,2} = Zv_{1,2} / \hat{Zv}_{1,2} \quad [1]$$

Tabela.

Zakres wybranych warunków fizjograficznych oraz parametrów taksacyjnych analizowanych drzewostanów w ostatnim terminie pomiarowym

Range of the physiographical conditions and selected stand parameters as for the last survey

Cecha	św; św/bk; bk		db; db/bk; bk	
	min.	maks.	min.	maks.
Szerokość geograficzna (N)	46°51'	51°41'	46°52'	54°15'
Długość geograficzna (E)	07°01'	16°45'	06°36'	14°43'
Wysokość [m n.p.m.]	150	800	30	585
Średnia roczna temperatura [°C]	5,5	8,5	6,0	9,3
Roczna suma opadów [mm]	700	1 270	550	1 120
Pierwszy i ostatni pomiar [lata]	1895	2009	1890	2010
Liczba pomiarów [n]	1	16	1	16
Wiek drzewostanów [lata]	33	150	28	238
Udział gatunków na podstawie suchej masy	0,05	0,95	0,01	0,99
Bonitacja św i db [m]*	19,7	52,1	16,9	35,2
Bonitacja bk 100 lat [m]*	18,8	45,1	15,7	46,7

*przeciętna wysokość w wieku 100 lat w drzewostanach jednogatunkowych

*mean height at the age of 100 years in pure stands

gdzie:

$\hat{Zv}_{1,2}$ – bieżący roczny przyrost miąższości drzewostanu mieszanego,

$Zv_{1,2}$ – spodziewany bieżący roczny przyrost miąższości drzewostanu mieszanego przy założeniu, że efekt zmieszania $\hat{Zv}_{1,2}$ jest zerowy.

Wartość $\hat{Zv}_{1,2}$ jest składową bieżących rocznych przyrostów miąższości dwóch gatunków w drzewostanach litych Zv_1 i Zv_2 zredukowanych odpowiednio ich udziałem m_1 i m_2 .

$$\hat{Zv}_{1,2} = m_1 \cdot Zv_1 + m_2 \cdot Zv_2 \quad [2]$$

Udział gatunków m_1 i m_2 w poszczególnych terminach pomiarowych obliczono na podstawie suchej masy części nadziemnej według poniższych wzorów:

$$m_1 = W_1 / (W_1 + W_2) \quad [3]$$

$$m_2 = W_2 / (W_1 + W_2) \quad [4]$$

gdzie:

W_1, W_2 – biomasa części nadziemnej, odpowiednio gatunku 1 i 2, w drzewostanie mieszanym [Pretzsch 2009].

W przypadku gdy $RZv_{1,2}=1$, efekt zmieszania jest zerowy, czyli wzajemne zmieszanie dwóch gatunków nie wywołuje zmian w przyroście miąższości na poziomie całego drzewostanu. Wartości $RZv_{1,2}>1$ i $RZv_{1,2}<1$ oznaczają odpowiednio, że przyrost miąższości wynikający z wymieszania obydwu gatunków w drzewostanie mieszanym jest większy lub mniejszy w stosunku do sąsiadujących monokultur.

W kolejnym kroku obliczono względny bieżący roczny przyrost miąższości ($RZv_{1,(2)}$ i $RZv_{(1),2}$) na poziomie poszczególnych gatunków:

$$RZv_{1,(2)} = Zv_{1,(2)} / m_1 / Zv_1 \quad [5]$$

$$RZv_{(1),2} = Zv_{(1),2} / m_2 / Zv_2 \quad [6]$$

Warto zauważyć, że wartości:

$$Zv'_{1,(2)} = Zv_{1,(2)} / m_1 \quad [7]$$

oraz

$$Zv'_{(1),2} = Zv_{(1),2} / m_2 \quad [8]$$

są bieżącymi rocznymi przyrostami miąższości poszczególnych gatunków drzew w drzewostanie mieszanym w przeliczeniu na 1 ha.

W ostatnim kroku obliczono zależności:

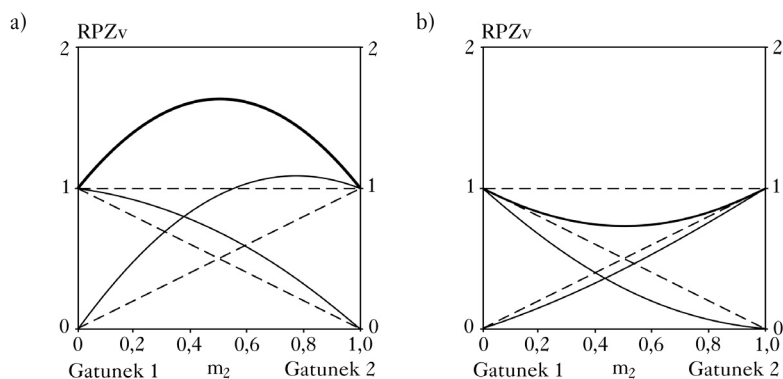
$$RPZv_{1,(2)} = Zv_{1,(2)} / Zv_1 \quad [9]$$

oraz

$$RPZv_{(1),2} = Zv_{(1),2} / Zv_2 \quad [10]$$

które wykorzystano do zilustrowania efektu zmieszania na poziomie poszczególnych gatunków i całego drzewostanu ($RPZv_{1,2}=RPZv_{1,(2)}+RPZv_{(1),2}$) w postaci diagramów krzyżowych.

