

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ

Katedra Pěstování lesů



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Struktura, vývoj a management smíšených porostů
v Sudetské soustavě**

Disertační práce

Vedoucí disertační práce: prof. RNDr. Stanislav Vacek, DrSc.

Autor práce: Ing. Anna Dolníčková

Praha 2024

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DISERTAČNÍ PRÁCE

Ing. Anna Prokůpková

Lesní inženýrství

Pěstování lesa

Název práce

Struktura, vývoj a management smíšených porostů v Sudetské soustavě

Název anglicky

Structure, development and management of mixed stands in the Sudeten system

Cíle práce

- Získat nové zásadní poznatky o struktuře a vývoji smrkobukových porostů na daném území.
- Zhodnotit přirozenou obnovu včetně zjištění vlivu procesů, které ovlivňují její zdárné odrůstání na daném území.
- Posoudit vliv klimatických změn na strukturu, vývoj a ekologickou stabilitu smrku, buku, jedle a kleny ve smíšených porostech.
- Získané výsledky publikovat v časopisech s vysokým IF a v databázi Scopus.

Metodika

Při výzkumu budou použity trvale výzkumné plochy (TVP), které budou zaměřeny pomocí GPS navigace. Pro určení pozic jednotlivých stromů a jejich korunových projekcí na TVP bude použita technologie Field-Map. Následně u jednotlivých stromů bude změřena výčetní tloušťka, výška stromů a výška nasazení zelené koruny. Následně v době vegetačního klidu budou odebrány vývrty pomocí Presslerova nebozezu pro dendrochronologickou analýzu (KRÁLÍČEK I. et al 2017). Poté bude využit k dendrochronologické analýze měřicí stůl Time-Table a pomocí synchronních křivek bude vytvořena průměrná stanovištní chronologie v programu CDendro 7.8.1. (KNIBBE 2007). V další fázi bude použit software Dendroklím, který slouží k modelování tloušťkových přírůstků v závislosti na klimatických podmínkách (BIONDI, WAIKUL 2004).

Dalším úkolem ve výzkumu bude zhodnotit přirozenou obnovu na daných TVP. Pro vyhodnocení přirozené obnovy bude vyznačen transekt na TVP, který nejlépe charakterizuje přirozenou obnovu na dané ploše. Na vybraném transektu budou zaměřeny všechny jedinci přirozené obnovy do výčetní tloušťky 4 cm. Dále bude u každého jedince změřena výška, šířka koruny, výčetní tloušťka a okus zvěře (VACEK et al. 2014). Všechny data z přirozené obnovy budou zpracovány a vyhodnoceny v programu Microsoft Excel, GIS a SYBILA (FABRIKA, ĎURSKÝ 2005).

Doporučený rozsah práce

100 stran

Klíčová slova

smíšené porosty, struktura, vývoj, management, Sudetská soustava

Doporučené zdroje informací

- BIONDI F., WAIKUL K. (2004) Dendroclim (2002): AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. Computers and Geosciences 30: 303–311.
- FABRIKA M., ĎURSKÝ J. (2005) Stromové růstové simulátory. EFRA, Zvolen.
- KNIBBE B. (2007) PAST4: personal analysis system for treering research, Version 4.2. SCIE M, Vienna, Austria.
- KRÁLÍČEK I., VACEK, Z., VACEK, S., REMEŠ, J., BULUŠEK, D., KRÁL, J., ŠTEFANČÍK I., PUTALOVÁ, T. (2017): Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. Dendrobiology, 77: 121–139.
- PAROBEKOVÁ Z., PITTNER J., KUCBEL S., SANIGA M., FILÍPEK M., SEDMÁKOVÁ D., VENCURIK J., JALOVÍAR P. (2018): Structural Diversity in a Mixed Spruce-Fir-Beech Old-Growth Forest Remnant of the Western Carpathians. Forests, 9, 379
- VACEK, S. et al. (2016): Dynamika a management přírodních a přírodě blízkých lesů. Praha: ČZU – FLD, 257 s.
- VACEK S.; VACEK Z.; KALOUSKOVÁ I.; CUKOR J.; BÍLEK L.; MOSER WK; BULUŠEK D.; PODRÁZSKÝ V.; ŘEHÁČEK D. (2018): Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) stands on former agricultural land in the Sudetes – evaluation of ecological value and production potential. Dendrobiology, 79, 61-76.
- VACEK Z.; VACEK S.; BÍLEK L.; KRÁL J.; REMEŠ J.; BULUŠEK D.; KRÁLÍČEK I. (2014): Ungulate Impact on Natural Regeneration in Spruce-Beech-Fir Stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlické Hory Mountains, Case Study from Central Sudetes. Forests, 5, 2926-2946.

Předběžný termín

2019/20 ZS – FLD – SDZ

Vedoucí práce

prof. RNDr. Stanislav Vacek, DrSc.

Garantující pracoviště

Katedra pěstování lesů

Konzultant

doc. Ing. Miroslav Mikeska, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 09. 12. 2019

prof. Ing. Vilém Podrázský, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 07. 02. 2020

doc. Ing. Jiří Remeš, Ph.D.

Předseda oborové rady

Elektronicky schváleno dne 30. 04. 2020

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 26. 07. 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma „Struktura, vývoj a management smíšených porostů v Sudetské soustavě“ vypracovala samostatně na základě konzultací se školitelem a s použitím literárních pramenů, které náležitě cituji.

Souhlasím, aby tato práce byla zveřejněna v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách.

V Praze dne 30. 8. 2024

Ing. Anna Dolníčková

Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat zejména vedoucímu mé disertační práce prof. RNDr. Stanislavu Vackovi, DrSc. za cenné konzultace a rady při zpracovávání práce. Taktéž děkuji své rodině a kolegům z katedry za podporu, pochopení a pomoc při terénních pracích i za poskytnutí starších dat o struktuře a vývoji lesních ekosystémů v oblasti Sudetské soustavy.

Abstrakt

Disertační práce je zaměřena na zhodnocování struktury, vývoje a managementu smíšených porostů v Sudetské soustavě. Pro zhodnocování struktury a vývoje porostů byly využity dlouhodobě sledované trvalé výzkumné plochy (TVP). Hlavním cílem výzkumu bylo získat nové poznatky o diverzitě, struktuře, produkčním potenciálu a vývoji smíšených porostů se zaměřením na Krkonoše, Jeseníky a Orlické hory. Dílčím cílem byla analýza radiálního růstu dřevin hercynské směsi, resp. smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst.), buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) a jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.) v kontextu probíhající globální klimatické změny. Dále byla zhodnocena struktura přirozené obnovy na TVP včetně zjištění vlivu procesů, které ovlivňují její odrůstání na daném území. Smíšené porosty ze studovaných podhorských oblastí byly také porovnány s TVP nacházejících se v nížinách, například z lokality Rogów z Polska. Z výsledků vyplývá, že smíšené porosty dosahovaly o 7,7–47,3 % vyšší porostní zásoby při porovnání s monokulturami smrku či buku. Navíc smíšené porosty byly výrazněji rezistentní vůči klimatickým extrémům nebo i historickým vysokým koncentracím SO₂ oproti stejnorodým porostům. Ze tří zkoumaných dřevin se pak jeví smrk ztepilý tou nejvíce labilní oproti buku lesnímu či jedli bělokoré. V kontextu klimatické změny pak došlo u všech zkoumaných dřevin ke zvýšení radiálního růstu (u buku až o 7,9 %). U přirozené obnovy byl zjištěn výrazný vliv vegetace (zejména travin) a zvěře na dynamiku zmlazení. Škody okusem jsou pak hlavním limitujícím faktorem pro odrůstání obnovy vtroušených listnatých dřevin a jedle bělokoré. Obecně smíšené porosty se vykazují vysokým produkčním potenciálem spojeným s vyšším počtem stromů, vysokou statickou stabilitou z hlediska různorodé vertikální struktury a také odolnosti růstu vůči klimatickým výkyvům. V rámci disertační práce pak byla také navržena vhodná výchova smíšených porostů z hlediska podpory diverzity a adaptability na klimatickou změnu. Výsledky disertační práce tak přináší nové informace a stěžejní poznatky o růstu smrkobukových porostů s příměsí jedle bělokoré a javoru klenu (*Acer pseudoplatanus* L.) v Sudetské soustavě, které slouží pro tvorbu přírodě blízkého managementu v obdobných stanovištních a porostních poměrech smíšených lesů v Sudetské soustavě.

Klíčová slova: smíšené porosty, struktura, vývoj, management, Sudetská soustava

Abstract

This dissertation focuses on the evaluation of the structure, development, and management of mixed forests in the Sudeten borderland system. Long-term monitored permanent research plots (PRPs) were used to assess stand structure and development. The main objective of the research was to gain new knowledge about the diversity, structure, production potential, and development of mixed stands with a focus on the Krkonoše, Jeseníky, and Orlické hory Mts. A secondary objective was to analyze the radial growth of the Hercynian mixture, i.e., Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.), European beech (*Fagus sylvatica* L.), and silver fir (*Abies alba* Mill.) during the ongoing global climate change. Furthermore, the structure of natural regeneration in the PRPs was evaluated, including the influence of processes that affect its growth in the area. Mixed stands from the studied submontane areas were also compared with PRPs located in the lowlands, for example, in the Rogów sites in Poland. The results show that mixed stands achieved 7.7–47.3 % higher standing volume compared to spruce or beech monocultures. Moreover, mixed stands were significantly more resistant to climatic extremes or high SO₂ concentrations from the past compared to homogeneous stands. Of the three species studied, Norway spruce appears to be the most unstable compared to European beech or silver fir. In the context of climate change, radial growth increased in all the studied tree species (up to 7.9% in beech). In natural regeneration, a significant influence of vegetation (especially graminoids) and wild game on the regeneration dynamics was found. Browsing damage is the main limiting factor for the growth of interspersed broadleaves and silver fir regeneration. In general, mixed stands have a high production potential associated with a higher number of trees, high static stability in terms of diversified vertical structure, and also growth resistance to climatic fluctuations. The dissertation also proposed appropriate tending of mixed stands to improve diversity and adaptation to climate change. The results of the dissertation thus provide new information and key findings on the growth of spruce-beech stands with an admixture of silver fir and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) in the Sudeten borderland system, which serve for the creation of close-to-nature management in similar habitat and stand conditions of mixed forests within the Sudeten system.

Key words: mixed stands, structure, development, management, Sudeten borderland system

Obsah

1. Úvod.....	13
2. Cíle práce	15
3. Rozbor problematiky	16
3.1. Vývoj lesních ekosystémů	16
3.1.1. Vývoj v přírodních lesích	16
3.1.2. Velkoplošný vývoj lesa.....	16
3.1.3 Vývojové cykly lesa.....	17
3.1.3.1. Velký vývojový cyklus	18
3.1.3.2. Malý vývojový cyklus	18
3.2. Struktura lesních ekosystémů	19
3.3. Přirozená obnova	22
3.3.1. Předpoklady přirozené obnovy	22
3.3.2. Specifikace přirozené obnovy.....	23
3.4. Škody zvěří	24
3.4.1. Škody způsobené okusem.....	25
3.4.2. Škody způsobené loupáním a ohryzem	26
3.5. Smíšené lesy	27
3.5.1. Druhové složení smíšených lesů.....	28
3.5.2. Tvorba a význam smíšených lesů z hlediska klimatické změny	29
3.6. Ekologické nároky hlavních dřevin	32
3.6.1. Buk lesní (<i>Fagus sylvatica</i> L.).....	32
3.6.2. Smrk ztepilý (<i>Picea abies</i> [L.] Karst.).....	33
3.6.3. Javor klen (<i>Acer pseudoplatanus</i> L.)	34
3.6.4. Jedle bělokorá (<i>Abies alba</i> Mill.).....	35
3.6.5. Jeřáb ptačí (<i>Sorbus aucuparia</i> L.)	36

3.7. Přírodě blízké pěstování lesů	37
4. Metodika	40
4.1. Charakteristika zájmového území.....	40
4.1.1. Krkonošský národní park.....	40
4.1.2. CHKO Jeseníky	43
4.1.3. CHKO Orlické hory	44
4.2. Sběr dat	46
4.2.1. Stromové patro.....	46
4.2.2. Přírozená obnova	46
4.2.3. Dendrochronologická data.....	47
4.3. Analýza dat	48
4.3.1. Produkce a struktura	48
4.3.2. Diverzita.....	49
4.3.2. Dendrochronologie	51
4.3.3. Statistické analýzy	52
5. Výsledky – přehled publikovaných prací	53
5.1. Tematický okruh I – Obnova lesa.....	54
5.1.1. Dynamika přirozené obnovy horských lesů po větrné kalamitě: modelová studie pro Krkonoše	54
5.1.2. Effect of vegetation on natural regeneration of mixed silver fir forests in lowlands: case study from the Rogów region.....	66
5.2. Tematický okruh II - Struktura, produkce a pěstování smíšených porostů	84
5.2.1. Mixed vs. monospecific mountain forests in response to climate change: structural and growth perspectives of Norway spruce and European beech	84
5.2.2. Silviculture as a tool to support stability and diversity of forests under climatic change: study from Krkonoše Mountains	103
5.3. Tematický okruh III – Vliv klimatických faktorů na růst.....	118

5.3.1. Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: <i>Abies alba</i> (Mill.) vs. <i>Picea abies</i> (L.) Karst.....	118
5.3.2. Silver fir tree-ring fluctuations decrease from north to south latitude—total solar irradiance and NAO are indicated as the main influencing factors	133
6. Diskuze	149
6.1. Obnova lesa.....	149
6.2. Struktura, produkce a pěstování smíšených porostů.....	152
6.3. Vliv klimatických faktorů na růst	155
7. Závěr	158
8. Seznam použité literatury	160

Seznam tabulek a obrázků

Seznam obrázků

Obr. 1: Formy dynamiky přírodních smrčín (A) v boreální tajgové zóně (velký vývojový cyklus) a (B) v horských ekosystémech smrkového vegetačního stupně (malý vývojový cyklus) s trvalou existencí typu lesa závěrečného (upraveno podle SCHMIDT-VOGT 1985; VACEK S. et al. 2007).....	17
Obr. 2: Horizontální struktura smíšených porostů na trvalých výzkumných plochách v CHKO Broumovsko (TVP Kozínek 4 – vlevo) a CHKO Jizerské hory (TVP Josefův důl 2 – vpravo).	22
Obr. 3: Trvale výzkumné plochy, které byly využity pro zhodnocení struktury a vývoje vybraných lesních porostů.	40
Obr. 4: Lesní vegetační stupně Krkonoš (GIS Správa KRNAP Vrchlabí; VACEK S. et al. 2010).	42
Obr. 5: Zobrazení referenční křivky se vzorkem č. 8 z TVP Bažinky v programu CDendro 7.8.	48

Seznam tabulek

Tab. 1: Současná druhová skladba v národním parku Krkonoše (ÚHUL, Oblastní plán rozvoje lesů, PLO 22, 2022).	42
Tab. 2: Současná druhová skladba v CHKO Jeseníky (ÚHUL, Oblastní plán rozvoje lesů, PLO 28, 2021).	44
Tab. 3: Současná druhová skladba v CHKO Orlické hory (ÚHUL, Oblastní plán rozvoje lesů, PLO 25, 2021).	45
Tab. 4: Porostní metriky (indexy porostní diverzity).	50

1. Úvod

Lesní ekosystémy v Sudetské soustavě hrají nepostradatelnou roli jako poskytovatelé ekosystémových funkcí (HOUDEK, ŠKODOVÁ-PARMOVÁ 2006; STENGER et al. 2009; VACEK S. et al. 2019a, 2019b), přičemž probíhající globální změny představují hrozbu pro lesní porosty a jejich funkce (SCHRÖTER et al. 2005; ANDEREGG et al. 2016; SICARD et al. 2016). Z tohoto hlediska jsou v současnosti smíšené lesy velmi intenzivně studovaným tématem (PALUCH 2007; KUCBEL 2010; LIIRA et al. 2011; MEIER et al. 2017). Tyto lesy oproti obhospodařovaným nesmíšeným stejnověkým lesům mají mnohonásobně větší druhovou diverzitu (LINDENMAYER, FRANKLIN 2002, BAUHUS et al. 2009), schopnost autoregulace (KORPEL 1995) a stabilitu vůči vnějším vlivům (KNOKE et al. 2008; LIIRA et al. 2011). Navíc horské lesy jsou kvůli nepřiznáním klimatickým a stanovištním podmínkám více ohroženy klimatickými změnami, znečištěním ovzduší, tlakem zvěře či turismem při porovnání s lesy v nižších polohách (AMMER 1996; STURSA 2002; KRÁLÍČEK et al. 2017; VACEK Z. et al. 2019). Proto pochopení dynamiky a struktury z pohledu globálních změn přírodě blízkých smíšených lesů má velký význam jak z hlediska jejich ochrany, tak i z hlediska managementu (LEUSCHNER, ELLENBERG 2017; VACEK Z. 2017).