GRAFICZNA PREZENTACJA EFEKTU ZMIESZANIA. Wyniki powyższych obliczeń przedstawiono w formie graficznej za pomocą tzw. diagramów krzyżowych (ang. cross diagrams) [Kelty 1992]. W tego typu diagramach przyrost miąższości gatunku 1 i 2 w drzewostanach jednogatunkowych jest standaryzowany do jedności i prezentowany odpowiednio na lewej i prawej osi rzędnych (ryc. 2). Na osi odciętych prezentowany jest udział poszczególnych gatunków, który wyczerpuje wszystkie mo-



Ryc. 2.

Diagramy krzyżowe do identyfikacji efektu mieszania w dwugatunkowych drzewostanach mieszanych: pozytywny efekt mieszania w postaci zwiększonego przyrostu miąższości (a) oraz negatywny w postaci zmniejszonego przyrostu (b) w stosunku do odpowiednich drzewostanów jednogatunkowych

Cross diagrams for displaying of mixing effects on volume growth in two-species mixtures with overyielding (a) and underyielding (b)

żliwe kombinacje: od litego drzewostanu gatunku 1, przez drzewostan mieszany o wyrównanym udziale, aż po monokulturę gatunku 2. Linie przerywane łączące punkty (0,1) z (1,0) i (1,1) z (0,0) przedstawiają wartości, w których efekt mieszania wyrażony względnym przyrostem miąższości jest zerowy na poziomie analizowanych gatunków. Natomiast przerywana linia łącząca punkty (0,1) z (1,1) wskazuje na zerowy efekt mieszania na poziomie całego drzewostanu. Jeżeli przyrost miąższości poszczególnych gatunków i całego drzewostanu jest większy lub mniejszy w drzewostanie mieszanym w stosunku do monokultur, wówczas odpowiednie wartości pojawiają się powyżej lub poniżej przerywanych linii.

Wykorzystując następujące funkcje nieliniowe o postaci:

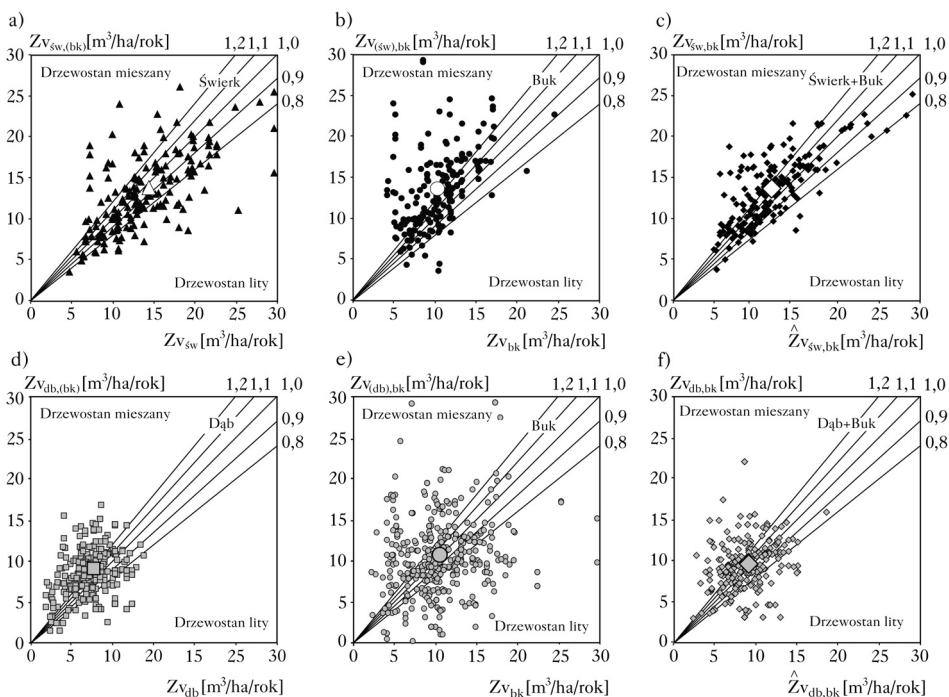
$$RPZv_{1,(2)} = m_1 \times (1 + a_1 \times m_2) \quad [11]$$

$$RPZv_{(1),2} = m_2 \times (1 + a_2 \times m_1) \quad [12]$$

i algorytm dopasowania Levenberga-Marquardta, zbudowano proste modele opisujące kierunek oraz rozmiar reakcji jednego gatunku na obecność drugiego. Parametry funkcji a_1 i a_2 opisują charakter interakcji (pozytywna: $a > 0$ (ryc. 2a), negatywna: $a < 0$, (ryc. 2b) lub neutralna: $a = 0$) oraz jej moc (im większe wartości, tym silniejsze wzajemne oddziaływanie, odzwierciedlone stopniem wklęsłości lub wypukłości funkcji). Wykresy funkcji [11] i [12] zaprezentowano także na diagramach krzyżowych.

Wyniki

Analizowane drzewostany św/bk i db/bk w ujęciu średnim ze wszystkich okresów pomiarowych odznaczają się odpowiednio o 8 i 4% większym bieżącym przyrostem miąższości w porównaniu z litymi (wartości średnie powyżej linii identyfikującej zerowy efekt mieszania=1,0). W wartościach absolutnych odpowiada to +0,51 oraz +0,32 m³/ha/rok (ryc. 3). Maksymalne różnice w przyroście w poszczególnych okresach pomiarowych na korzyść drzewostanów św/bk i db/bk wynosiły odpowiednio +11,06 i +13,46 m³/ha/rok, natomiast in minus 7,23 oraz 9,94 m³/ha/rok (ryc. 3c, f).



Ryc. 3.

Bieżący roczny przyrost miąższości w drzewostanach mieszanych oraz litych

Periodic annual volume increment in mixed stands vs pure stands

a, b, d, e - poziom gatunkowy; c, f - poziom całego drzewostanu

a, b, d, e - tree species level; c, f - whole stand level

Na poziomie poszczególnych gatunków wyłącznie świerk odznaczał się średnio nieco niższym przyrostem ($-0,94 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{rok}$, -2%) w drzewostanach mieszanych w stosunku do jednogatunkowych (ryc. 3a). W przypadku dębu przyrost był wyższy o $+0,83 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{rok}$ (11%), natomiast buka aż o $+2,65 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{rok}$ (ponad 20%) w zmieszaniu ze świerkiem i tylko o $+0,10 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{rok}$ (1%) z dębem (ryc. 3b, e).

Przyrost miąższości w wartościach względnych w ramach analizowany tripletów i okresów przyrostowych rozbito na poziom poszczególnych gatunków (ryc. 4a, b i 4d, e) oraz całego drzewostanu mieszanego (ryc. 4c, f). Funkcje [11] i [12], w zależności od składu gatunkowego, przyjmują następującą postać:

$$RPZv_{\hat{v}_{sw,(bk)}} = m_{\hat{v}_{sw}} \cdot (1 - 0,013 (\pm 0,007) \cdot m_{bk})$$

$$n = 236, R^2 = 0,12, p < 0,05 \text{ (świerk);}$$
[13]

$$RPZv_{(\hat{v}_{sw}),bk} = m_{bk} \cdot (1 + 1,115 (\pm 0,116) \cdot m_{\hat{v}_{sw}})$$

$$n = 221, R^2 = 0,33, p < 0,001 \text{ (buk);}$$
[14]

$$RPZv_{\hat{v}_{db,(bk)}} = m_{\hat{v}_{db}} \cdot (1 + 0,827 (\pm 0,124) \cdot m_{bk})$$

$$n = 297, R^2 = 0,38, p < 0,001 \text{ (dąb);}$$
[15]

$$RPZv_{(\hat{v}_{db}),bk} = m_{bk} \cdot (1 + 0,363 (\pm 0,077) \times m_{\hat{v}_{db}})$$

$$n = 464, R^2 = 0,33, p < 0,001 \text{ (buk);}$$
[16]

gdzie:

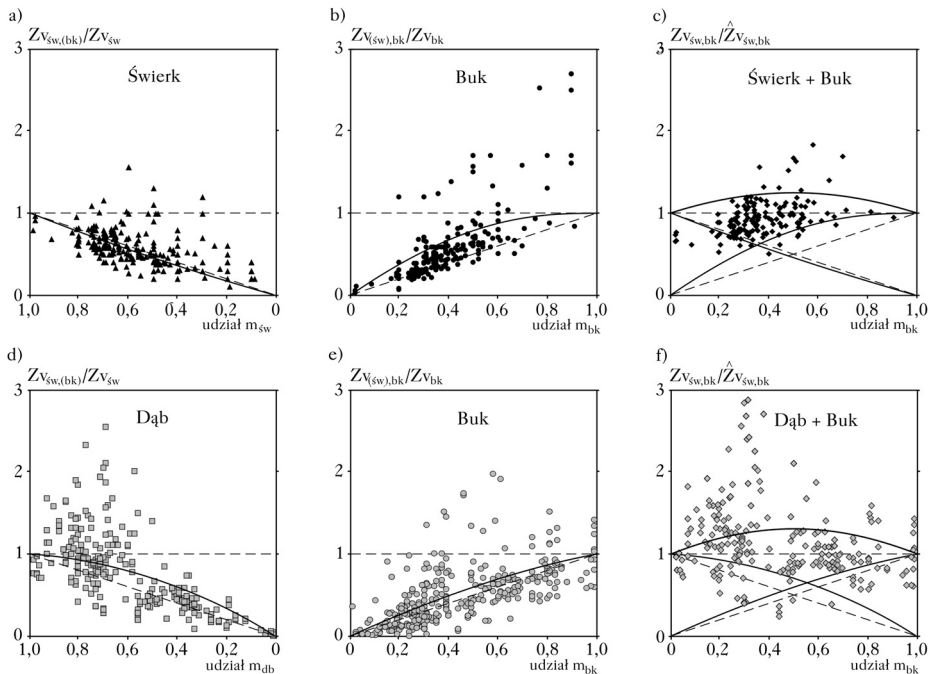
- n – liczba analizowanych spostrzeżeń ($RPZv_{1,(2)}$ lub $RPZv_{(1),2}$),
- R^2 – współczynnik determinacji,
- p – prawdopodobieństwo testowe.

Efekt zmieszania na poziomie całego drzewostanu, przy założeniu, że udział poszczególnych gatunków będzie wyrównany (5Św5Bk i 5Db5Bk), wynosi odpowiednio 27 i 30% na korzyść drzewostanów mieszanych. Analizy na poziomie gatunkowym pokazują, że wyłącznie świerk (ryc. 4c) traci nieznacznie na przyroście ($a_1 = -0,013$), rosnąc w zmieszaniu z bukiem (równanie [13]). Pozostałe gatunki reagują pozytywnie na obecność innego gatunku ($a > 0$). Warto zaznaczyć, że w przypadku buka efekt zmieszania jest silniejszy w zmieszaniu ze świerkiem niż z dębem.

W celu przeanalizowania, jak warunki siedliskowe oraz udział poszczególnych gatunków mogą modyfikować efekt zmieszania w drzewostanach db/bk, rozbudowano funkcje [11] i [12] o interakcję między udziałem danego gatunku i przeciętną wysokością w wieku 100 lat ($hq100$). Zmienną objaśniającą $hq100$ (dalej zwaną bonitacją) przyjęto jako substytut potencjalnych zdolności produkcyjnych siedliska, w tym żyzności. Funkcje przyjmują następującą postać:

$$RPZv_{db,(bk)} = m_{db} \cdot (1 + 4,685 (\pm 0,583) \cdot m_{bk} - 0,145 (\pm 0,021) \cdot m_{bk} \cdot hq100_{db}) \quad [17]$$

$n = 296, R^2 = 0,46, p < 0,001$ (dąb)



Ryc. 4.