Globální klimatickou změnu a jí způsobené jevy, jež mají dramatické následky, potvrzuje situace v posledních 20 letech doložená velkým množstvím studií (např. KONÔPKA 2007; SEIDL et al. 2014, 2017). V rámci Evropy mezi nejdramatičtější změny patří výrazná fluktuace teplot v letních obdobích, zvyšování teploty a sucha způsobující intenzivnější evapotranspiraci, jež vede ke zhoršení vodní bilance, a výskyt extrémních meteorologických jevů (SENEVIRATNE et al. 2006). S touto hrozbou je v lesních porostech spojen stále častější výskyt požárů, povodní, sněhových a větrných disturbancí (DALE et al. 2001), které by mohly při současném pokračování významně ovlivnit zásobu uhlíku v lesích (SEIDL et al. 2014). Porosty mohou být v důsledku oslabení náchylnější k destrukci kořenového systému houbovými patogeny, viry a bakteriemi (ALLEN et al. 2010). Změny klimatu přispívají také ke zhoršení zdravotního stavu, spolu s příznivými podmínkami pro populace hmyzu, zvyšující riziko gradace výskytu podkorního i listožravého hmyzu (HLÁSNÝ et al. 2011; TEMPERLI et al. 2013). Z našich dřevin je nejvíce postižen smrk ztepilý. Vzhledem k tomu, že alochtonní smrkové monokultury na stanovištích smíšených a listnatých porostů patří k ekologicky nejlabilnějším lesním ekosystémům, proto se jejich labilita bude v důsledku globálních klimatických změn ještě výrazně zhoršovat (SEIDL et

al. 2016; NETHERER et al. 2019; VACEK Z. et al. 2019). Ve srovnání s tím smíšené porosty mají vyšší odolnost a stabilitu při změnách klimatu (KNOKE et al. 2008; KRÁLÍČEK et al. 2017). Také dojde k výrazné změně areálů výskytu dřevin a s tím spojeným posunem lesních vegetačních stupňů (KOLÁŘ et al. 2017; MACHAR et al. 2017). Na druhou stranu v simulacích vývoje porostů po zvýšení teploty při postupující klimatické změně vzrostla produkce lesů mírného pásma ve Skandinávii (BUGMANN 1997; LINDNER et al. 1997). Podobná studie pro lesy Německa naopak ukázala pokles produkce lesů v důsledku sucha při klimatické změně (LASCH et al. 2002). Tyto komplexní a nelineární interakce mezi lesy a atmosférou mohou tlumit nebo zesilovat antropogenní klimatické změny (BONAN et al. 2008). Neustále se zvětšuje množství poznatků o této problematice, jež je poměrně rozsáhlé (CAMPIOLO et al. 2012; LINDNER et al. 2014; SPATHELF et al. 2014) a některé studie již potvrdily změny v růstu (PIAO et al. 2011), změny v mortalitě vlivem sucha (ALLEN et al. 2010), či změnu druhové distribuce směrem k listnatým dřevinám, a to zejména k dubu a buku (DELZON et al. 2013; MACHAR et al. 2017).

V zájmových územích probíhají a budou probíhat velmi závažné změny struktury lesních ekosystémů, které se projevují i změnou ekologické stability a biodiverzity a často jejich snížením pod mez, která již ohrožuje plnění jejich produkčních, ekologických a environmentálních funkcí lesa (ANGERMEIER, KARR 1994; ALLEN et al. 2003; RAFTOYANNIS et al. 2013). Zvláště důležité proto je zachování rozvíjení jednotlivých funkcí lesa jako předpokladu pro splnění budoucích potřeb lesních ekosystémů (BOLTE et al. 2009). Tyto problémy je nutné řešit aktuálně s ohledem ke stávajícím a vznikajícím silným procesům probíhajících změn. Jsou to globální fenomény a nepatří sem jen změny klimatu, ale i introdukce druhů, antropogenně vyvolané změny v biogeochemických cyklech, které ovlivňují růst (ALLEN et al. 2010). Před lesním hospodářstvím tak stojí nelehký úkol, zachování schopnosti produkce dřeva s aspektem na ekologii i v budoucnu (RIST, MOEN 2013). Jedním ze způsobů možného řešení je optimalizace tvorby pěstebních postupů smíšených porostů vázaná na dané stanovištní a porostní podmínky, která je hlavním cílem předloženého projektu. Předpokládá se, že porosty s vytyčenou strategií managementu budou výhledově podstatně lépe plnit ekologické, environmentální, sociální a produkční funkce lesa. Výsledný lesní porost by měl mít také daleko větší rezistenci k dopadům klimatických změn, oproti lesním porostům bez této strategie.

2. Cíle práce

Hlavním cílem disertační práce na téma „Struktura, vývoj a management smíšených porostů v Sudetské soustavě“ bylo zhodnocení druhové diverzity, vertikální a horizontální struktury a vývoje smíšených a bohatě strukturovaných lesních porostů v Sudetské soustavě. Zájmové území tvořil především Krkonošský národní park, CHKO Orlické hory a CHKO Jeseníky. Z druhového hlediska bylo cílem se primárně zaměřit na jednotlivé dřeviny nacházejících se ve smíšených lesích oblasti Sudetské soustavy, zejména buku lesního (*Fagus sylvatica* L.), smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst.), jedle bělokoré (*Abies Alba* Mill.), a následně i javoru klenu (*Acer pseudoplatanus* L.) a jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia* L.).

Dílčím cílem práce bylo komplexní porovnání smíšených přírodě blízkých lesů a jejich výhod oproti nesmíšeným stejnověkým lesům, jejichž význam je v současnosti umocněn probíhající globální klimatickou změnou. Zaměřeno bylo na produkční potenciál a odolnost růstu smíšených porostů oproti monokulturám. Výzkum konkrétně cílil na vliv znečištění ovzduší a klimatické změny na radiální růst, jak daných dřevin, tak i vlivu jejich přimíšení v porostu. Významná část práce byla také směřována na přirozenou obnovu, její přednosti a nevýhody, včetně významu tlaku zvěře a jednotlivých typů poškození či vlivu vegetace.

3. Rozbor problematiky

3.1. Vývoj lesních ekosystémů

3.1.1. Vývoj v přírodních lesích

Vývoj lesů můžeme charakterizovat strukturou a strukturálními změnami v průběhu určitého časového horizontu (PRETZSCH 2009). Dynamiku lesních porostů lze definovat jako mozaiku stromových pater, které procházejí malým vývojovým cyklem (LEIBUNDGUT 1993). V přírodních podmínkách, tedy bez zásahu člověka má dynamika lesních ekosystémů velký význam pro přírodě blízké hospodaření v Evropě (TROTSIUK et al. 2014; VACEK S. et al. 2017). Přírodní les poskytuje znalost samovolných vývojových procesů, avšak v České republice tyto lesy byly během posledních tisíců let ovlivněny lidskou činností. Ve střední Evropě se nenachází už žádné typické pralesy (REMEŠ, BÍLEK 2014). Lesní ekosystémy jsou ovlivněny nepřímými faktory, např. působením průmyslových imisí nebo narušením hydrologických podmínek (PODLASKI 2004; VACEK S. et al. 2015a; OPAŁA-OWCZAREK et al. 2019). Antropogenní vlivy působí v naší krajině už od neolitu. Pokud lesní porosty přestanou být hospodářsky ovlivňovány, začnou mít po delší době podobu původního složení. Takový vývoj spočívá v nerovnováze mezi vlastnostmi vegetace a jejich prostředím. Tento vývoj nazýváme ekologickou sukcesí. Sukcesi můžeme rozdělovat na primární a sekundární. Při pěstování lesa má velký význam sekundární sukcese, při které se vytvoří nový les na stanovištích, kde les v minulosti byl, ale byl zničen velkoplošnou disturbancí. Tento proces se dá sledovat např. v průběhu kůrovcovité kalamity ve smíšených porostech (smrk s bukem nebo jedlí), kde dochází k hustému náletu přimíšených dřevin, a to zejména buku lesního v proředěných místech porostů. Sekundární sukcese velmi často probíhá v přirozených lesích (POLENO et al. 2011).

3.1.2. Velkoplošný vývoj lesa

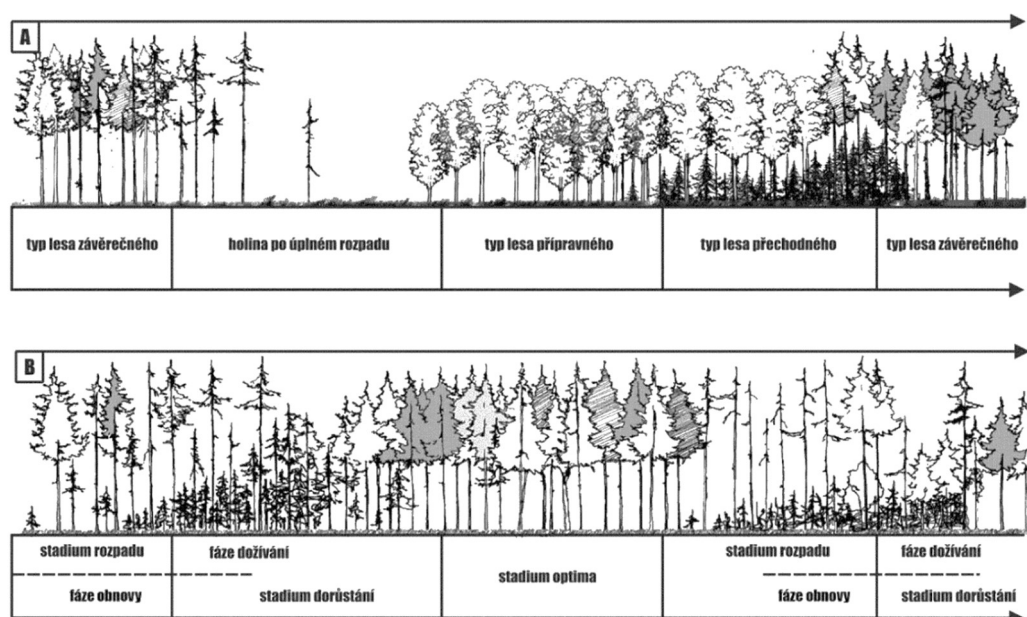
Velkoplošný vývoj lesa je spojen s katastrofickým rozpadem lesního porostu, který je zapříčiněn např. lesním požárem, vichřicí nebo přemnožením herbivorů. Velkoplošný vývoj lesa lze rozdělit podle VACEK S. et al. (2016) na:

- cyklickou sukcesí,
- regenerační sukcesí,
- „Patch“ dynamiku.

Cyklická sukcese je typickým případem velkoplošné dynamiky lesa. Probíhá na menších plochách a dochází k výrazné změně strukturální a floristické heterogenity. V rámci cyklické sukcese dochází k vzájemnému střídání malého počtu společenstev v určitém čase, a přitom se mění prostorová a věková struktura přítomných populací. Regenerační sukcese na rozdíl od cyklické probíhá na mnohem větší ploše. Je úzce propojená s koncepcí velkého vývojového cyklu (GLONČÁK 2009). „Patch“ dynamika se zakládá na tom, že lesní ekosystémy obsahují různorodé a nerovnoměrné množství organismů a prostředí, které se mění v čase a prostoru (PICKETT et al. 1999; MEURANT 2012). Při vzniku požárů, po přemnožení herbivorů a po povodních dochází k narušení spojitosti společenství snižováním početnosti populace a odstranění druhů z „patches“ (malé plochy v lese), poté se vytváří vhodné podmínky pro ostatní druhy (WU et al. 2003).

3.1.3 Vývojové cykly lesa

Lesní porosty procházejí cyklickými změnami, tzv. vývojovými cykly lesa. Existuje mnoho vývojových klasifikací, které vycházejí z růstových fází, skladby porostu a struktury porostu. Mezi základní vývojové cykly řadíme malý a velký vývojový cyklus (KORPEL 1995; O'HARA 1996) – (Obr. 1). Malý vývojový cyklus spadá do maloplošného vývoje lesa a jeho cyklus probíhá v řádu století. Velký vývojový cyklus řadíme do velkoplošného vývoje lesa a je typický pro sekundární sukcesi, která probíhá na větších plochách a trvá v časovém rozpětí desetiletí (POLENO et al. 2007).



Obr. 1: Formy dynamiky přírodních smrčín (A) v boreální tajgové zóně (velký vývojový cyklus) a (B) v horských ekosystémech smrkového vegetačního stupně (malý vývojový cyklus) s trvalou existencí typu lesa závěrečného (upraveno podle SCHMIDT-VOGT 1985; VACEK S. et al. 2007).

3.1.3.1. Velký vývojový cyklus

Velký vývojový cyklus vzniká na lesní půdě, která je souvisle zbavená lesního porostu, díky rozsáhlé disturbanci (vichřice, požáry, přemnožení herbivorů) – (VACEK S. et al. 2010). Některé typy lesních ekosystémů mají predispozici k výskytu těchto disturbancí, ale bývají často přizpůsobeny a obnova porostu je na ně odkázána (KLIMO 1994).

Velký vývojový cyklus rozdělujeme na 3 fáze:

- a) přípravný les,
- b) přechodný les,
- c) závěrečný les (klimaxový).

Ve fázi přípravného lesa dochází k šíření světlomilných pionýrských dřevin, které jsou typické k rychlému osídlení volných ploch v porostu. Mezi nejčastější pionýrské dřeviny řadíme břízu bělokorou, jeřáb ptačí, vrbu jívu a topol osiku (KOŠULIČ 2010; KULA 2014). Tyto dřeviny jsou charakteristické každoroční fruktifikací, tvorbou velkého množství semen, které se lehce roznáší větrem, vodou a živočichy (POLENO et al. 2007). Typickým znakem je jejich krátkověkost, rychlý růst v mládí a brzká kulminace přírůstu (VACEK S. et al. 2010). Pionýrské dřeviny mají kladný vliv na vláhový režim růstového prostoru a na tvorbu humusu, tudíž prostor dostává opět vzhled a charakter lesního porostu (KORPEL 1991). V této fázi nastává tzv. přechodný les, který se skládá z více etází. V porostu vzniká zástín, kde se uchycují dlouhověkové dřeviny, které snášejí zastínění (buk, smrk, jedle a javor). Tato kolonizace vzniká pod krytem pionýrských dřevin, které pomalu nahrazují stinné dřeviny (CHAPMAN et al. 2006; PICKETT, WHITE 2013). Tato fáze podle výskytu stinných dřevin v okolních porostech trvá různě dlouhou dobu (MATUSZKIEWICZ et al. 2013). Postupným přírodním vývojem vzniká les závěrečný (klimaxový). Dominují zde stinné dřeviny, pionýrské dřeviny zcela chybí. Klimaxový les uzavírá velký vývojový cyklus. Toto stadium může trvat bez časového omezení, ale v rámci klimaxu probíhá tzv. malý vývojový cyklus (KORPEL 1989).

3.1.3.2. Malý vývojový cyklus

Malý vývojový cyklus se skládá ze tří stádií (KORPEL 1982):

- a) stadium rozpadu,
- b) stadium dorůstání,
- c) stadium optima.

Ve stadiu rozpadu dochází k uvolňování porostu a prosvětlování zápoje mateřského porostu, které je zapříčiněno odumíráním jednotlivých stromů nebo působením disturbance (JAWORSKI, KARZMARSKI 1995). Tvoří se tak vhodné podmínky pro přirozenou obnovu. Semenačky stinných dřevin reagují na prosvětlení prostoru zvýšeným růstem. V prosvětlených mezerách po odumřelých stromech vznikají převážně agregované skupiny přirozené obnovy. Druhová skladba a struktura budoucího porostu závisí na rychlosti a velikosti mezer (KUCBEL et al. 2010; BÍLEK et al. 2014). Při stadiu dorůstání převažují stromy mladých generací, které využívají své růstové schopnosti. V tomto stadiu dochází ke snižování objemu odumřelého dřeva (ŠAMONIL, VRŠKA 2007). Klesá i celkový počet jedinců přirozené obnovy autoregulací. Převažují stromy střední a spodní vrstvy se značným stupňovitým a vertikálním zápojem, vysokou vitalitou a nízkou mortalitou stromů. I přes výškově silně diferencované porostní skupiny se přes značnou různověkost výškově vyrovnají a nastává stadium optima, které se dělí na dvě fáze – fáze výstavby a fáze stárnutí. Ve fázi výstavby dochází k maximální výši porostní zásoby v porostní skupině. Výškový přírůst stagnuje a objemový přírůst zřetelně klesá. Stadium optima se vyznačuje malým počtem stromů na plošnou jednotku, ztrátou vrstevnatosti a vzácně předčasnou mortalitou nejlustších stromů. V porostu převládají stromy nejvyšších tloušťkových tříd a zápoj porostu je rozvolněný. V závěru tohoto stadia dochází k vyšší mortalitě, zejména u nejstarších stromů (VACEK S. et al. 2007).

3.2. Struktura lesních ekosystémů

Jednotlivé stromy v porostu se liší v rychlosti růstu, v tvorbě biomasy nebo různou fází ontogenetického vývoje. Mnohem složitější situace je v populacích, které jsou tvořeny nestejnověkými jedinci. Nerovnocennost jedinců v populaci vytváří strukturu populace. Strukturu populací můžeme zjišťovat (VACEK S. et al. 2010):

- a) jednorázově v určitém času, kde se stanoví tzv. statická struktura. Tato metoda se používá především u dlouhověkých dřevin, kde se zjišťují počty jedinců v populaci v jednotlivých kategoriích, které se určují podle nějaké důležité charakteristiky. Tyto kategorie nazýváme třídy, např. jedinci v populaci se rozdělují podle stáří do věkových tříd a poté se zjišťuje frekvence jedinců v těchto třídách.
- b) v průběhu celého životního cyklu populace, kde se stanoví tzv. dynamická struktura (SLAVÍKOVÁ 1986). Při této metodě se sleduje od vyklíčení jedinců po

úhyn posledních jedinců v populaci. Používá se u populací s krátkým životním cyklem např. dvouletých bylin.