Względny bieżący przyrost miąższości w drzewostanach świerkowo-bukowych (a-c) i dębowo-bukowych (d-f)
Relative volume increment for spruce-beech (a-c) and oak-beech stands

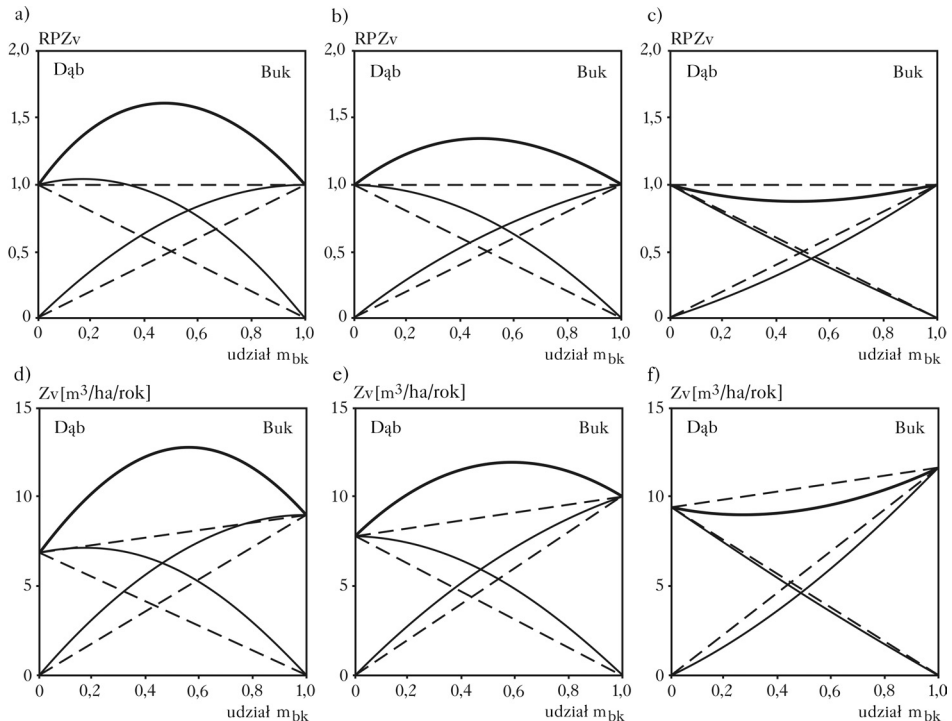
Punkty odzwierciedlają stosunek bieżącego rocznego przyrostu miąższości w drzewostanie mieszanym w stosunku do litego w ramach danego tripletu i okresu pomiarowego; krzywe przedstawiają średnią reakcję poszczególnych gatunków i ich wypadkową na poziomie całego drzewostanu – wykreślono na podstawie równań [13-16]

Points represent the observed relative volume productivity of mixed versus pure stands; the curves represent the average mixing reactions of each tree species and total stand according to equations [13-16]

$$RPZv_{(db),bk} = m_{bk} \cdot (1 + 4,033 (\pm 0,468) \cdot m_{db} - 0,122 (\pm 0,016) \cdot m_{db} \cdot hq100_{bk})$$

$$n = 428, R^2 = 0,37, p < 0,001 \text{ (buk)} \quad [18]$$

W przypadku obu gatunków żyzność siedliska wpływa istotnie i w sposób negatywny na efekt zmieszania wyrażony względnym przyrostem miąższości, co oznacza, że im lepsze warunki siedliskowe (bonitacja), tym efekt zmieszania jest słabszy (ryc. 5). Na siedlisku oligotroficznym dochodzi do kooperacji (względnie redukcji konkurencji) i obopólnej korzyści dwóch gatunków. Pozytywny efekt zmieszania przejawia się w zwiększonym przyroście miąższości na korzyść drzewostanów mieszanych o 66% (+4,8 m³/ha/rok), z czego 41% przypada na dąb i 25% na buk (ryc. 5a, d). Na żyzniejszym siedlisku efekt zmieszania jest blisko o połowę mniejszy, choć wciąż przyrost miąższości w drzewostanie mieszanym jest o 35% (+3,0 m³/ha/rok) większy w porównaniu z litymi drzewostanami dębowymi i bukowymi (dąb wniósł 23, a buk 12%) (ryc. 5b, e). Tylko w przypadku siedliska eutroficznego dochodzi do konkurencji i wzajemnego ograniczania się we wzroście. W efekcie przyrost miąższości drzewostanów mieszanych jest mniejszy o 11% (-1,3 m³/ha/rok) w odniesieniu do drzewostanów jednogatunkowych. Na poziomie gatunkowym odpowiada to stracie wysokości 2% u dębu i 9% w przypadku buka (ryc. 5c, f). Wartości graniczne bonitacji, przy których efekt zmieszania jest zerowy, tj. równomierne zmieszanie



Ryc. 5.