Struktura porostu zahrnuje vnější a vnitřní znaky, které charakterizují celé vnitřní uspořádání porostu. Skladba porostu je dána jeho původem, druhovým složením, prostorovým uspořádáním nebo věkovým složením. Rozlišujeme tři základní skladby porostu (VACEK S. et al. 2010):

- a) dřevinná skladba porostu,
- b) věková skladba porostu,
- c) prostorová skladba porostu.

Dřevinná skladba porostu se skládá z druhů dřevin a jejich zastoupení v porostu. Funkce jednotlivých dřevin v lesním porostu se dělí do třech základních přístupů: ekologického, ekonomického a environmentálního.

Podle ekologického přístupu můžeme dřeviny rozdělovat (VACEK S. et al. 2018):

- Dřevina přípravná – pomáhá připravovat vhodné půdní podmínky pro hlavní dřevinu, vyznačuje se krátkověkostí, rychlým růstem v mládí a častou fruktifikací.
- Dřevina meliorační – jejím úkolem je zlepšování stanovištních podmínek. Minimální podíl melioračních a zpevňujících dřevin je závazný ukazatel hospodaření pro částečné přeměny lesů hospodářských, zvláštního určení a ochranných.
- Dřevina hospodářská – je pěstovaná v hospodářském lese pro využití dřeva.
- Dřevina hlavní – většinou v porostu zcela převládá.
- Dřevina přimíšená – má menší zastoupení než dřevina hlavní, ale větší než 10 %.
- Dřevina vtroušená – má zastoupení menší než 10 %.
- Dřevina autochtonní – dřevina, která se na určitém území vyskytovala v minulosti v přírodních biocenózách.
- Dřevina introdukovaná – dřevina, která pochází ze vzdálenějších zemí či světadílů.

Věková skladba se charakterizuje věkovým členěním, které se dělí do věkových stupňů nebo tříd. Podle věkového rozdělení rozlišujeme porosty na stejnověké a různověké. Věková skladba porostu ovlivňuje jak životnost, tak mortalitu. Podle věku a vzhledu porostu, rozlišujeme růstové a vývojové fáze (POLENO et al. 2007). V porostech

vzniklých z umělé, přirozené či kombinované obnovy rozlišujeme sedm základních růstových fází (VACEK et al. 2016):

- 1) nálet a kultura založená,
- 2) nárost a kultura odrostlá,
- 3) mlazina,
- 4) tyčkovina,
- 5) tyčovina,
- 6) nastávající kmenovina,
- 7) vyspělá kmenovina.

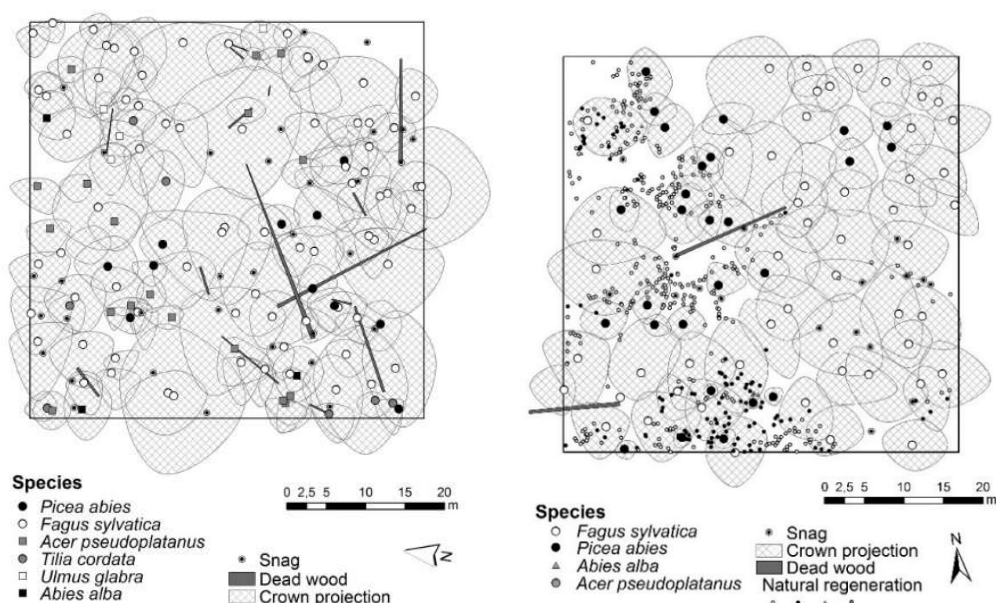
Růstové fáze v lesních porostech jsou rozděleny tak, aby určitý pěstební úkon v převládajícím rozsahu byl přiřazen k jedné růstové fázi (VACEK S. et al. 2010). Vývojové fáze lesa charakterizují rozdílné dlouhotrvající úseky života přírodního lesa, v němž se každé složky přizpůsobují podle vnitřních zákonitostí, mění se kvantitativně a kvalitativně, vznikají, vyvíjejí se a zanikají. Jde o integrovaný cyklický vývoj, v němž můžeme vyčlenit řadu vzájemně propojených cyklů např. cyklus vody, cyklus energie. Existuje nadstavbový cyklus, který nazýváme malý vývojový cyklus, u kterého rozlišujeme tři základní vývojová stadia – dorůstání, optima a rozpadu (POLENO et al. 2011).

Prostorová skladba porostu se rozděluje podle směru na horizontální (Obr. 2) a vertikální. Podle horizontálního rozmístění sledujeme hustotu porostu, zápoje a zakmenění, naopak podle vertikálního rozmístění tvorbu jednoho nebo více porostních pater (VACEK S. et al. 2010). Spojením horizontální a vertikální struktury vzniká porostní profil. U horizontálního rozmístění je zápoj charakteristický vzájemným dotykem a prolínáním korun. Rozděluje čtyři druhy zápoje:

- a) horizontální – koruny jednotlivých stromů jsou uspořádány v jedné vrstvě,
- b) stupňovitý – koruny tvoří dílčí vrstvy,
- c) diagonální – korunový prostor se plynule snižuje nebo zvyšuje,
- d) vertikální – koruny jsou rozmístěny v celém produkčním prostoru.

Největší vliv na horizontální strukturu má způsob a postup vzniku porostu a způsob redukce počtu stromů autoredukci a cílevědomým zásahem lesního hospodáře. U přirozené obnovy mají jedinci převážně shlukovité a někdy i náhodné výchozí rozmístění (VACEK S. et al. 2018). Z hlediska vertikální struktury se sleduje tvorba porostních vrstev, v jejich rámci porostních etází a úrovní (VACEK S. et al. 2016).

Vertikální strukturu ovlivňuje především věk stromů a odlišná růstová rychlost jednotlivých druhů stromů (POLENO et al. 2007). Zvolenými pěstebními postupy, např. úrovnovými probírkami lze vertikální strukturu ovlivňovat (PRŮŠA 2001).



Obr. 2: Horizontální struktura smíšených porostů na trvalých výzkumných plochách v CHKO Broumovsko (TVP Kozínek 4 – vlevo) a CHKO Jizerské hory (TVP Josefův důl 2 – vpravo).

3.3. Přírozená obnova

Největší rozvoj přírozené obnovy nastal ve dvacátých a třicátých letech 20. století. Lesníci pořádali mnoho exkurzí do míst, kde se přírozené obnově dařilo. Osvědčené lokální obnovní postupy často selhávaly při přenosu do jiných stanovišť. Lokální stanovištní a porostní analýzy musely vytvořit základnu pro odpovídající přizpůsobování obnovních postupů, aby bylo možné cílevědomě usměrňovat působící přírodní síly (VACEK S. et al. 2009). O možném přenosu úspěšných výsledků obnovy na jinou lokalitu poskytne pouze ekologicky analyzované šetření (POLENO 1993). Přírozená obnova se člení na generativní, tj. ze semenné produkce (převládá) a vegetativní – porost vzniká z výmladků – pařezových, kořenových nebo pomocí hřížení (VACEK S. et al. 2009).

3.3.1. Předpoklady přírozené obnovy

Velmi důležitým předpokladem pro přírozenou obnovu je opad semene některé dřeviny. Druhým důležitým předpokladem je vhodný stav půdy, aby mohlo semeno vyklíčit a semenáček vzejít (VACEK S. et al. 2018). Pro příznivý stav půdy napomáhá biologická příprava půdy, která se připravuje cílevědomou těžbou dřeva. Ta se provádí, aby se především upravil zápoj porostu (VACEK S. 1981). Významný vliv na výskyt a

vývoj přirozené obnovy má také mikrorelief a mikrostanoviště (ŠTÍCHA et al. 2010; LIIRA et al. 2011; PROKÚPKOVÁ et al. 2021). Například u buku lesního nejhojněji přirozená obnova odrůstá v depresích s příznivými půdními podmínkami, naopak silný pokryv a konkurence trav (*Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*) negativně ovlivňuje přirozenou obnovu lesa (VACEK Z. et al. 2015, 2017; PROKÚPKOVÁ et al. 2020). Třetím předpokladem obnovy jsou vhodné klimatické podmínky, příznivý stav porostního klimatu a vhodný průběh povětrnosti od opadu semene až po vzejití semenáčku a dále přes jejich přežití prvního vegetačního období (ŠERÁ et al. 2000; WAGNER et al. 2010). Posledním, ale nejdůležitějším předpokladem je výskyt semenného roku. Pro úspěšnou obnovu je nutné, aby se všechny čtyři podmínky střetly ve vhodné konstelaci naráz (VACEK S. et al. 2009).

3.3.2. Specifikace přirozené obnovy

Přirozená obnova je proces, při kterém vzniká porost za pomoci a přítomnosti mateřského porostu (POLENO et al. 2009). Přirozená obnova má své určité etapy, které probíhají plynule, pokud se vytvoří vhodné podmínky. Počáteční etapu přirozené obnovy dělíme na tři fáze podmínek:

- a) předčasná fáze – přirozená obnova nastává v čase, kdy ještě nejsou vhodné podmínky pro ni. Semena mohou vyklíčit, ale pro semenáčky ještě nejsou vhodné půdní a mikroklimatické podmínky,
- b) optimální fáze – příznivé podmínky pro přirozenou obnovu,
- c) promeškaná fáze – vhodné podmínky již zanikly, zejména nástupem buřene (VACEK S. et al. 2016).

Přirozená obnova se nejvíce vykytuje na území s vyšším obsahem srážek, převážně ve vyšších a středních polohách. K nejnějnějšímu dosažení přirozené obnovy dochází v edafické kategorii kyselé (K), protože má malé sklony k zabuřnění (POLENO et al. 2009). V praxi se často setkáváme s diametrálně odlišnými názory na přirozenou obnovu a je nutné si uvést všechny klady i zápory přirozené obnovy (VACEK S. et al. 2009):

Výhody:

- Zachování autochtonních, ale i alochtonních populací, které se na dané lokalitě osvědčily jako geneticky vhodné.
- Ponechání vysoké genetické diverzity populací.
- Menší náklady na sadbu a síji.
- Získávání náletových semenáčků k zaškolování do lesních školek.

- Při větším počtu náletových semenáčků jsou méně významné škody zvěří (AMBROŽ et al. 2015).

Nevýhody:

- Závislost na fruktifikaci stromů.
- Nerovnoměrnost hustoty přirozených náletů, při které vznikají přehoustlé skupiny náletů a tím vznikají mezery, které se musejí doplnit, což je velmi nákladné (KANTOR 2001).
- Přirozená obnova se vyskytuje převážně pouze z dřevin mateřského porostu, což je nevýhoda u monokultur.
- Nezbytnost přípravy půdy pro některé druhy dřevin (zejména na chudých či zabuřeněných stanovištích).

3.4. Škody zvěří

Lesní ekosystémy podléhají časovým změnám a různým stresorům, přičemž důležitým aspektem jejich fungování je časová stabilita v reakci na tyto vnější faktory (MAZANCOURT et al. 2013). Dynamika přírodních lesů by nemohla kontinuálně probíhat bez výraznějších antropogenních a biogenních narušení (VRŠKA et al. 2009). Nicméně narušování vichřicemi, požáry či kůrovcem se nevyhýbá ani přirozeným lesům (ZIELONKA et al. 2010; KUCBEL 2010). K těmto přírodním disturbancím patří také zvěř, jež je považována nejdůležitější faktor ovlivňující strukturu lesů mírného pásma, který je schopen výrazně ovlivnit proces regenerace a následně ohrozit vývoj lesa (SENN, SUTER 2003; SUZUKI 2013).

Horské oblasti jsou kvůli pomalému růstu stromů (AMMER 1996; VACEK Z. 2017) ke škodám způsobených zvěří ještě náchylnější, než lesy nižších poloh (MOTTA 2003). Navíc zájmová oblast Sudetské soustavy se vyznačuje sekundárně vysokou populací jelena evropského (*Cervus elaphus* L.) a srnce obecného (*Capreolus capreolus* L.) – (VACEK Z. et al. 2014; SLANAŘ et al. 2017; CUKOR et al. 2019; VACEK S. et al. 2019a). Současný myslivecký management, který neumožňuje kontrolu redukce nepřirozeně vysoké populace kopytníků, představuje významnou hrozbu pro biologickou rozmanitost smíšených lesů (SCHULZE et al. 2014). Navíc i nízké hustoty kopytníků mohou mít výrazné dopady nejen na přirozenou obnovu, a tím na vývoj lesa (JORRITSMA 1999). Významnou roli krom škod okusem na přirozené obnově hraje loupání a ohryz, zejména na smrku ztepilém (FINĐO 1992; CUKOR et al. 2019a, 2019b). Mezi další méně časté

škody zvěří lze zařadit vytloukání a odírání kmenů (FIŇDO, PETRÁŠ 2010). Vytloukáním nevznikají tak výrazné škody jako loupáním, ohryzem či okusem, ale lokálně mohou být právě pro vtroušené a přimíšené dřeviny fatální (TUM 2008).

Zvěř významně ovlivňuje také druhové složení lesních ekosystémů (GILL, BEARDALL 2001). V posledních desetiletích byl v Sudetské soustavě patrný pokles zastoupení jedle a ve prospěch zmlazení buku (HOFMEISTER et al. 2008; VACEK S. et al. 2015c). Pokles podílů jedle v důsledku okusu, ale také dalších dřevin jako je klen (*Acer pseudoplatanus* L.), jeřáb (*Sorbus aucuparia* L.) a v menší míře i buk (*Fagus sylvatica* L.), byl potvrzen i v jiných oblastech střední Evropy (MOTTA 2003; DIACI et al. 2010).

Z hlediska ochranným opatření proti škodám zvěří je důležitá zejména redukce vysoké a stále zvyšující se populace zvěře (VACEK Z. 2017). Je nutné dosáhnout harmonie mezi lesnickým a mysliveckým managementem (KAŠTIER et al. 2015). Mezi dalšími významné faktory eliminující škody zvěří patří především výrazné zvýšení plošné či individuální ochrany, zřizování přezimovacích obůrek, krmení zvěře na vyhrazených místech či reintrodukce vlka, která již započala (VACEK Z. et al. 2014; CUKOR et al. 2019a; PROKŮPKOVÁ et al. 2019).

3.4.1. Škody způsobené okusem

Nejčastějším typem poškozování lesních dřevin je okus zvěří (FIŇDO, PETRÁŠ 2011). Okusovány jsou především terminální výhony dřevin v náletech a mlazinách (UHLÍŘOVÁ et al. 2004). V místech zvýšeného výskytu zvěře dochází často i k okusu bočních větví (VACEK Z. et al. 2014; VACEK Z. 2017). Poškození terminálního výhonu má na výškový růst větší dopad než-li poškození bočního výhonu. Následkem okusu může dojít ke snížení přírůstu jedince, kmenové deformaci, ztrátě vitality a až k odumření jedince (TUMA 2008). Následky okusu zhoršuje po sobě několik let opakovaný okus, kterým jsou sazenice značně oslabované a následně dochází k mortalitě jedinců (KESSL et al. 1957). Okusem trpí nejčastěji listnaté dřeviny a jedle bělokoré, které jsou pro zvěř atraktivní. Méně pak dochází k okusu u ostatních jehličnatých dřevin, zejména smrku ztepilého (SLANAŘ et al. 2017; VACEK S. et al. 2019a; PROKŮPKOVÁ et al. 2020). Okusem jsou nejvíce poškozovány ty druhy dřevin, které nejsou v dané lokalitě hojně zastoupené (AMMER 1993; TUMA 2008). Na druhou stranu listnaté dřeviny snášejí okus lépe, než dřeviny jehličnaté (FIŇDO, PETRÁŠ 2011).

Obnova poškozená okusem je schopná regenerovat poškození pokud, jsou v dobré kondici. Víceleté intenzivní poškození okusem způsobuje zakrnění jedince a v horším případě má za následek úhyn. Po okusu zvěři se jedinci snaží nahradit chybějící asimilační plochu tvorbou zmnožených výhonů (FIŇDO, PETRÁŠ 2011). Tento proces rozeznáme i po několika letech podle tvorby náhradního vrcholu, ke které došlo bajonetovou formou (KESSL et al. 1957). Z pěstitelského hlediska se jedná o tvarově nežádoucí jedince, kteří by se měli z porostu odstranit negativním výběrem (FIŇDO, ŽILINEC 1993). Z ekologického hlediska má okus velký význam v udržování dřevinné vegetace v přízemní vrstvě a ve stimulování produkce fyto-masy, která zvěři slouží jako trvalý zdroj potravy (FIŇDO, PETRÁŠ 2011).

3.4.2. Škody způsobené loupáním a ohryzem

Loupání a následné hniloby patří k nejvýznamnějším problémům v lesním hospodářství (ČERMÁK, JANKOVSKÝ 2006; CUKOR et al. 2019a, 2019b). Býložravci poškozují kůru a lýko lesních dřevin z důvodů získávání potravy či značení teritoria. V České republice loupání a ohryz způsobuje zejména jelen lesní (*Cervus elaphus*), jelen sika (*Cervus nippon*), muflon (*Ovis musimon*) a daněk evropský (*Dama dama*).

Škody loupáním vznikají v letním období, během kterého proudí lýkovou částí míza a zvěř snadno odtrhne kůru od kmene (TUMA 2008). Loupáním jsou nejčastěji poškozovány stromy od mlazin až po nastávající kmenoviny, a to před vytvořením hrubé borky (CÍSLEROVÁ 2005). Poškozovány jsou jak stromy jehličnaté, tak také listnaté dřeviny. Míra poškození porostů loupáním je dána jednak populační hustotou daného druhu zvěře, ale také i charakteristikou lesního prostředí (JERINA et al. 2008; BORKOWSKI, UKALSKI 2012). Tento typ poškození se následně projeví na ekonomickém zhodnocení poškozeného dřeva (GILL 1992; WELCH, SCOTT 2017), a to zejména z důvodu následného šíření houbových patogenů v kmeni poškozeného stromu (VERHEYDEN et al. 2006; MÅNSSON, JARNEMO 2013). Ekonomická ztráta však není jediným problémem. V případě rozvoje houbových patogenů dále dochází k ovlivnění stability porostů z pohledu snížené odolnosti vůči abiotickým a biotickým činitelům (VASILIAUSKAS et al. 1996). Stromy poškozené loupáním jsou více náchylné na klimatickou změnu (CUKOR et al. 2019a). Pokud loupání překročí 90 % obvodu kmene, dochází k odumírání celého stromu (GILL 2006).

Následkem poškození loupáním je vždy infekce dřevokaznými houbami, na jehličnatých dřevinách zpravidla pevníkem krvavějícím (*Stereum sanguinolentum*), v menší míře také plstnatečkem severním (*Climacocystis borealis*), troudnatecem pásovaným (*Fomitopsis pinicola*) či bělochorošem hořkým (*Postia stiptica*). U listnatých dřevin k nejdůležitějším ranovým houbám lze podle SOUKUPA (2007) zařadit troudnatec kopytovitý (*Fomes fomentarius*), choroš šupinatý (*Polyporus squamosus*), dřevomor kořenový (*Hypoxylum deustum*) a hlívu ústříčnou (*Pleurotus ostreatus*). Ve vyšších vegetačních stupních, kde jsou stanoviště vlhčí, se hniloba se šíří rychleji nežli v nižších vegetačních stupních, kde prostředí je sušší a není tolik vhodné pro šíření hniloby (KESSL et al. 1957).

Škody ohryzem zvěř způsobuje v zimním období a je v podstatě totožný s loupáním, protože neproudí lýkem míza, nedá se sloupávat v celých pruzích. Poškození je tedy menší a v ráně jsou vždy zřetelné stopy po spodních řezácích zvěře (TUMA 2008). Následkem poškození ohryzem je stejně jako u poškození loupáním infekce dřevokaznými houbami nejčastěji opět pevníkem krvavějícím (*Stereum sanguinolentum*) a v důsledku hniloby dochází ke snížení stability, vitality, přírůstku a snížení zpeněžení dřeva (TUMA 2008; VACEK Z. et al. 2021b). Škody ohryzem se celkově projevují ztrátou přírůstu, znetvořením kmene závaly, snížením kvality dřeva obzvláště houbovými a hmyzovými infekcemi, později nebezpečím větrných i sněhových polomů (KESSL et al. 1957).

3.5. Smíšené lesy

Zachování biologické rozmanitosti je významným cílem pro trvale udržitelné hospodaření v lesích (PIUSSI, FARRELL 2000). Tomu odpovídá i současný trend hospodaření v Evropě podporující bohatší biologickou rozmanitost prostřednictvím zvýšeného využívání přirozené obnovy a zejména většího množství smíšených lesních porostů (MATUSZKIEWICZ et al. 2013). Smíšené porosty se oproti stejnověkým monokulturám (zejména smrkovým) vyznačují větší stabilitou vůči vnějším vlivům, zejména pak znečištění ovzduší či klimatickým změnám (LIIRA et al. 2011; GRIESS et al. 2012). Např. VACEK Z. et al. (2019) uvádí vyšší resistenci smrku vůči koncentracím SO₂ a klimatickým extrémům v porostech, kde tvořil pouze příměs oproti čistým smrkovým monokulturám. Obdobně PRETZSCH et al. (2013) uvádí vyšší odolnost smrku vůči suchu ve smíšených porostech. Navíc příměsí jednotlivých dřevin lze dosáhnout vyšší

produkční schopnosti při porovnání s nesmíšenými porosty lesních dřevin (DEL RÍO et al. 2013; PRETZSCH et al. 2015; MINA et al. 2018). Ve smíšených porostech ve srovnání s monokulturami dochází k efektivnějšímu využívání zdrojů podzemní vody a poměru i koloběhu živin v půdě kvůli rozdílnému typu kořenového systému (BLOCK 1997; AUGUSTO et al. 2002; FORRESTER et al. 2013). Pozitivní účinek smíšení porostu na druhou stranu silně závisí na klimatických a přírodních podmínkách (HUBER et al. 2014).

3.5.1. Druhovému složení smíšených lesů

Porostní druhové složení jednou z nejdůležitějších částí trvalé udržitelnosti a produktivity lesních ekosystémů (LINDENMAYER 2000). Druhové složení spolu se strukturou jsou hlavní atributy porostů, které vzájemně ovlivňují funkci ekosystémů a zároveň jsou na sobě vzájemně závislé (CROW et al. 2002). Druhové složení porostů ovlivňuje jak lesní biotop poskytováním krytu, tak i mikrostaništní podmínky a koloběh živin v lesním ekosystému (CARVALHO 2011). Jako vhodná varianta se jeví smíšení opadavých a neopadavých druhů dřevin, jež může vést k lepším růstu kvůli diverzifikaci zdrojů z prostředí, což může v konečném důsledku směřovat ke snížení stresu jednotlivých dřevin a zvýšení odolnosti porostů (PRETZSCH et al. 2014). Kromě druhů dřevin významnou roli také hraje typ smíšení v porostu (NGO BEING et al. 2013).

Vlivy jak vnější, tak vnitřní, objasňující koexistenci dřevin ve smíšených lesích jsou předmětem zájmu pro řadu autorů (WILSON 2011). Mnoho těchto vlivů ještě stále není v současné době řádně prozkoumáno, oproti poměrně široce zkoumaným druhovým porostním směsím ve fázi přechodného lesa (PALUCH, JASTRZĘBSKI 2013). Této fázi zpravidla předchází poměrně velké disturbance, které jsou do značné míry nepředvídatelné a často mohou vést k podstatným změnám v porostní dynamice. Významně rušivé jevy působící na lesní porosty jsou velmi složité komplexy mnoha faktorů, a to jak biologických, tak fyzikálních (PALUCH 2007).

Samotné dřevinné složení porostů je utvářeno mnoha faktory a nároky jednotlivých druhů stromů. Tyto mechanismy pak mohou mít přímý vliv na autoregulační změny v druhovém složení a vzájemných interakcích v lesních porostech (WILSON 2011). Mezi nejvýznamnější faktory patří např. požadavek na živiny a světlo, fenologii růstu, kvetení či dlouhodobou historii porostního společenstva (SILVERTOWN 2004; PAAL et al. 2011), protože obzvláště pěstební zásahy v minulosti často ovlivnily druhové složení (SITZIA et al. 2012). Mezi další významné faktory lze zařadit i výkyvy životního prostředí

(především klimatické výkyvy) – (SERRA-DIAZ et al. 2012), tlak zvěře (AMMER 1996) či reziduální strukturu lesních porostů a dostupnost světla spojenou s regeneračními procesy, které jsou úzce provázány s ekologickou adaptabilitou jednotlivých druhů a přímo tak mohou ovlivňovat vývoj lesa a konkurenční vazby mezi jednotlivými druhy (LHOTKA 2013).

Dřevinné složení přírodě blízkých porostů lze také považovat za určité vyjádření regeneračních procesů, což jsou sami o sobě jevy velice stochastické a druhová hojnost a zastoupení tak může v porostech výrazně kolísat (VACEK S. et al. 2013). Nicméně přirozené obnova a následné mezidruhové interakce v tomto juvenilním stadiu jsou utvářeny zejména, jak příznivými mikrostanovištními podmínkami, ve kterých mohou semena přežít, klíčit a vytvořit semenáčky, tak i samotnou dostupností semen (SNYDER, CHESSON 2004; VACEK S. et al. 2009). PALUCH, JASTRZĘBSKI (2013). Také prezentují tezi, že zvýšení zastoupení jednoho druhu vzhledem k jinému je jedním z faktorů, který podporuje jeho vyšší reprodukční šance. Nicméně tento předpoklad je ovlivněn v oblasti Sudetské soustavy ještě řadou dalších faktorů, např. patogeny (PALUCH, STĘPNIEWSKA 2012; VACEK S. et al. 2015b), býložravci (VACEK S. et al. 2013; VACEK Z. 2017), vegetačním pokryvem (BECKAGE et al. 2005), vzdáleností mezi mateřskými stromy (PACKER, CLAY 2003), dostupností světla (KUNSTLER et al. 2005) nebo půdní vlhkosti (ARRIETA, SUAREZ 2005). Výsledné druhové složení smíšených porostů může být těmito podmínkami a procesy velmi výrazně ovlivněno. Z porostů jsou vytlačovány zejména potravně atraktivní dřeviny, v podmínkách Sudetské soustavy je to např. javor klen, jasan ztepilý či jedle bělokorá, naopak výrazně nižší potravní atraktivita je zde zřejmá např. u smrku ztepilého (VACEK S. et al. 2014; SLANAŘ et al. 2017; VACEK S. et al. 2018). Ve většině případů se zvyšuje potravní atraktivita druhu se snižujícím se podílem dřevin v přirozené obnově (AMMER 1996).

3.5.2. Tvorba a význam smíšených lesů z hlediska klimatické změny

Druhové složení porostů může být kromě výše zmíněných faktorů ovlivněno i způsobem hospodaření. Například podrovní způsob oproti holosečnému snižuje dostupnost světla v porostech a může tak do značné míry ovlivňovat tempo růstu, stadia vývoje a zároveň poměrně výrazně i druhové složení (KNEESHAW, PRÉVOST 2007; LHOTKA 2013). Vytváření trvalých smíšených porostů cílových dřevin je však mimořádně náročným a složitým úkolem, přičemž na území ČR na nejméně 90 % lesní půdy mohou růst smíšené porosty. Tyto smíšené porosty vyžadují při zakládání jasnou

koncepti, ve které jde nejen o ekologické působení těchto směsí dřevin na sebe navzájem a na stanoviště, ale i o hledisko produkční a ekonomické (CÍLEK et al. 2022).

Při tvorbě smíšených porostů je nutné vycházet z cílové druhové skladby dřevin diferencovaně dle souborů lesních typů s akcentem na přirozenou druhovou skladbu. Tyto dřeviny a jejich porostní směsi odpovídají místním podmínkám prostředí a mají proto předpoklady pro žádoucí ekologickou a genetickou stabilitu (POLENO et al. 2009). Možné je také využití vhodných introdukovaných dřevin, pokud nedochází k poškozování stanovištních a porostních poměrů. Mezi tyto produkčně zdatné a do směsi vhodné nepůvodní dřeviny patří například douglaska tisolistá (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco), borovice černá (*Pinus nigra* J.F.Arnold) či smrk omorika (*Picea omorika* [Pančić] Purk.; PODRÁZSKÝ et al. 2016; VACEK Z. et al. 2021a; THOMAS et al. 2022, VACEK Z., VACEK S. 2023). Introdukované dřeviny v kontextu klimatické změny jednak zvyšují diverzitu a mohou nahradit některé odumírající dřeviny, navíc jsou mnohdy rezistentnější vůči klimatickým extrémům při porovnání s těmi domácími druhy (VACEK Z. et al. 2021a; BRABEC et al. 2023).

Stanovišti odpovídající smíšené porosty by měly přispívat k udržení zdravotního stavu lesa, ke zvýšení jejich produkční schopnosti a stability lesních porostů. Za takovýto model péče je ve stávajícím období přestavby lesů považován zejména hospodářský způsob podrovní, násečný a na některých stanovištích i způsob maloplošný holosečný a výběrný. Tyto způsoby ve svém důsledku vedou k vytvoření diferencovaného smíšeného lesa. Zejména pak citlivé zacházení s vertikální strukturou a druhovou skladbou je nejdůležitějším přírodě blízkým lesnickým uměním v podmínkách středoevropských smíšených lesů. Tento bohatě strukturovaný smíšený les je vždy ekologicky stabilnější, produkčně vyrovnanější a funkčně efektivnější než např. nyní převažující smrkové monokultury, které vznikly jako důsledek holosečného hospodaření v minulosti (VACEK S. et al. 2007, POLENO et al. 2007, 2009).

Mezi nejdůležitější obecná pravidla možnosti vzniku a vytváření smíšených porostů patří v závislosti na stanovišti a provozním cíli zejména:

- způsob a časový harmonogram vzniku a vytváření smíšených porostů,
- volba dřevin pro smíšené porosty,
- podíl dřevin ve smíšených porostech (obnovní i provozní cíl),
- předpoklad vývoje smíšených porostů,

- forma smíšení (jednotlivá, hloučkovitá, skupinovitá, řadová),
- péče o mladé smíšené porosty (CÍLEK et al. 2022).

Při tvorbě směsí dřevin mohou být dřeviny plošně různě rozmístěné. Tento způsob rozmístění dřevin na ploše se označuje jako forma smíšení. Forma smíšení může být jednotlivá, řadová, pásová, hloučkovitá, skupinová, ostrůvkovitá nebo plošná. Při tvorbě smíšených porostů se pracuje převážně se směsí hloučkovitou, skupinovitou a skupinovitou, než jednotlivou nebo řadovou. Jako nejvhodnější se jeví směsi dřevin s různými požadavky na intenzitu slunečního záření, které dovedou lépe využít i klesající stupeň ozáření v nižších vrstvách porostu (POLENO et al. 2007, VACEK S. et al. 2007).

Při zakládání smíšených porostů je důležitým parametrem vhodný počet dřevin a jejich poměr. Neplatí, že čím více dřevin se v porostu bude nacházet, tím bude stabilita a produkční potenciál porostu větší. Z tohoto hlediska je druhová skladba posuzována ze tří úrovní: druhová bohatost, druhová vyrovnanost a druhová různorodost (VACEK Z. et al. 2021b). Druhová bohatost vyjadřuje počet dřevin v daném porostu (MARGALEF 1958). Druhová vyrovnanost vyjadřuje relativní zastoupení (vyrovnanost) jednotlivých dřevin v porostu (HILL 1973). Druhová různorodost zahrnuje jak druhovou bohatost, tak i vyrovnanost (SIMPSON 1949). Různé studie primárně využívají druhovou bohatost k vysvětlení vztahu diverzity a produktivity porostu (MORIN et al. 2011, GILLMAN et al. 2015), nicméně druhová vyrovnanost a heterogenita by jednoznačně neměla být opomíjena (NIJS, ROY 2000, ZHANG et al. 2012). Například globální metaanalýza 54 studií dokumentuje, že nejlepším prediktorem při vysvětlení modelu produktivity porostu byla druhová vyrovnanost (34 %), zatímco druhová bohatost vysvětlila pouze 13 % variability (ZHANG et al. 2012).

Z hlediska klimatické změny smíšené lesy hrají nenahraditelnou roli při procesu nahrazování nepůvodních labilních monokultur lépe adaptovanými druhově bohatými porosty. Přírodě blízké způsoby pěstování smíšených lesů jsou kompatibilní s adaptačními principy na globální klimatické změny. U řady z nich však je jejich naplnění závislé na způsobu praktické realizace. Nejflexibilnějším hospodářským způsobem se vzhledem k adaptačním principům zdá být způsob skupinovité výběrný (velikost skupin 0,05–0,5 ha). Potenciál dalšího vývoje zde existuje, zejména s využitím umělé obnovy a specifické výchovy porostů. Vhodná je kombinace přístupů, zejména tam, kde nejsou ostře vymezené hranice. Jednotlivě výběrný způsob hospodaření z tohoto hlediska není optimální variantou (VACEK S. et al. 2007, CÍLEK et al. 2022). Důležité je

však z hlediska pěstování dodržovat specifikaci smíšených porostů. Pozitivní efekt míšení dřevin lze například výrazně snížit nevhodnými výchovnými zásahy, jako je snížení hustoty stromů v porostu na úroveň monokultur (příměs jiných druhů může omezit konkurenci) či prořezávkou/probírkou stínomilných dřevin v podúrovni (CORDONNIER et al. 2018, PRETZSCH et al. 2012, PRETZSCH, SCHÜTZE 2016).

3.6. Ekologické nároky hlavních dřevin

3.6.1. Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.)

Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) řadíme do oceánického a suboceánického klimatu (POLENO et al. 2009). Buk potřebuje dostatek srážek, a to především v letním období vyžaduje dostatečně relativní vlhkost vzduchu. Vyskytuje se od pahorkatin až po hory, je typickou dřevinou ve 4. lesním vegetačním stupni, ale ve výzkumech bylo prokázáno, že se buk vyskytuje i v nadmořské výšce 1310 m. V této oblasti se rozmnožuje vegetativně (VACEK S., HEJCMAN 2012). Vzhledem k různým přírodním podmínkám, ve kterých se buku lesnímu může dařit, je jeho areál rozšíření dán délkou vegetačního období, které se pohybuje od 90 do 175 dnů s průměrnou teplotou nad 10 °C (DITTMAR et al. 2003).

Přirozená obnova buku čelí mnoha nástrahám, jeden z hlavních důvodů jsou konzumenti např. ptáci, hlodavci a spárkatá zvěř, kteří jsou schopni zkonzumovat až 90 % úrody semen. Další problém je plíseň (*Phytophthora cactorum*), která napadá bukvice. Mezi problémy přirozené obnovy také řadíme dlouhý interval semenných roků, především v horských oblastech. Přirozené obnově se nejlépe daří v místech, kde jsou menší sklony k zabuřnění a zplevelení, semena mají větší šanci se dostat k půdě (POLENO et al. 2009). Buk je také citlivý na jarní přisušek, prudké oslunění a pozdní mráz (NINGRE, COLIN 2007). V posledních letech je však patrný expanzivní postup bukového zmlazení v horských oblastech (VAN GILS et al. 2008; ŠEBKOVÁ et al. 2011).

Strom má hladkou, tenkou a šedou borku. Výška buku dosahuje kolem 35–45 m. Letorosty jsou tenké a zprohýbané. Plody buku jsou trojboké (MUSIL 2003). Na volném prostranství začíná buk plodit kolem 20–40 let (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Semenné roky se objevují v intervalu 5–10 let (SVOBODA 1955). Kořenový systém je srdčitý. Dřevo buku je roztroušeně pórovité, nerozlišené na jádro a běl, ale často se tvoří nepravé jádro (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Buky se dožívají 200 až 400 let (HLADKÁ, ČAŇOVÁ 2005).

V poslední době dochází v souvislosti s klimatickými změnami k rozšiřování buku lesního do severnějších oblastí jeho výskytu (KOLÁŘ et al. 2017). V posledních

desetiletích se buk lesní lépe uplatňuje v severněji položených lokalitách, například v jižním Švédsku (BOLTE et al. 2010), ale také v horských oblastech, jako je Česká republika (VACEK S. et al. 2012). Růst buku v České republice je významně ovlivňován klimatickými změnami, což má dopady jak na jeho ekologii, tak na lesní hospodářství, zejména vzrůstá citlivost bukových hospodářských porostů na suchu (CONTE et al. 2018). I přesto se tato dřevina dokáže ve střední Evropě poměrně dobře přizpůsobit suchu a patří tak mezi nejstabilnější dřeviny, a to i v kontextu globálních klimatických změn (SHARMA et al. 2019). Pro svou plasticitu se buk lesní tak jeví jako jedna z nejslibnějších dřevin z hlediska tolerance vyšších teplot a dlouhodobého sucha způsobených klimatickými změnami oproti porovnání s ostatními hlavními hospodářskými dřevinami, zejména smrkem ztepilým (FUCHS et al. 2024).

3.6.2. Smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.)

Smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.) se nachází především v severní a střední Evropě. V jižní Evropě se vyskytuje ve vyšších nadmořských výškách. Roste v chladnějších oblastech s výskytem vlhkých půd (SPHON, SPHON 2013). Snáší dobře nadbytečnou vlhkost a vydrží i stagnující vodu bažin i rašelinišť. Nedostatek vody se však stává limitujícím faktorem dobrého růstu smrku. Je citlivější na vysoké teploty a nesnáší nízkou relativní vlhkost. Díky svému mělkému kořenovému systému není odolný vůči působení větru, následkem bývají vývraty (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Je velmi náchylný na imise, převážně na SO₂, což se ukázalo rozsáhlým hynutím lesních porostů např. v pohraničních horách (MUZIKA et al. 2004; KRÁL et al. 2015; PUTALOVÁ et al. 2019). V České republice se smrk vyskytuje ve všech vegetačních stupních, a to díky umělé obnově, která se rozšiřovala v 19. století (POLENO et al. 2009). SCHMIDT–VOGT (1986, 1987, 1989) rozděluje smrk v přirozeném horizontálním areálu na 3 oblasti:

- stredo a jihovýchodoevropská oblast,
- severovýchodoevropská oblast,
- sibiřská oblast.

Naopak MUSIL, HAMERNÍK 2007 rozděluje smrk pouze na dvě oblasti – stredoevropskou a severoevropskou oblast.

Smrk dosahuje velkých rozměrů s průběžným a přímým kmenem. Jeho borka je červenohnědá až šedá. Koruna je kuželovitá občas štíhlá s jemným větvením, jindy široká se silnými větvemi. Jehlice jsou čtyřhranné a mají tmavě zelenou barvu. Jeho dřevo má

žlutou barvu s výrazným přechodem letokruhů – velký rozdíl mezi jarním a letním dřevem (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Od 60 let začínají smrky kvést v rozmezí 4–5 let (SVOBODA 1953), ale ve vyšších polohách jsou semenné intervaly delší (8–14 let), klíčivost v těchto extrémních podmínkách je velmi nízká, proto generativní rozmnožování je často nahrazováno vegetativním množením (POLENO et al. 2009). Při nedostatku živin dochází ke snižování přírůstu, ale naopak vysoký obsah živin může způsobit napadení hnilobou jako je václavka smrková (*Almillaria osteve*). Pro rychlý růst dřeva se stal smrk hlavní hospodářskou dřevinou. Je vhodný ve stavebnictví, truhlářství, ale i na resonanční dříví (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Smrk ztepilý dosahuje maximálního věku 500 až 600 let (CASTAGNERI et al. 2013).

V minulosti byl smrk ztepilý a jeho monokulturní pěstování silně upřednostňován v rámci holosečného managementu na úkor smíšených lesů (KLOPČIČ et al. 2017), zejména díky jeho ekonomické výhodnosti, vysoké produkci a schopnosti dobře růst i mimo svůj přirozený areál (SPIECKER 2003). Z tohoto důvodu dnes na mnoha lokalitách původních smíšených horských lesů existují pouze stejnověkové smrkové monokultury (OTT et al. 1997). V posledních letech se však nepříznivé vlivy související se změnami klimatu, spojené s rozšířeným pěstováním smrku, stávají stále problematičtějšími (CREMER, PRIETZEL 2017) a jeho pěstování mimo přirozený areál je čím dál více zpochybňováno (GRIESS, KNOKE 2013). Proto jsou smrkové monokultury postupně přeměňovány na různověké porosty s vyšším podílem listnáčů, zejména buku (PRETZSCH et al. 2014), který může být využíván díky svému relativně vysokému produkčnímu a reprodukčnímu potenciálu a široké ekologické valenci (AMMER et al. 2008). V kontextu klimatické změny modely ukazují, že se areál rozšíření smrku ztepilého posouvá směrem na sever a postupně ztrácí velkou část svého současného areálu ve střední, východní a západní Evropě. Do roku 2100 budou dle predikcí vhodná stanoviště pro smrk omezena na vyšší nadmořské výšky ve střední Evropě a na oblasti v severním Švédsku, Finsku a Norsku. Smrk ztepilý tak sníží o téměř 50 % svůj současný areál distribuce (VACEK Z. et al. 2023).

3.6.3. Javor klen (*Acer pseudoplatanus* L.)

Javor klen (*Acer pseudoplatanus* L.) se zejména vyskytuje ve střední a jihovýchodní Evropě (POLENO et al. 2009). V České republice roste roztroušeně, nejčastěji ve skupinkách ve všech pahorkatinách, vrchovinách a pohoří (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Javor klen se vyskytuje v nejvyšších nadmořských výškách ze všech tří javorů

(800–900 m). Ve vyšších horách v České republice se vyskytuje ojediněle (POLENO et al. 2009). Klen snáší střední zástin a má vysoké nároky na půdní a vzdušnou vlhkost. V horských stanovištích kleny jsou typické vysoké srážky nebo vzdušná vlhkost, díky severským svahům nebo hlubokým údolím. Klen je součástí suťových lesů, kde se vyskytuje nejčastěji s jasanem, lípou, jilmem a bukem (HEIN et al. 2009).

Strom dosahuje velkých rozměrů s přímým válcovitým kmenem a košatou korunou. Roste do výšky 35–40 m. U starých kmenů je borka šupinově odlupčivá. Má srdčitý kořenový systém (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Plody mají délku 3–6 cm a svírají ostrý úhel (MUSIL, HAMERNÍK 2007). Tato dřevina začíná plodit semena mezi 25. a 30. rokem života. Strom produkuje semena každoročně, nicméně semenné roky jsou obvykle v intervalu 2 až 3 let (HEIN et al. 2009). Javor klen má dobrou přirozenou obnovu, díky dobré fruktifikaci a jeho lehkých okřídlených semen, které se roznášejí lehce větrem na dlouhé vzdálenosti. Jediný limitující problém u obnovy je převážně okus srnčí zvěří (POLENO et al. 2009). Kleny se dožívají 400 až 500 let (SJÖSTEDT 2012). Dřevo kleny se uplatňuje při výrobě hudebních nástrojů, dále v řezbářství a truhlářství (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Z hlediska klimatické změny se jedná o relativně rezistentní dřevinu s vysokým produkčním potenciálem a sekvestrací uhlíku (HEIN et al. 2009; VACEK S. et al. 2018).

3.6.4. Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.)

Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.) roste na západě a na jihu, ve větší míře se překrývá s areálem horského ekotypu smrku. V České republice se vyskytuje v nižších horských polohách (500–900 m), v této oblasti má i své produkční optimum (POLENO et al. 2009), jedli můžeme najít i kolem horní hranice lesa kolem 1200–1350 m (ČERNÝ 2007). Jedle snáší dlouhotrvající stín, je velmi náročná na vláhu a také na vyšší obsah živin v půdě oproti smrku. Nejlépe roste na hlubokých čerstvých půdách. Nemá ráda silné zimní mrazy a při dlouhotrvajících nízkých teplotách tvoří nepravé jádro a vznikají praskliny v dřevním válci (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Pro přirozenou obnovu vyžaduje dostatečný zápoj a půdu bez buřene. Přirozenou obnovu jedle limituje několik faktorů – okus semenáčků spárkatou zvěří, poškozování mladých porostů korovnicí kavkazskou a jedlovou (SENN, SUTER 2003; POLENO et al. 2009; VACEK S. et al. 2014).

Strom dosahuje velkých rozměrů, má průběžný přímý kmen a pravidelné přeslenité větvení. Borka je hladká a bělošedá, ve stáří podélně rozpukaná. Jedle má kulový kořen a z postranních kořenů má hluboko sahající upevňovací kořeny, díky nim je odolná vůči

větru. Jehlice jsou ploché, lesklé, na líci tmavě zelené a na rubu se dvěma bílými proužky (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Šišky jedle jsou rozpadavé (MUSIL, HAMERNÍK 2007). Plodnost nastává ve 25–35 letech v případě solitérních stromů, resp. v 60–70 letech v hustém lesním porostu (FEURDEAN, WILLIS 2008). Jedle se dožívá věku 300 až 600 let (BLEDÝ et al. 2024). Jedlové dříví bylo v minulosti nejvíce používáno do stavebního odvětví, jedle měla dobrou dosažitelnost oproti smrku, který nebyl dříve tak rozšířen (BERCHA 2006). Pravidelně rostlé dřevo se používá na výrobu hudebních nástrojů (ÚŘADNÍČEK et al. 2009).

V lesním hospodářství je jedli věnována zvláštní pozornost především kvůli jejímu významu v pěstování lesů a také kvůli výraznému snížení jejího zastoupení v Evropě, k čemuž docházelo již od 16. století (LARSEN 1986). V průběhu minulého století pak snižování zastoupení jedle pokračovalo na mnoha místech (GÖMÖRY et al. 2004) a dnes k mortalitě jedinců jedle často přispívají přírodní i antropogenní stresy (BOŠEL'A et al. 2014). Přesto je jedle a smíšené lesy, které vytváří, nadále důležitou součástí centrální a jihovýchodní evropské krajiny (BOŠELA et al. 2018). V mnoha oblastech je chřadnutí jedle připisováno změnám klimatu (KONÔPKOVA et al. 2018). Někteří autoři naznačují, že jedle může dosáhnout vyšší produktivity ve smíšeném porostu a také, že její růstová citlivost na letní sucha je ve smíšených porostech nižší (METZ et al. 2016). Z hlediska klimatické změny jedle je odolnější vůči dlouhodobému suchu ve srovnání se smrkem ztepilým, modřínem evropským a bukem evropským (VITASSE et al. 2019).

3.6.5. Jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia* L.)

Jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia* L.) se vyskytuje v celé Evropě, až k západní Sibiři a Malé Asii. V České republice se přirozeně se vyskytuje od nížin, na kyselých doubravách a na vřesovištích, až po horské polohy na kyselých, kamenitých podkladech, horských smrčín při horní hranici lesa (ÚŘADNÍČEK et al., 2009). Jeřáb se vyskytuje nejčastěji se smrkem ztepilým, břízou pýřitou, borovicí klečí, bukem lesním a javorem klenem (RASPÉ et al. 2000; VACEK S. et al. 2010).

Jeřáb je strom dosahující výšky 15–20 m s řídkou, štíhlou korunou a rovným kmenem. Schopnost dožití je až 150 let (GRIME et al. 1988). Jeřáb je pionýrskou dřevinou, jeho plodnost začíná v 15–20 letech a pak se opakuje v intervalech 2–3 let (SVOBODA 1957). Kořenový systém je houževnatý a vláknitý podle charakteru půdy. Na půdách hlubokých má kulový kořenový systém. Ovšem častěji se setkáváme s mělkým

kořenovým systémem hlavně na kamenitých půdách, související s vegetativním rozmnožováním (ÚŘADNÍČEK et al. 2009).

Edafické požadavky jeřábu jsou podobné požadavkům břízy, avšak jeřáb je vůči stínu odolnější než bříza (MCVEAN, RATCLIFFE 1962). Jeřáb je světlomilnou dřevinou, která v mládí poměrně dobře snáší zástin. Růst je v mládí velice rychlý, v 10 letech může mít výšku až 5 m, avšak jeho růst se zpomaluje ve věku 30 let. Je nenáročný na půdu i vlhkost, ale nesnese záplavy. Jeřáb je nenáročnou dřevinou s velkým ekologickým rozpětím, a navíc je velmi odolný proti časným a pozdním mrazům (SVOBODA 1957). Roste přirozeně na půdách chudých, vlhčích až mírně suchých i na kamenitých a rašelinných podložích. Při horní hranici lesa je přirozenou příměsí smrčín (PROKŮPKOVÁ et al. 2019a). Velice rychle osidluje volné či zdevastované plochy včetně výsypek. V horských oblastech je považována hlavně za dřevinu přípravnou, kde jsou porosty značně poškozeny imisemi (ÚŘADNÍČEK et al. 2009). Na druhou stranu jsou porosty jeřábu často limitovány okusem zvěře (MOTTA 2003; LEHNEROVÁ, MARUŠÁK 2009; VACEK Z. 2017). Klimatická změna akcelerovala šíření jeřábu do vyšších nadmořských výšek a směrem na sever, nicméně v budoucnu se očekává ztráta jeho přítomnosti v jižní, střední a východní Evropě (RÄTY et al. 2016).

3.7. Přírodě blízké pěstování lesů

V lesích České republiky je stále rostoucí zájem o ochranu přírody, zejména v maloplošných zvláště chráněných územích, v prvních zónách chráněných krajinných oblastí a v prvních a druhých zónách národních parků (VACEK S. et al. 2012). Nicméně systémy trvale udržitelného hospodaření v lesích nestačí k naplnění poslání těchto území, které spočívá v uchování nebo zlepšení přírodních hodnot v prostředí silně ovlivněném člověkem. Toho lze dosáhnout pouze prostřednictvím diferencované péče nebo managementu, který je přírodě blízký. Přístup přírodě blízká péče nebo přírodě blízký management lesních ekosystémů se maximálně spoléhá na přirozené procesy a postupně omezuje cílevědomé zásahy do biologických dějů na minimum. Na rozdíl od tradičního trvale udržitelného hospodaření, který klade důraz na využití lesů z hlediska produkce, metody přírodě blízké péče kladou značný důraz na původní složení lesních porostů – tedy na přítomnost autochtonních porostů, a to nejen v rámci druhového bohatství, ale i ohledně specifického genetického složení. Dalším důležitým aspektem je udržení přirozené věkové a prostorové struktury lesního porostu, aby les mohl plnit všechny

důležité ekosystémové funkce, které nejsou jen spojeny s produkčními aspekty. (VACEK S. 1999, VACEK S. et al. 2009). Vývoj původních lesů podléhá principu autoregulace, což vede k jejich samovolnému fungování. V našich klimatických podmínkách je les v podstatě jedinou vegetační formací, která je schopná udržovat svou stabilitu a životaschopnost pomocí vlastních vnitřních mechanismů a biologických procesů. To je ovšem za předpokladu, že stanovištní a porostní podmínky zůstanou poměrně stabilní a neprojdou zásadními změnami (KORPEL 1989, VACEK S. et al. 2012).