Efekt zmieszania w postaci zwiększonego lub zmniejszonego przyrostu miąższości (a-c – wartości względne, d-f – wartości bezwzględne) wzdłuż gradientu żyznościowego

Mixing reaction of oak and beech in terms of relative (a-c) and absolute (d-f) volume increment along site condition gradient

Bonitacja dębu: 21 m (a, d), 26 m (b, e), 33 m (c, f); bonitacja buka: 25 m (a, d), 29 m (b, e), 36 m (c, f); krzywe wykreślono na podstawie równań [17] i [18]

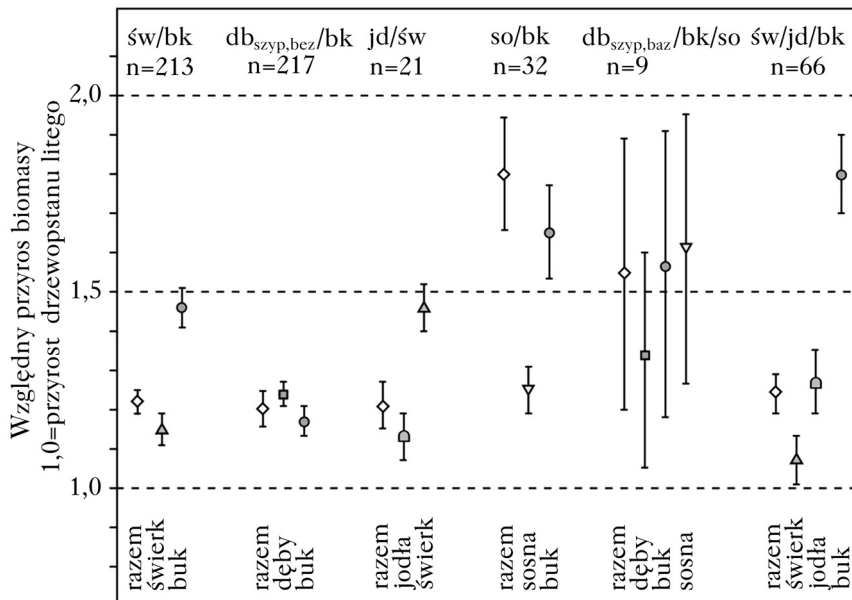
Oak site index: 21 m (a, d), 26 m (b, e), 33 m (c, f); beech site index: 25 m (a, d), 29 m (b, e), 36 m (c, f); curves are plotted according to equations [17] and [18]

dwóch gatunków nie wywołuje zmian w przyroście, w przypadku dębu wynosi 32,5 m, natomiast buka 33,0 m.

Dyskusja

Opinia, iż drzewostany wielogatunkowe mają więcej zalet niż jednogatunkowe, jest szeroko rozpowszechniona i akceptowana [Kenk 1992]. Nie ulega wątpliwości, że im większe zróżnicowanie składu gatunkowego, tym większe rozproszenie ryzyka hodowlanego [Thomasius 1988; Schütz 2002; Brzeziecki i in. 2013] oraz niższe straty ekologiczne i ekonomiczne (przy zmieszaniu gatunków bardziej odpornych z mniej opornymi) związane z wystąpieniem szkodliwych czynników biotycznych i abiotycznych [Bruchwald, Dmyterko 2011, 2012; Griess i in. 2012]. Ponadto drzewostany mieszane odznaczają się większym bogactwem potencjalnych nisz ekologicznych [Scherer-Lorenzen i in. 2005].

Niniejsza praca, na przykładzie drzewostanów św/bk i db/bk, wykazuje większy przyrost miąższości drzewostanów mieszanych w określonych warunkach siedliskowych. Taki trend zauważono także w innych kategoriach drzewostanów mieszanych, co potwierdzają wyniki pilotażowych badań z tego zakresu (ryc. 6). Wyniki uzyskane w ramach niniejszej pracy potwierdzają też rezultaty najnowszych badań o charakterze eksperymentalnym [Amorosos, Turnbull 2006; Condés i in. 2013; Gampfeldt i in. 2013; Mason, Connolly 2013] oraz przeglądowo-eksperymentalnym [Piotto 2008; Morin i in. 2011; Zhang i in. 2012]. Ostatnie badania oparte o wielkoobszarową inwentaryzację stanu lasu w strefie lasów borealnych i umiarkowa-



Ryc. 6.

Efekt zmieszania na poziomie całego drzewostanu (razem) i poszczególnych gatunków w pospolicie występujących w Europie drzewostanach mieszanych

Mixing effects at the stand (razem) and species level for common mixed-species stands in Central Europe
Wartości średnie (\pm błąd standardowy) wskazują na większy przyrost biomasy w drzewostanach mieszanych w stosunku do odpowiednich monokultur (linia identyfikująca zerowy efekt zmieszania=1,0)

Mean values (\pm standard error) indicate that the biomass growth in mixture mostly significantly exceeds the biomass growth of the pure stands (1.0-reference line)

nych wskazują silną zależność między różnorodnością gatunkową a produkcją biomasy. W przypadku drzewostanów w średnim wieku (60-70 lat) i pięciu gatunków produkcja biomasy była o około połowę większa niż w przypadku jednego gatunku [Gampfeldt i in. 2013]. Nie należy jednak zapominać, że zarówno w cytowanych powyżej pracach, jak i wynikach uzyskanych w ramach niniejszej pracy znajdowały się i takie drzewostany mieszane, które odznaczały się niższym przyrostem miąższości (a tym samym i niższą produktywnością) niż jednogatunkowe (np. monokultury świerkowe). Lüpke i Spellmann [1997] badali produktywność drzewostanów bk/św (wiek 68-140 lat) na terenie lasów Dolnej Saksonii. W przypadku większości powierzchni próbnych miąższość drzewostanów mieszanych była przeciętnie o 10-20% niższa w porównaniu z monokulturami świerkowymi. Wyłącznie kilka drzewostanów (w wieku około 140 lat), gdzie szczególnie duży zapas uzyskał buk, przewyższało nieznacznie pod względem tej cechy lite drzewostany świerkowe. W Polsce produktywnością drzewostanów mieszanych db/bk zajmował się Miś [1970], który doszedł do wniosku, że na siedlisku LMśw i Lśw produkcja drzewostanów mieszanych, wyrażona we względnych jednostkach miąższości, wiąże się ściśle z udziałem dębu. Największą „wydajnością” cechują się drzewostany z 80-90-procentowym udziałem dębu i 10-20-procentowym buka. Do podobnych wniosków doszli również Hein i Dhôte [2006], którzy badali przyrost pierśnicowego pola przekroju w drzewostanach db/bk w warunkach północnej Francji.