V souladu s aktuálně platnou legislativou (zákon č. 114/1992 Sb.) jsou v České republice definovány následující kategorie zvláště chráněných území:

- národní parky,
- chráněné krajinné oblasti,
- národní přírodní rezervace,
- přírodní rezervace,
- národní přírodní památky.
- přírodní památky.

Pro klasifikaci lesních ekosystémů do některé z kategorií chráněných území je klíčové posouzení jejich míry přirozenosti. Například ve studii VRŠKA, HORT (2003) lze lesní porosty zařadit do následujících kategorií přirozenosti:

- les původní,
- les přírodní,
- les přírodě blízký,
- les přirozený.

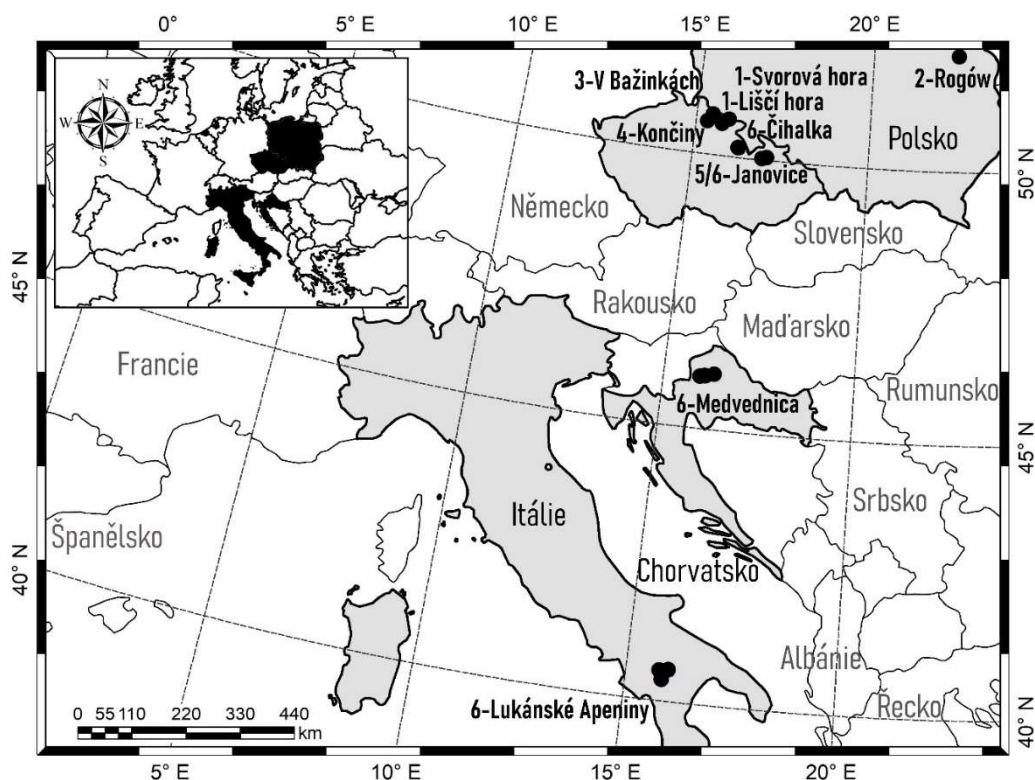
Konečným (vrcholným), i když často vzdáleným cílem managementu v přírodních rezervacích a v I. zónách velkoplošných chráněných území je dosáhnout lesního společenstva, které je schopné trvale existovat i bez zásahů ze strany lesnického hospodaření. Pěstební opatření jsou proto zaměřena především na ochranu lesních porostů před poškozováním a soustředí se na snahu o vytvoření a udržení potenciálních přirozených ekosystémů. Toho lze dosáhnout prostřednictvím podpory nebo návratu k plnému uplatnění autoregulačních procesů, které mají za cíl samovolně udržovat životní funkce lesního ekosystému (VACEK S. et al. 2012). Je nutné zajistit, aby dřevinná skladba byla složena především z dřevin, které jsou blízké přirozenému a původnímu prostředí. Introdukci geograficky nepůvodních a dřevin nevhodných pro dané stanoviště je nezbytné

zcela vyloučit. Obvykle se k dosažení tohoto cíle používá kombinovaná obnova. Tvar lesa bude převážně vysoký, avšak v porostech s účastí dubu může výjimečně převažovat les střední. V hospodářském způsobu (pokud je možné o pěstebních postupech v těchto lokalitách takto hovořit) se uplatní jemnější přístup, který převážně klade důraz na podrostní vývoj a využívá skupinovitě clonné postupy. Cílem je dosáhnout co největší míry přirozené obnovy a využít účelového výběru dřevin (MÍCHAL et al. 1999).

4. Metodika

4.1. Charakteristika zájmového území

Hlavní zájmovým územím pro strukturu, vývoj a management smíšených porostů byla Sudetská soustava. Jednalo se především o Krkonošský národní park, CHKO Jeseníky, CHKO Orlické hory a pro porovnání byla zvolena lokalita Rogów ve střední části Polska. Tyto smíšené lesní porosty byly použity pro zhodnocení struktury a vývoje lesních porostů včetně přirozené obnovy. Trvalé výzkumné plochy v Sudetské soustavě zabíraly rozsáhlý výškový gradient (581–1283 m) s úhrnem průměrných ročních srážek 750–1500 mm a průměrnou roční teplotou 3,0–7,2 °C. Zatímco trvale výzkumná plocha v okolí Rogówa se vyskytovala v nadmořské výšce 194 m s průměrným ročním úhrnem srážek 583 mm a průměrnou roční teplotou 7,6 °C. Na obr. 3 je zobrazena lokalizace trvalých výzkumných ploch, které byly využity pro zhodnocení struktury a vývoje vybraných lesních porostů.



Obr. 3: Trvale výzkumné plochy, které byly využity pro zhodnocení struktury a vývoje vybraných lesních porostů.

4.1.1. Krkonošský národní park

Krkonošský národní park se rozléhá na severu České republiky o rozloze 36 300 ha a byl založen v roce 1963. Má znaky vysokohorské přírody, a to v podobě severské

tundry a alpských ekosystémů. Cílem Krkonošského národního parku je ochrana či obnova samořídících funkcí přírodních systémů, ochrana volně žijících živočichů a volně rostoucích rostlin a ponechání typického vzhledu krajiny (KAJZAROVÁ 2012). Území Krkonošského národního parku se dělí podle managementové zonace, ta stanovuje pravidla péče o přírodu ve čtyřech definovaných zónách (z. 114/1992 Sb.):

- A – zóna přírodní – území na ucelených plochách, kde převažují přirozené ekosystémy, s cílem je zachovat a umožnit v nich nerušený průběh přírodních procesů.
- B – zóna přírodě blízká – území, kde jsou částečně pozměněné ekosystémy člověkem. Cílem je dosažení stavu odpovídajícího přirozeným ekosystémům.
- C – zóna soustředěné péče – území, kde jsou ekosystémy výrazně pozměněné člověkem. Cílem je zachování nebo zlepšení stavu ekosystémů, které jsou významné z hlediska rozmanitosti, kde jejich existence je podmíněna trvalou činností člověka nebo obnovy přírodě blízkých ekosystémů.
- D – zóna kulturní – zastavěné plochy a zastavitelná území obcí. Plochy s výskytem člověkem pozměněných ekosystémů převážně intenzivně obhospodařovaných polí a luk, určených k trvalému využívání člověkem.

Krkonoše jsou nejvyšší horskou oblastí Západních Sudet, Novosvětské sedlo ve výšce 889 metrů tvoří hranici mezi Jizerskými horami a Krkonošemi. Nejnižším místem Krkonoš je údolí řeky Jizery (okolo 400 m n. m.), zatímco nejvyšším bodem nejen Krkonoš, ale i České republiky je Sněžka (1602 m n. m.). Podle geomorfologie rozdělujeme dva hřbety – vnější Pohraniční hřbet, která má široký a plochý zarovnaný povrch. Vychází z něj např. Sněžka. Vnitřní Český hřbet je charakteristický příkrými svahy. Protíná se od Lysé hory přes Kotel, Zlaté návrší a spadá do údolí Labe. Tyto dva hřbety jsou rozděleny údolím řeky Mumlavy. Říční síť vznikala ve třetihorách a čtvrtohorách. Typickou charakteristikou je velký sklon koryta, prudkost toku, velké výkyvy stavu vodní hladiny. V dnešní době je většina řek a potoků upravena hrazením (NEHYBA 2015).

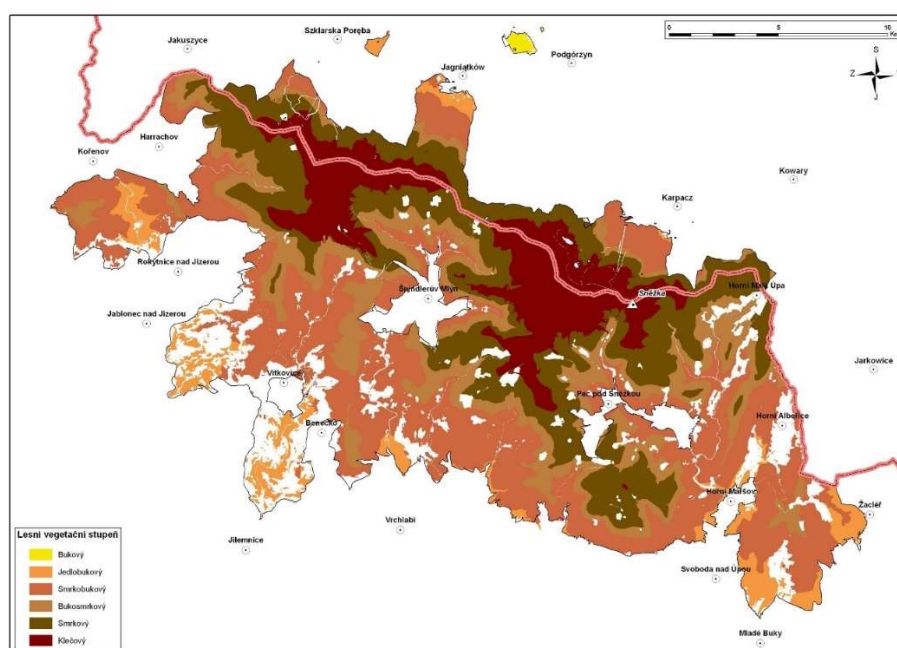
Současný reliéf Krkonoš je zapříčiněn dlouhodobým působením geologického a geomorfologického vývoje. Z geologického hlediska území Krkonoš zařazujeme do krkonoško-jizerského krystalinika. Vyskytují se zde zejména krystalické břidlice (svory, ortoruly, fylity), uprostřed nichž se rozkládá žulový masiv, který tvoří vrcholové partie pohoří (CHALOUPSKÝ 1983). Krystalinikum je poměrně kyselým podložím, proto jsou

půdy minerálně chudé, ale kvůli vysokým srážkovým poměrům jsou půdy vlhkostně příznivé (NEHYBA 2015). Nejvíce zastoupený půdní typ v Krkonoších je: kambizem, kryptopodzol a podzol (NEHYBA 2015).

V české části Krkonoš výrazně dominují soubory lesních typů: 6K – kyselá smrková bučina (17,3 %), 7K – kyselá buková smrčina (11,0 %), dále jsou hojně zastoupeny 9Z – kleč (8,4 %), 6N – kamenitá kyselá smrková bučina (7,7 %), 8K – kyselá smrčina (6,9 %) a 8Z – jeřábová smrčina (5,7 %) - (VACEK S. et al. 2009). V Krkonoších výrazně dominuje ekologická řada kyselá (54,7 %), dále je hojně zastoupena řada extrémní (17,7 %) a živná (13,1 %) - (VACEK S. et al. 2010). Lesní vegetační stupně jsou uvedeny na Obr. 4 Současná druhová skladba je uvedena v Tabulce 1.

Tab. 1: Současná druhová skladba v národním parku Krkonoše (ÚHUL, Oblastní plán rozvoje lesů, PLO 22, 2022).

Dřevinná skladba			
Jehličnaté	86,8 %	Listnaté	13,2 %
Smrk ztepilý	77,9 %	Buk lesní	6,1 %
Borovice kleč	6,9 %	Bříza bělokorá	1,9 %
Modřín opadavý	1,4 %	Javor	1,2 %
Jedle bělokorá	0,5 %	Olše	0,5 %
		Jasan	0,3 %
		Vrba	0,1 %
		Listnaté ostatní	3,1 %



Obr. 4: Lesní vegetační stupně Krkonoš (GIS Správa KRNAP Vrchlabí; VACEK S. et al. 2010).

4.1.2. CHKO Jeseníky

Chráněná krajinná oblast Jeseníky patří k největším CHKO v České republice. Nacházejí se zde plochy vysokohorského bezlesí a na ně navazující smrkové pralesy a dále zachovalé fragmenty bučin (AOPK ČR 2024). Na západě začíná masivem Kralického Sněžníku, navazuje Rychlebskými horami a Hrubým Jeseníkem, který výrazně vystupuje nad okolní nižší reliéf na východě sousedícího Nízkého Jeseníku (DEMEK et al. 2006). Chráněná krajinná oblast Jeseníky byla vyhlášena v roce 1969 na ploše 740 km² s cílem chránit přírodní bohatství a zachovalou krajinu Jeseníků. Turisticky nejatraktivnější místa CHKO Jeseníky, které jsou zároveň přírodovědně nejceněnější, jsou chráněny v národních přírodních rezervacích Šerák-Keprník, Rašeliniště Skřítek, Rejvíz a Praděd. CHKO Jeseníky se dělí do čtyř zón ochrany přírody, podle kterých se řídí pravidla využívání území CHKO:

- I. zóna – zde patří nejceněnější partie území. Pro první zónu jsou charakteristické zbytky pralesů, přírodě blízkých lesů, vysokohorské bezlesí a rašeliništní biotopy.
- II. zóna – druhá zóna je charakteristická především hospodářským lesem a zemědělsky využívanou krajinou. Tato zóna kromě hospodářských lesů s pozměněnou druhovou skladbou i prostorovou a věkovou strukturou, tvoří i zachovalá mozaika přírodě blízkých společenstev.
- III. zóna – třetí zóna je plošně nejrozsáhlejší a zahrnuje především obhospodařované lesní a luční ekosystémy. i ve třetí zóně se na malých územích vyskytují přírodní a přírodě blízké biotopy, které jsou zpravidla podchycené jako biocentra.
- IV. zóna – do čtvrté zóny se řadí zastavěná území obcí a plochy intenzivně obhospodařovaných luk a pastvin (AOPK ČR 2024).

Území CHKO Jeseníky patří do klimatické oblasti chladné, okrsku mírně chladného a chladného horského. V důsledku převládajících západních vzdušných proudů jsou zimy a léta teplotně mírnější než v kontinentální oblasti. Průměrná roční teplota se pohybuje od 0,9 do 6,3 °C a srážky od 1048–1377 mm. Délka vegetačního období se pohybuje mezi 21–141dny.

V CHKO Jeseníky je charakteristická výšková půdní stupňovitost od podhorských až po horské půdy. V nejnižších polohách se nacházejí kambizemě, výše jsou kryptopodzoly a nejvyšší polohy pokrývají podzoly (VACEK S. 2003). Zejména převládají

na živiny chudé, kyselé, kamenité svahové půdy, které v rovinatějším terénu a na spodních okrajích svahů přecházejí v hlubší, hlinité a na živiny středně bohaté půdy (Průša 2001). Z hlediska vertikálního členění vegetace převládají v nejnižších partiích hor květnaté bučiny, na ně navazují acidofilní bučiny a hřbety pokrývají převážně smrčiny a nejvyšší horské polohy společenstva sub-alpínská. Nejrozšířenější lesní vegetační stupeň je 6. – smrkobukový (39 %). V CHKO Jeseníky výrazně dominují soubory lesních typů 6S – svěží smrková bučina (14,9 %), 5S – svěží jedlová bučina (12,0 %) a 6K – kyselá smrková bučina (10,5 %). V CHKO Jeseníky jsou rovnoměrně zastoupeny dvě ekologické řady: živná (47 %) a kyselá (44 %) (VACEK 2003). Současná druhová skladba v CHKO Jeseníky je uvedena v Tabulce 2.

Tab. 2: Současná druhová skladba v CHKO Jeseníky (ÚHUL, Oblastní plán rozvoje lesů, PLO 28, 2021).

Dřevinná skladba			
Jehličnaté	72,1 %	Listnaté	27,9 %
Smrk ztepilý	61,3 %	Buk lesní	15,8 %
Borovice	2,6 %	Bříza bělokorá	1,8 %
Modřín opadavý	6,9 %	Javorý	3,1 %
Jedle bělokorá	1,2 %	Olše	1,8 %
Jehličnaté ostatní	0,1 %	Jasan	1,2 %
		Dub	2,1 %
		Listnaté ostatní	do 1,0 %

4.1.3. CHKO Orlické hory

Orlické hory vytváří nejvyšší část Středních Sudet (VACEK S. 2003). Za účelem ochrany přírodních a kulturních hodnot Orlických hor byla založena chráněná krajinná oblast Orlické hory. CHKO byla založena v roce 1970 a rozkládá se na území 20 400 ha od nadmořské výšky 416 m do 1 115 m. Na severu a východě tvoří hranice s Polskou republikou. Svou rozlohou patří k menším chráněným územím ČR (AOPK ČR 2024). Zdejší příroda prošla během historického období výraznými změnami, způsobené nejprve kolonizací území a v poslední době imisně ekologickou kalamitou, kterými velmi ovlivnila přirozená společenstva rostlin a živočichů (VACEK S. 1992). CHKO Orlické hory je rozdělena dle kritérií přírodních hodnot území do čtyř zón. Jednotlivé zóny se rozlišují následovně:

- I. zóna – tvoří 5 % plochy. Obsahuje nejceněnější území z hlediska ochrany přírody. Nacházejí se zde lesy s přírodě nejbližší druhovou skladbou s ohledem na věkovou i prostorovou diferenciaci.