Teza o lepszym wzroście i wyższej produktywności drzewostanów mieszanych w porównaniu z jednogatunkowymi oparta jest na teorii niszy ekologicznych, która zakłada, że poszczególne gatunki do swojego rozwoju wykorzystują różne zasoby w czasie i przestrzeni (zasada komplementarności wykorzystywania zasobów środowiskowych). W takim przypadku ograniczona jest konkurencja zarówno w warstwie koron, jak i korzeni, co prowadzi do optymalnego wykorzystania możliwości produkcyjnych danego siedliska [Kelty 1992; Morin i in. 2011; Forrester 2014]. Według Assmanna [1968] i Jaworskiego [2005] takiego efektu można się spodziewać w drzewostanach mieszanych o zróżnicowanej budowie pionowej, w których górne piętro tworzą gatunki światłożądne, a piętro środkowe i dolne gatunki półcieniste i cienioznośne. Drzewa niższych pięter mogą wykorzystywać światło przechodzące przez ażurowe korony gatunków światłożądnych, tworzących piętro górne, i w ten sposób odłożyć dodatkowy przyrost [Kelty 1992]. Fölster i in. [1991] zbadali układ korzeni drobnych w drzewostanie św/bk i wykazali, że układają się one warstwowo. Korzenie drobne świerka nie pozwalają na wytwarzanie mykoryzy bukowi, dlatego jego korzenie zajmują głębsze poziomy profilu glebowego. W przypadku jednostkowej domieszki świerka w drzewostanach bukowych gatunek ten wytwarza o 20% więcej korzeni drobnych w porównaniu z litym drzewostanem świerkowym. W drzewostanie db/bk dąb z jednej strony zakorzenia się głębiej niż buk, ale za to odznacza się rzadszą siecią korzeni drobnych [Fölster i in. 1991]. Układ warstwowy korzeni drzew w drzewostanach mieszanych św/bk i db/bk oraz różnorodność występujących w nich mykoryz pozwalają przypuszczać, że zjawisko to jest między innymi odpowiedzialne za optymalne wykorzystanie zasobów zawartych w glebie przez poszczególne gatunki, co w konsekwencji odbija się na ich przyspieszonym wzroście. Badania Pretzscha i in. [2013b] wykazują, że w przypadku gatunków iglastych (świerk, jodła) zwiększony przyrost miąższości w drzewostanach mieszanych wynika głównie z przyspieszenia ich wzrostu, a przez to i większych finalnych wymiarów (grubsza pierśnica i/lub wyższa wysokość). Gatunki liściaste (buk, dąb) zyskują przeważnie z powodu niższej naturalnej śmiertelności w drzewostanach mieszanych, co odbija się na ich zwiększonym zagęszczeniu i wyższym sumarycznym przyroście całego drzewostanu. Rezultaty uzyskane przez Amoroso i Turnbloma [2006] sugerują, że im

zagęszczenie drzewostanu mieszanego większe (drzewostan poddawany jest mniej intensywnym trzebieżom), tym silniejszy efekt zmieszania w postaci zwiększonej produktywności w stosunku do litych drzewostanów.

W niniejszej pracy wykazano, że typ interakcji zachodzący pomiędzy dwoma gatunkami (wzajemna kooperacja, kompensacja efektu zmieszania oraz konkurencja) zależy w dużej mierze od zasobności siedliska. Uzyskane w tym zakresie wyniki potwierdzają słuszność hipotezy sformułowanej przez Callaway i Walkera [1997] o zróżnicowanej strategii poszczególnych gatunków wraz ze zmieniającymi się warunkami środowiska wzdłuż określonego gradientu (ang. stress-gradient hypothesis). Do kooperacji między gatunkami dochodziło przy gorszych bonitacjach siedliska, do kompensacji efektu zmieszania – na średnio żyznym siedlisku, natomiast do konkurencji dochodziło w przypadku siedlisk zasobnych.

Uzyskane wyniki potwierdzają tezę, że drzewostany mieszane lepiej lub przynajmniej w takim samym stopniu realizują postulaty leśnictwa wielofunkcyjnego w porównaniu z mało naturalnymi monokulturami [Hector, Bagchi 2007; Piotta 2008; Forrester 2014], pozwalają one bowiem łatwiej i w większym stopniu godzić funkcję ekonomiczną z ekologiczną.