- II. zóna – tvoří 40 % plochy. Obsahuje zachovalé části krajiny CHKO Orlické hory. Ve druhé zóně se nacházejí lesy se zachovalou mozaikou přírodě bližších porostů, druhově bohaté louky a mokřady s dostatečným zastoupením dřevin.
- III. zóna – tvoří 53 % plochy. Obsahuje zbylé plochy volné krajiny v CHKO Orlické hory. Ve třetí zóně jsou zahrnuty člověkem pozměněné ekosystémy, které jsou hospodářsky využívány. Jedná se především o souvislé smrkové monokultury, imisemi silně poškozené lesy, oblasti intenzivnějšího zemědělského využití, menší sídla bez souvislé zástavby a turisticky silně vytížené lokality.
- IV. zóna – tvoří 2% plochy. Obsahuje zastavěné části větších sídel CHKO včetně větších zemědělských objektů (AOPK ČR 2024).

Území Orlických hor je přirozeně velmi rozmanité, což vyplývá z velkých rozdílů nadmořské výšky, klimatu, geologického podkladu a vodních ploch (VACEK S. 1992). Orlické hory jsou postaveny převážně z krystalických hornin. V horské oblasti jsou to především svory a pararuly a v pohorské části, fylity, amfibolity a zelené břidlice. Podnebí v CHKO je spíše kontinentálního charakteru, s nízkými teplotami, hojnými srážkami, četnými mlhami tvořícími horizontální srážky a občasnými bořivými větry (PRŮŠA 2001). Průměrná roční teplota se pohybuje od 4 do 7 °C a množství srážek se pohybuje kolem 800 až 1300 mm. Délka vegetační doby se pohybuje od 83 do 123 dnů. Převládá západní proudění vzduchu, místy se objevuje bořivý severovýchodní vítr. V horních oblastech působí značné škody námraza. Z hlediska půdních typů převládají v CHKO Orlické hory kambizemě, od 6. lesního vegetačního stupně navazují kryptopozoly a nejvyšší partie pokrývají podzoly. V CHKO Orlické hory dominují soubory lesních typů: 6K – kyselá smrková bučina (31,3%), 6S – svěží smrková bučina (11,8%), 7K – kyselá buková smrčina (11,3%), 5S – svěží jedlová bučina (10,5%) (VACEK S. 2003). Současná druhová skladba v CHKO Orlické hory je uvedena v Tabulce 3.

Tab. 3: Současná druhová skladba v CHKO Orlické hory (ÚHUL, Oblastní plán rozvoje lesů, PLO 25, 2021).

Dřevinná skladba			
Jehličnaté	86,6 %	Listnaté	13,4 %
Smrk ztepilý	83,0 %	Buk lesní	7,5 %
Borovice	1,1 %	Bříza bělokorá	1,3 %
Modřín opadavý	1,4 %	Javory	1,3 %
Jedle bělokorá	0,8 %	Olše	2,1 %
Jehličnaté ostatní	0,1 %	Jasan	0,3 %
		Listnaté ostatní	0,9 %

4.2. Sběr dat

4.2.1. Stromové patro

Sběr dat proběhl na trvalých výzkumných plochách (TVP) o různých velikostech, dle výběru porostní skupiny či charakteru reliéfu. Nejčastější velikost TVP byla 50×50 m (dospělé porosty) a 25×25 m (mladší růstové fáze). Pomocí technologie Field-map (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.) byla na TVP stanovena struktura stromového patra, pozice paty stromu a korunové projekce. Tato technologie umožňuje rychlý a efektivní sběr dat v lesních porostech a jejich následné kancelářské zpracování a vyhodnocení. Základní měřenou dendrometrickou veličinou byla výčetní tloušťka $d_{1,3}$. Můžeme ji definovat jako vzdálenost dvou rovnoběžných tečen vedených v protilehlých bodech obvodu průřezu kolmých k ose kmene (KUŽELKA et al. 2014). Průměr v $d_{1,3}$ byl měřen pomocí průměrky Mantax Blue (Haglöf Sweden) s přesností na mm. Další dendrometrickou veličinou byla výška a následně i výška nasazení zelené koruny. Za nasazení zelené koruny u jehličnatých dřevin byl považován přeslen s nejméně se dvěma živými větvemi. U listinných dřevin se pak jednalo o první rozdělení kmene se zelenými větvemi (SHARMA et al. 2016). Výšky byly změřeny pomocí výškoměru laser Vertex Blue (Haglöf Sweden) s přesností na 0,1 m a poté byly zapsány do Field-mapu. Korunové projekce byly měřeny ve 4 směrech na sebe kolmých. Stromy byly rozděleny dle Kraftovi (KRAFT 1884) klasifikace do pěti tříd: předrůstavé, úrovněvé, z části úrovněvé, podúrovněvé – vrůstavé, podúrovněvé – částečně zastíněné, potlačené – životaschopné, potlačené – odumírající a odumřelé.

Terénní měření probíhala v souladu s ustanoveními Agentury ochrany přírody a krajiny. Výzkum byl proveden s oprávněním ke vstupu do národního parku a na chráněná území, kde se TVP nacházely.

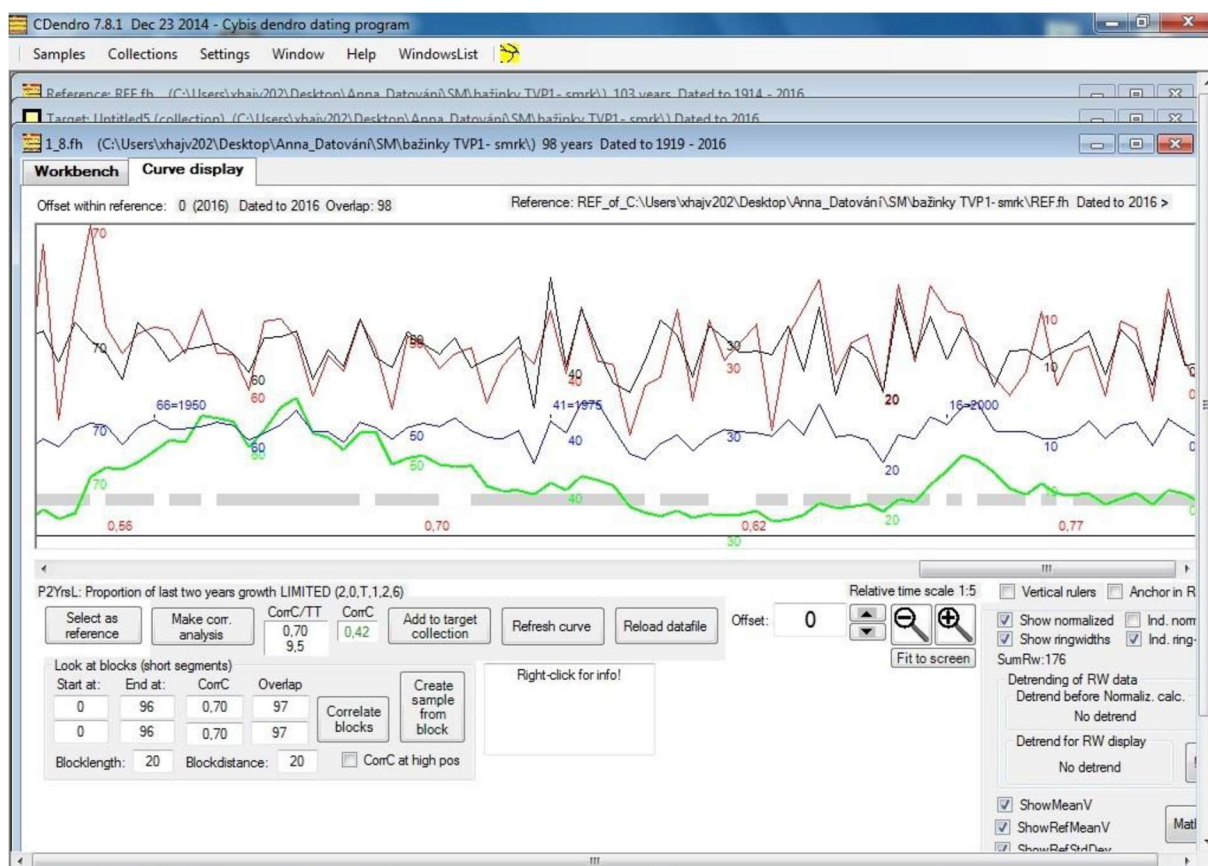
4.2.2. Přirozená obnova

Na trvalých výzkumných plochách bylo provedeno zhodnocení přirozené obnovy, buď na celé ploše, nebo na daném transektu. Zvolení místa pro transekt bylo provedeno tak, aby transekt nejlépe charakterizoval přirozenou obnovu na celé TVP. U všech jedinců přirozené obnovy byla změřena celková výška jedince, výška nasazení zelené koruny, průměr zelené koruny a výškové přírůsty. Dále bylo zaznamenáno poškození terminálního vrcholu zvěří, které bylo rozděleno do pěti stupňů: 1 – jedinec nepoškozen, 2 – poškozen mírně, 3 – poškozen středně, 4 – poškozen silně s regenerací a 5 – poškozen silně bez regenerace. Na dílčích plochách byl dále zjišťován pokryv bylinného

a mechového patra (%) a množství odumřelého dřeva ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$). Na výzkumné ploše v Polsku v okolí Rogówa byla přirozená obnova rozdělena do výškových tříd: 1: <25 cm, 2: 25–50 cm, 3: 50–100 cm, 4: 100–150 cm, 5: 150–200 cm, 6: >200 cm. Na každém transektu byla zjišťována úroveň přízemního vegetačního pokryvu, který ovlivňuje odrůstání přirozené obnovy (1 – nízká, 0–25% pokryvnost; 2 – střední, 25–50% pokryvnost; 3 – vysoká, 50–75% pokryvnost; 4 – velmi vysoká, 75–100% pokryvnost) a typ vegetace (mechy, byliny, kapradiny, trávy, *Vaccinium*, *Rubus* a bez vegetace).

4.2.3. Dendrochronologická data

Pro dendrochronologickou analýzu byly odebrány vzorky z náhodně vybraných stromů (RNG funkce) v době vegetačního klidu Presslerovým nebozetzem ve výčetní výšce. Vývrty byly odebírány z nadúrovňových a úrovňových stromů, které příznivěji reagují na změnu růstu oproti stromům podúrovňovým a potlačeným (REMEŠ et al. 2015). Následně byly jednotlivé vývrty nalepeny do připravených prken s drážkami a poté zroušeny v dílnách Fakulty lesnické a dřevařské ČZU v Praze. Pro základní datování byla použita kombinace měřicího stolu (time-table), stereolupy a softwaru TSAP-Win (Rinntech). Šířka letokruhů se měřila s přesností na 0,01 mm. Postupným měřením byly z jednotlivých stromů sestaveny letokruhovité křivky, které byly vzájemně porovnány (Obr. 5). Po ukončení základního datování pomocí softwaru TSAP-Win byla data opravena v softwaru Cdendro (Cybis) – jednalo se zejména o chybějící letokruhy a následně byla vytvořena detrendace letokruhovitých sérií. Pro vytvoření analýzy vztahu mezi tloušťkovým přírůstem a klimatickými parametry byly použity měsíční průměrné srážkové úhrny a teplotní údaje z nejbližší vhodné meteorologické stanice (ČHMÚ).



Obr. 5: Zobrazení referenční křivky se vzorkem č. 8 z TVP Bažinky v programu CDendro 7.8.

4.3. Analýza dat

4.3.1. Produkce a struktura

Zpracování jednotlivých stromových údajů, výpočet produkce a diverzity byl proveden v softwaru SIBYLA (FABRIKA, ĎURSKÝ 2005, FABRIKA et al. 2018). Objem živých stojících stromů byl kalkulovaný podle objemových rovnic publikovaných v práci PETRÁŠ, PAJTIK (1991). Dále byly vypočten základní produkční charakteristiky porostu. Z ukazatelů hustoty porostu byly spočítány: projekční plocha korun vypočtená na základě průměru korun všech stromů a velikosti plochy, stupeň zápoje dle projekční plochy korun všech stromů (CROOKSTON, STAGE 1999) a index hustoty porostu dle počtu stromů a kvadratického průměru tloušťek všech stromů (REINEKE 1933). Výsledky obsahují tabulky s následujícími dendrometrickými hodnotami:

- t – průměrný věk porostu,
- d – průměrná výčetní tloušťka (cm),
- h – střední porostní výška (cm),
- f – výtvarnice,
- v – průměrný objem stromu (m^3),

- N – počet jedinců na hektar,
- G – výčetní kruhová základna ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$),
- V – objem porostu ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$),
- h:d – štíhlostní kvocient,
- CPA – plocha korunových projekcí ($\text{ha} \cdot \text{ha}^{-1}$),
- CC – stupeň zápoje,
- SDI – index hustoty porostu,
- CBP – celkový běžný přírůst ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$),
- CPP – celkový průměrný přírůst ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$).

4.3.2. Diverzita

Dalšími výsledky hodnotící diverzitu porostu jsou indexy, které popisují druhovou diverzitu, horizontální strukturu, výškovou a tloušťkovou diferenciaci a celkovou diverzitu porostu (Tabulka 4). Jednotlivé charakteristiky indexů jsou následující:

- D – Margalefův index druhové bohatosti; čím je větší hodnota, tím je větší druhová diverzita (MARGALEF 1958).
- H' – Shannonův index druhové různorodosti; čím je větší hodnota, tím je opět jako v předešlém případě větší druhová diverzita (SHANNON 1948).
- E – Pielouův index druhové vyrovnanosti se pohybuje v hodnotě 0–1. Čím větší je indexová hodnota, tím vyšší je i druhová vyrovnanost (PIELOU 1975).
- R – Clark-Evansův agregační index, který popisuje horizontální strukturu. Pokud je hodnota menší než jedna, má porost shlukovitou strukturu, když se hodnota nachází kolem 1, je uspořádání náhodné a pokud je hodnota vyšší než jedna, jedná se o pravidelné uspořádání (CLARK, EVANS 1954).
- A – Arten-profil index se pohybuje v hodnotě 0–1. Čím větší je indexová hodnota, tím vyšší je i vertikální a druhová rozrůzněnost. Pokud index překročí hodnotu 0,9, tak struktura porostu se blíží k výběrnému lesu (PRETZSCH 1992).
- TMd – index tloušťkové diferenciace a TMh – index výškové diferenciace. Nabývají hodnot od 0 do 1. Pokud indexová hodnota je větší jak 0,7, tak je velmi silná tloušťková nebo výšková diferenciace (FÜLDNER 1995).
- B – index celkové diverzity. Celková diverzita vyjadřuje spojení dílčích složek diverzity: diverzita druhového složení, diverzita vertikální struktury, diverzita prostorového rozmístění stromů a diverzita korunové diferenciace. Pokud je výsledná hodnota větší nebo rovna 9, potom má porost mimořádně různorodou

strukturu, hodnota v rozpětí od 8 do 8,9 značí různorodou strukturu, hodnota od 6 do 7,9 znamená nerovnoměrnou výstavbu a při hodnotách v intervalech od 4 do 5,9 jde o rovnoměrnou výstavbu a při hodnotách pod 4 má porost monotónní výstavbu (JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997).

Tab. 4: Porostní metriky (indexy porostní diverzity).