Wnioski

- ✦ Przyrost miąższości drzewostanów mieszanych świerkowo-bukowych i dębowo-bukowych o wyrównanym udziale, określony w oparciu o stałe długoletnie powierzchnie badawcze w Europie Środkowej, przewyższa przeciętnie o 27 i 30% przyrost drzewostanów jednogatunkowych.
- ✦ Świerk w drzewostanach świerkowo-bukowych osiąga w ujęciu średnim podobny przyrost miąższości jak w litych, podczas gdy buk w zmieszaniu charakteryzuje się prawie o połowę większym przyrostem w stosunku do jego monokultur.
- ✦ W drzewostanie mieszanym dębowo-bukowym obydwa gatunki zyskują na zmieszaniu, a ich przyrost miąższości jest większy o odpowiednio 40 i 20% w stosunku do monokultur dębowych i bukowych.
- ✦ Pozytywny efekt zmieszania w przypadku buka, w postaci zwiększonego przyrostu miąższości w stosunku do monokultur, jest bardziej widoczny w zmieszaniu ze świerkiem niż dębem.
- ✦ Efekt zmieszania w drzewostanach dębowo-bukowych w postaci zwiększonego lub zmniejszonego przyrostu miąższości w stosunku do monokultur zmienia się wzdłuż gradientu żyznościowego siedliska: od pozytywnego efektu na siedliskach oligotroficznym, przez neutralny w mezotroficznym, aż po negatywny w przypadku siedlisk eutroficznym.
- ✦ W świetle uzyskanych wyników i z punktu widzenia leśnictwa wielofunkcyjnego preferowanie drzewostanów mieszanych jest w pełni uzasadnione. Pozwalają one łatwiej i w większym stopniu, w porównaniu z drzewostanami jednogatunkowymi, godzić funkcję ekonomiczną z ekologiczną.

Podziękowania

Autorzy dołączają listę osób, którym – za udostępnienie danych z długoletnich powierzchni badawczych położonych na terenie Szwajcarii, Polski i Niemiec – chcieliby szczególnie podziękować: Joachim Block, Arkadiusz Bruchwald, Hans-Peter Ehrhart, Ulrich Kohnle, Jürgen Nagel, Hermann Spellmann, Michał Zasada i Andreas Zingg. Składamy również podziękowania Ministerstwu Gospodarki Żywnościowej, Rolnictwa i Leśnictwa Bawarii oraz Dyrekcji Generalnej Lasów Państwowych w Polsce za finansowe wspieranie sieci stałych powierzchni obserwacyjnych wykorzystanych w badaniach nad produktywnością lasu.

Literatura

- Amarosos M. M., Turnblom E. C. 2006. Comparing productivity of pure and mixed Douglas-fir and western hemlock plantations in the Pacific Northwest. *Can. J. For. Res.* 36: 1484-1496.
- Assmann E. 1968. *Nauka o produktywności lasu*. PWRiL, Warszawa.
- Bartelink H. H., Olsthoorn A. F. M. 1999. Mixed forest in Western Europe. Management of mixed-species forest: silviculture and economics. *IBN Scientific Contributions* 15: 9-16.
- Bonnemann A. 1939. Der gleichaltrige Mischbestand von Kiefer und Buche. *Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft* 10.
- Boratyński A., Boratyńska K., Filipiak M. 2006. Systematyka i rozmieszczenie. W: Bugała W. [red.]. *Dęby*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań-Kórnik. 85-113.
- Bruchwald A., Dmyterko E. 2011. Zastosowanie modeli ryzyka uszkodzenia drzewostanu przez wiatr do oceny zagrożenia lasów nadleśnictwa. *Sylvan* 155 (7): 459-471.
- Bruchwald A., Dmyterko E. 2012. Zagrożenie lasu przez wiatr na przykładzie nadleśnictwa Puszczy Białowieskiej. *Sylvan* 156 (10): 750-764.
- Burger H. 1939. Baumkrone und Zuwachs in zwei hiebsreifen Fichtenbeständen. *Mitt. Schweiz. Anst. f.d. forstl. Versuchsw.* 21: 147-176.
- Brzeziecki B., Drozdowski S., Bielak K., Buraczyk W., Gawron L. 2013. Kształtowanie zróżnicowanej struktury drzewostanów w warunkach nizinnych. *Sylvan* 157 (8): 597-606.
- Callaway R. M., Walker L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1958-1965.
- Condés S., del Rio M., Sterba H. 2013. Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density? *Forest. Ecol. Manag.* 292: 86-95.
- Cotta H. 1828. *Anweisung zum Waldbau*. Arnoldische Buchhandlung, Dresden.
- Forrester I. D. 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest. Ecol. Manag.* 312: 282-292.
- Fölster H., Degenhardt M., Flor T., Lux M. 1991. Untersuchungen zur Tiefendurchwurzelung und Durchwurzelungsintensität auf Braunerdepseudogleyen im Vorderen Hundsrück in Abhängigkeit von Baumart und Bestandesstrukturparametern. *Mitt. Forstl. Versuchsanst. Rheinland-Pfalz.* 19 (91): 91-106.
- Gampfeld L., Snäll T., Bagchi R., Jonsson M., Gustafsson L., Kjellander P., Ruiz-Jaen M. C., Fröberg M., Stendahl J., Philipson Ch. D., Mikusiński G., Andersson E., Westerlund B., Andrés H., Moberg F., Moen J., Bengtsson J. 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Comm.* 4: 1340, doi: 10.1038/ncomms2328.
- Gayer K. 1886. *Der gemischte Wald, seine Begründung und Pflege, insbesondere durch Horst- und Gruppenwirtschaft*. Parey, Berlin.
- Griess V. C., Acevedo R., Härtl F., Staupendahl K., Knoke T. 2012. Does mixing tree species enhance stand resistance against natural hazards? A case study for spruce. *Forest. Ecol. Manag.* 267: 284-296.
- Hartig G. L. 1791. *Anweisung zur Holzzucht für Förster*. Neue Akademische Buchhandlung, Marburg.
- Hector A., Bagchi R. 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448: 188-190.
- Hein S., Dhôte J-F. 2006. Effect of species composition, stand density and site index on the basal area increment of oak trees (*Quercus* sp.) in mixed stands with beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern France, *Ann. For. Sci.* 63: 457-467.
- Jaworski A. 2005. *Podstawy przyrostowe i ekologiczne odnawiania oraz pielęgnacji drzewostanów*. PWRiL, Warszawa.
- Kelty M. J. 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed stands. *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer, Dordrecht. 125-141.
- Kenk G. K. 1992. *Silviculture of Mixed-Species Stands in Germany. The Ecology of Mixed-Species Stands of Trees*. Oxford. 53-64.
- Korzybski D., Mionskowski M., Dmyterko E., Bruchwald A. 2013. Stopień uszkodzenia świerka, jodły i modrzewia w Sudetach Zachodnich. *Sylvan* 157 (2): 104-112.
- Lüpke B., Spellmann H. 1997. Aspekte der Stabilität und des Wachstums von Mischbeständen aus Fichte und Buche als Grundlage für waldbauliche Entscheidungen. *Forstarchiv* 68: 167-179.
- Mason W. L., Connolly T. 2013. Mixtures with spruce species can be more productive than monocultures: evidence from the Gisburn experiment in Britain. *Forestry*, doi:10.1093/forestry/cpt042.
- Miś R. 1970. Badania nad wydajnością drzewostanów mieszanych Bałtyckiej Krainy przyrodniczo-leśnej. *PTPN, Pr. Kom. Nauk Roln. i Leś. Pr. z Zakresu Nauk Leś.* 30: 185-221.
- Morin X., Fahse L., Scherer-Lorenzen M., Bugmann H. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecol. Lett.* 14: 1211-1219.
- Möller A. 1922. *Der Dauerwaldgedanke. Sein Sinn und seine Bedeutung*. Springer, Berlin. 41-42.

- Piotto D. 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest. Ecol. Manag.* 255: 781-786.
- Pretzsch H. 2005. Diversity and Productivity in Forests: Evidence from Long-Term Experimental Plots. W: Scherer-Lorenzen M., Körner Ch., Schulze E.-D. [red.]. *Forest Diversity and Function. Ecol. Studies* 176: 41-64.
- Pretzsch H. 2009. Forest dynamics, growth and yield. From measurement to model. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H.-P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A. 2013a. Productivity of pure versus mixed stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *Eur. J. For. Res.* 132 (2): 263-280.
- Pretzsch H., Bielak K., Bruchwald A., Dieler J., Dudzińska M., Ehrhart H.-P., Jensen A. M., Johannsen V. K., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A. 2013b. Mischung und Produktivität von Waldbeständen. Ergebnisse langfristiger ertragskundlicher Versuche, *Allg. Forst. Jagdztg.* 184: 177-196.
- Pretzsch H., Block J., Dieler J., Dong P. H., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zingg A. 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Ann. Forest. Sci.* 67, doi:10.1051/forest/2010037.
- Pretzsch H., Durský J. 2002. Growth reaction of Norway spruce and European beech to possible climatic changes in Germany. A sensitivity study. *Forstwiss. Centralblatt* 121: 145-154.
- Scherer-Lorenzen M., Körner C., Schulze E.-D. 2005. Forest diversity and function. *Ecol. Studies* 176: 3-12, 377-389.
- Schütz J.-Ph. 2002. Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry* 75 (4): 329-337.
- Spellmann H., Albert M., Schmidt M., Suttmöller J., Overbeck M. 2011. Waldbauliche Anpassungsstrategien für veränderte Klimaverhältnisse. *AFZ-DerWald* 66 (11): 19-23.
- Thomasius H. 1988. Umweltveränderung und waldbauliche Konsequenzen. Material powielany. 1-34.
- Wiedemann E. 1943. Der Vergleich der Massenleistung des Mischbestandes mit dem Reinbestand. *AFJZ* 119: 123-132.
- Wiedemann E. 1951. Ertragskundliche und waldbauliche Grundlagen der Forstwirtschaft. Sauerländer, Frankfurt/Main.
- Zhang Y., Chen H. Y. H., Reich P. B. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J. Ecol.* 100: 742-749.
- Zingg A. 1999. Silviculture, growth and yield in mixed stands. Management of mixed species forests: silviculture and economics. *IBN Scientific Contributions* 15: 235-244.

SUMMARY

Volume growth of mixed-species *versus* pure stands: results from selected long-term experimental plots in Central Europe

The paper presents volume growth of mixed-species versus pure stands of Norway spruce and European beech, as well as sessile/pedunculate oak and European beech under growth conditions of Central Europe. For this purpose we pooled data from selected long-term experimental plots in Germany, Poland and Switzerland. Firstly, a method for quantification of over- and underyielding and indication of effects of facilitation and competitive reduction in mixed stands, is introduced (fig. 2). Secondly, the extent of over- and underyielding in terms of volume growth for the subjected mixtures, is presented (fig. 4). Thirdly, the mixing reactions for mixtures of oak and European beech in dependence on site conditions, were analysed (fig. 5). We found that on average both type of mixtures exceeded the volume growth in pure stands. The mixed stands of Norway spruce and European beech benefitted by 27% from mixture, while oak and European beech combination was characterized by 30% higher volume growth than the corresponding pure stands. Norway spruce can profit, but also suffer from mixture and came off neutral on average, whereas the mixing effect for European beech on average was positive. In case of oak-beech mixed stands both species benefitted from the mixture. A fitted empirical interaction model for mixture of oak and European beech disclosed that the interac-

tions can change from facilitation and overyielding on poor sites, to neutral mixing effect on mesotrophic sites, and underyielding on fertile sites. In terms of stand volume growth that means gain of 66% (5 m³/ha/yr) to loss of 11% (1.3 m³/ha/yr). Analysed species mixtures behave in accordance with the stress-gradient hypothesis, which predicts positive interactions on harsh and negative interactions on fertile sites.