Ukazatel	Popis	Výpočet
Druhov ^á bohatost	Počet druhů určený na základě počtu dřevin v porostu a počtu stromů na hektar. Minimum D = 0, vyšší D = vyšší hodnota.	$D = \frac{m-1}{\ln (N)}$
Druhov ^á heterogenita	Index kombinující druhovou bohatost a vyrovnanost. Vypočtena na základě kruhové plochy jednotlivých dřevin. Minimum H' = 0, vyšší H' = vyšší hodnota.	$H' = \frac{-\sum_{i=1}^m [w_i \cdot \ln (w_i)]}{\ln (10)}$
Druhov ^á vyrovnanost	Míra rovnoměrnosti zastoupení jednotlivých dřevin v porostu. Rozpětí 0-1; minimum E = 0, maximum E = 1.	$E = \frac{H' \cdot \ln (10)}{\ln (m)}$
Vertikální diverzita	Kombinuje vertikální strukturu a druhovou diverzitu. Rozpětí 0-1; vyrovnaná vertikální struktura A < 0,3, výběrný les A > 0,9.	$Ap = \frac{-\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^3 [p_{ij} \cdot \ln (p_{ij})]}{\ln (3 \cdot m)}$
Horizontální struktura	Agregační index vypočtený na základě vzdálenosti všech stromů ke svým nejbližším sousedům, počtu stromů na ploše a velikosti plochy. Střední hodnota R = 1, shlukovitost R < 1, pravidelnost R > 1.	$R = \frac{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N r_i}{0.5 \sqrt{\frac{P}{N}} + 0.0514 \frac{u}{N} + 0.041 \cdot \left(\frac{u}{N}\right)^2}$
Tloušťková diferenciace	Závisí na poměru mezi větší a menší tloušťkou všech nejbližších sousedních stromů na ploše. Rozpětí 0-1; nízká TM < 0,3, velmi vysoká diferenciace TM > 0,7.	$TM_d = \frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n (1 - r d_{ij})$
Výšková diferenciace	Závisí na poměru mezi větší a menší výškou všech nejbližších sousedních stromů na ploše. Rozpětí 0-1; nízká TM < 0,3, velmi vysoká diferenciace TM > 0,7.	$TM_h = \frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n (1 - r h_{ij})$
Korunová diferenciace	Index založený na parametrech nasazení koruny a šířky koruny vyjadřující diverzitu korunového prostoru porostu.	$K = [1 - \log (HCB_{\min})] + \left(1 - \frac{CD_{\min}}{CD_{\max}}\right)$

Komplexní diverzita	Celková diverzita vyjadřuje agregaci parciálních složek diverzity: diverzity druhového složení (alfa), diverzity vertikální struktury (beta), diverzity prostorového rozmístění stromů (chí) a diverzity korunové diferenciacie (delta). Monotónní struktura $B < 4$, velmi různorodá struktura lesa $B > 9$.	$B = \left\{ 4[\log(m) \cdot (1.5 - Z_{max} - Z_{min})] + \right. \\ \left. 3 \left(1 - \frac{h_{min}}{h_{max}} \right) + \left(1 - \frac{r_{min}}{r_{max}} \right) + [1 - \right. \\ \left. \log(HCB_{min})] + \left(1 - \frac{CD_{min}}{CD_{max}} \right) \right\}$
------------------------	--	--

Vysvětlivky: m – počet druhů dřevin, N – počet stromů na hektar, wi – kruhová základna jednotlivých druhů dřevin, H' – Entropie H' podle Shannona (Shannon 1948), pij – kruhová základna i-té porostní vrstvě, ri – vzdálenost mezi dvěma nejbližšími stromy (m), P – velikost plochy (m²), u – odvod plochy (m), rd – poměr mezi větší a menší tloušťkou všech nejbližších sousedních stromů na ploše, rh – poměr mezi větší a menší výškou všech nejbližších sousedních stromů na ploše, HCBmin – minimální výška nasazení koruny (m), CDmin – minimální šířka koruny (m), CDmax – maximální šířka koruny (m), Zmax – maximální zastoupení dřeviny, Zmin – minimální zastoupení dřeviny, hmin – minimální výška stromu v porostu (m), hmax – maximální výška stromu v porostu (m), rmin – minimální rozestup stromů (m), rmax – maximální rozestup stromů (m).

4.3.2. Dendrochronologie

Dendrochronologická data ze zkoumaných dřevin byla zpracována v programu ARSTAN (COOK, HOLMES 1984) a softwarem R (TEAM R CORE 2018) s použitím balíčku „dplr“ (BUNN 2010). Odstranění běžného věkového trendu při zachování nízkofrekvenčních klimatických signálů (FRITTS 1976, COOK et al. 1990) proběhlo negativní exponenciální detrendací s proloženým splinem za použití návodu do dplr (BUNN et al. 2018b). Pro detrendovaná data byl vypočítán vyjádřený populační signál (EPS), který představuje spolehlivost chronologie. Limitem pro použití dat k porovnání vůči klimatickým údajům byla signifikantní hranice EPS, tak aby $EPS > 0.85$ (BUNN et al. 2018b). Dále byly spočítány ukazatele odstupů signálu od šumu (SNR), který představuje sílu signálu chronologie, mezisériové korelace (R-bar) a autokorelace prvního řádu (Ar1) (FRITTS 1976, WIGLEY et al. 1984). Ukazatelé EPS, SNR, R-bar, Ar1 byly vypočítané dle návodu do „dplr“ (BUNN et al. 2018a) a jsou postaveny na všeobecných dendrochronologických teoriích (COOK et al. 1990, SPEER 2010).

Analýza negativních významných let byla provedena dle DESPLANQUE et al. (1999). Pro každý strom byl testován významný rok jako extrémně úzký letokruh, který nedosahuje 40 % z průměru přírůstků z předchozích 4 let. Výskyt negativního roku byl prokázán, pokud se tato silná redukce přírůstku vyskytla alespoň u 20 % stromů na ploše. Pro závislost klimatických charakteristik (měsíční teploty a srážky v jednotlivých letech), severoatlantické oscilace (NAO) a celkového slunečního záření (TSI) na radiálním přírůstu byl použit software DendroClim (BIONDI, WAIKUL 2004).

4.3.3. Statistické analýzy

Statistické analýzy rozdílů mezi jednotlivými variantami v rámci diverzity, produkce a strukturních parametrů byly zpracovány v softwaru Statistica 13 (TIBCO 2017). Data byla nejprve testována Shapiro-Wilkovým testem normality a poté Bartlettovým rozptylovým testem. Při splnění obou požadavků byly rozdíly mezi zkoumanými parametry testovány analýzou rozptylu (ANOVA) a následně Tukey HSD testem. Pokud nebyla splněna normalita a rozptyl dat, byly zkoumané charakteristiky testovány neparametrickým Kruskal-Wallisovým testem. Vztahy mezi parametry radiálním růstem a znečištěním ovzduší nebo přirozenou obnovu a pokryvem vegetace byly hodnoceny pomocí Pearsonovy či Spearmanovy korelace. Dynamika radiálního růstu zkoumaných dřevin byla hodnocena pomocí spektrálních analýz, které byly použity k identifikaci dominantních period/frekvencí (cyklického chování) časové řady. Spektrální analýzy pro detrendovaný radiální růst byly také provedeny pomocí softwaru Statistica 13 (TIBCO 2017). Výpočet byl proveden funkcí „Single Fourier (Spectral) Analysis“ s použitím výstupního grafu „Periodogram“ podle „Period“. Dále tímto softwarem byly vypočteny cross-correlace, přičemž hranice pro statisticky signifikantní výsledky korelací byla $p < 0,05$. Waveletové grafy byly vytvořeny pomocí balíků softwaru „signal“ a „dplr“ (BUNN et al. 2018b, LIGGES et al. 2015). Kvadratická regrese pro analýzu vlivu míšení dřevin na celkový objem porostu byla vytvořena v softwaru R (R CORE TEAM 2020), relevantní graf byl zkonstruován pomocí „ggplot2“ balíku (WICKHAM 2016).

Analýza hlavních složek (PCA) byla provedena v programu CANOCO 5 (ŠMILAUER, LEPŠ 2014) pro hodnocení jak vztahů mezi strukturou stromového patra, produkčními parametry, radiálním růstem, klimatickými faktory a variantami dřevinné skladby, ale i pro zhodnocení mezi strukturou přirozené obnovy, kompetiční úrovní a pokryvem vegetace. Data byla před analýzou standardizována, centralizována a logaritmizována. Výsledky PCA byly prezentovány ve formě ordinačních diagramů.

5. Výsledky – přehled publikovaných prací

Přehled publikovaných prací zahrnuje tři tematické okruhy, přičemž v každém z nich jsou prezentovány dvě práce, což činí celkem šest prací z časopisů s impakt faktorem. Jednotlivé okruhy témat na sebe úzce navazují a pro komplexní studium struktury, vývoje a managementu smíšených porostů v Sudetské soustavě je nezbytné se zaměřit na jednotlivé okruhy detailně. Na jedné straně struktura, produkce a pěstování smíšených lesů vychází z předpokladů přirozené obnovy. Na druhé straně, radiální růst či resistance dřevin vůči klimatickým faktorům je ovlivňována strukturou porostu.

Prvním tematickým okruhem je **Obnova lesa**:

- 1) PROKŮPKOVÁ A., VACEK S., BLAŽEJOVÁ J., SCHWARZ O., BULUŠEK D. (2020): Dynamika přirozené obnovy horských lesů po větrné kalamitě: modelová studie pro Krkonoše. [Dynamics of Natural regeneration of Mountain forests after wind disturbance: modeling study for Krkonoše Mts. (Czech Republic)]. Zprávy lesnického výzkumu, 65 (2): 72–81.
- 2) PROKŮPKOVÁ A., BRICHTA J., VACEK Z., BIELAK K., ANDRZEJCZYK T., VACEK S., ŠTEFANČÍK I., BÍLEK L., FUCHS Z. (2021): Effect of vegetation on natural regeneration of mixed silver fir forests in lowlands: case study from the Rogów region. Sylwan, 165 (11): 779–795. ISSN: 0039-7660.

Druhým tematickým okruhem je **Struktura, produkce a pěstování smíšených porostů**:

- 3) 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.
- 4) 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 climatic change: study from Krkonoše Mountains. Central European Forestry Journal, 66 (2): 116–129.

Třetím tematickým okruhem je **Vliv klimatických faktorů na růst**:

- 5) MIKULENKA P., PROKŮPKOVÁ A., VACEK Z., VACEK S., BULUŠEK D., SIMON J., ŠIMŮNEK V., HÁJEK V. (2020): Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* (Mill.) vs. *Picea abies* (L.) Karst. Central European Forestry Journal, 66 (1): 23–36.
- 6) ŠIMŮNEK V., PROKŮPKOVÁ A., VACEK Z., VACEK S., CUKOR J., REMEŠ J., HÁJEK V., D'ANDREA G., ŠÁLEK M., NOLA P., PERICOLO O., HOLZBACHOVÁ Š., RIPULLONE F. (2023): Silver fir tree-ring fluctuations decrease from north to south latitude—solar cycle and NAO are indicated as main drivers. Forest Ecosystems, 10: 100150.

5.1. Tematický okruh I – Obnova lesa

5.1.1. Dynamika přirozené obnovy horských lesů po větrné kalamitě: modelová studie pro Krkonoše

1. PROKÚPKOVÁ A., VACEK S., BLAŽEJOVÁ J., SCHWARZ O., BULUŠEK D. (2020): Dynamika přirozené obnovy horských lesů po větrné kalamitě: modelová studie pro Krkonoše. [Dynamics of Natural regeneration of Mountain forests after wind disturbance: modeling study for Krkonoše Mts. (Czech Republic)]. Zprávy lesnického výzkumu, 65 (2): 72–81.

Publikace se zaměřovala na dynamiku horských lesů ve střední Evropě, kde největší vliv na jejich vývoj má působení větrných kalamit. Cílem této práce bylo získat detailní poznatky o struktuře a dynamice sekundární sukcese v extrémních klimatických podmínkách horských oblastí, konkrétně na plochách, které byly narušeny orkámem Kyrill ve východní části Krkonoš v České republice. Studie detailně analyzovala hustotu porostů, druhové složení a růstové parametry přirozené obnovy, i míru poškození způsobené zvěří. Měření probíhalo v období od roku 2007 do 2018 na třech lokalitách, resp. na čtrnácti srovnatelných trvalých výzkumných ploch. Výsledky ukázaly, že v roce 2007 dosahoval průměrný počet přirozené obnovy 2 167 jedinců na hektar, přičemž v roce 2018 tento počet vzrostl na 3 637 jedinců na hektar. U smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst.) došlo v průběhu 11 let k nárůstu o 65 % a zároveň významný nárůst byl sledován u listnatých dřevin (o 334 %), zejména jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia* L.). Z hlediska diverzity, došlo k poklesu podílu smrku na úkor listnatých dřevin, což významně přispělo k rozmanitosti druhového složení lesa. V roce 2018 tvořil jeřáb, vrba jíva (*Salix caprea* L.) a bříza bělokorá (*Betula pendula* Roth.) 1,0–22,5 % z celkového složení druhové skladby. Výška přirozené obnovy dosahovala v průměru 44,2 cm v roce 2009 a 219,2 cm v roce 2018. Výškový růst přirozené obnovy byl signifikantně nízký v letech 2011, 2017 a 2018. Studie rovněž prokázala negativní vliv třtiny chloupkaté (*Calamagrostis villosa* [Chaix] J. F. Gmel) na hustotu přirozené obnovy a zároveň vliv nadmořské výšky a sklonu terénu na výškový růst přirozené obnovy. Významným limitujícím faktorem pro růst přirozené obnovy byla zvěř, zejména co se týče okusu. Celkem 31,9 % obnovy bylo poškozeno okusem zvěře, přičemž nejvíce byly postiženy vrba jíva a jeřáb ptačí. Z výsledků výzkumu vyplývá relativně dostatečné množství přirozené obnovy na kalamitních holinách ve východních Krkonoších postačující pro přírodě blízké způsoby managementu v první zóně ochrany přírody. Výsledky také ukázaly, že druhové složení obnovy odpovídá cílové druhové skladbě porostů. Nicméně, vliv zvěře a dalších faktorů by neměl být opomíjen a je nezbytné se zaměřit ochranu

a podporu listnatých dřevin. Tyto opatření může zahrnovat individuální ochranu, redukce stavů spárkaté zvěře, reintrodukci vlka či efektivní využívání přezimovacích obůrek. Při umělém vnášení melioračních a zpevňujících dřevin je důležité pečlivě vybírat vhodná stanoviště, např. plochy bez třtiny chloupkaté, pro dosažení zdárného odrůstání přirozené obnovy a následného vývoje lesa.

DYNAMIKA PŘIROZENÉ OBNOVY HORSKÝCH LESŮ PO VĚTRNÉ KALAMITĚ: MODELOVÁ STUDIE PRO KRKONOŠE

DYNAMICS OF NATURAL REGENERATION OF MOUNTAIN FORESTS AFTER WIND DISTURBANCE:
MODEL STUDY FOR THE KRKONOŠE MTS. (CZECH REPUBLIC)

ANNA PROKUPKOVÁ¹⁾✉ - ZDENĚK VACEK¹⁾ - STANISLAV VACEK¹⁾ - JANA BLAŽEJOVÁ²⁾ - OTAKAR SCHWARZ²⁾
- DANIEL BULUŠEK¹⁾

¹⁾Česká zemědělská univerzita, Fakulta lesnická a dřevařská, Kamýcká 129, 165 21 Praha 6 - Suchbát, Czech Republic

²⁾Správa Krkonošského národního parku, Dobrovského 3, 543 01 Vrchlabí, Czech Republic

✉ email: prokupkova@fd.czu.cz

ABSTRACT

In Central Europe, the dynamics of mountain forests has been for a long time most influenced by wind storms. The aim of this study was to obtain knowledge about the structure and dynamics of secondary succession in extreme climatic mountain conditions on disturbed areas after the Kyrill Hurricane in the eastern part of the Krkonoše Mts, Czech Republic. Density, tree species and growth parameters of natural regeneration and game damage were monitored in period 2007–2018 on three localities on comparable fourteen research plots. In 2007, average number of natural regeneration reached 2,167 recruits ha⁻¹, and 3,637 recruits ha⁻¹ in 2018. Results showed density increase of dominant Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.; by 65%) and the significant upturn of deciduous tree species (by 334%), especially in rowan (*Sorbus aucuparia* L.) during the observed period. In tree species composition, spruce share decreased from 98.4% to 92.9% in favor of deciduous tree species. In 2018, rowan, goat willow (*Salix caprea* L.) and silver birch (*Betula pendula* Roth.) accounted 1.0–22.5% of composition. In terms of height structure, the average recruit height was 44.2 cm (± 35.7 SD) in 2009 and 219.2 cm (± 135.3 SD) in 2018 with low increment in 2011, 2017 and 2018. The study also confirmed the negative influence of *Calamagrostis villosa* on density of the natural regeneration and positive effect of decreasing altitude and increasing slope on height increment of natural regeneration. Moreover, ungulate was significant limiting factor of growth of regeneration (31.9% damage by browsing), especially for willow and rowan (100% damage).

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

Klíčová slova: sekundární sukcese; samovolný vývoj; struktura; škody zvěří; střední Evropa

Key words: secondary succession; self-development; structure; game damage; Central Europe

ÚVOD

Vývoj horských porostů ve střední Evropě dlouhodobě nejvíce ovlivňují větrné vichřice a následná expanze lýkožrouta smrkového (SHORHOVA et al. 2009; SVOBODA, ZENÁHLÍKOVÁ 2009; LORZ et al. 2010; SVOBODA et al. 2012; MALÍK et al. 2014). Například silné narušení horských lesů Tater vichřicemi se během 150 let vyskytlo třikrát (ZIELONKA et al. 2010). Při studiu dynamiky horských lesů Šumavy je však nutné zdůraznit, že mnohdy není možné odlišit disturbance přirozeného a antropogenního původu (SVOBODA, ZENÁHLÍKOVÁ 2009; ČADA, SVOBODA 2011). Podobně je tomu i v Krkonoších, kde zejména ve východní části pohorí byla výrazně změněna prostorová a věková struktura a genetická skladba horských lesů (VACEK S. et al. 2007). Z těchto důvodů tak stále častěji v úzké vazbě na klimatické extrémny dochází k různým poruchám v dynamice horských lesů (ZIELONKA,

MALCHER 2009; ZIELONKA et al. 2010; PANAYOTOV et al. 2011; SVOBODA et al. 2012; ČADA et al. 2013).

Výraznou disturbance především v horských lesích ČR způsobil orkán Kyrill v průběhu ledna 2007 (MZE 2008; NEHYBA 2008; VACEK Z. et al. 2018). Smrk ztepilý je v těchto polohách převážně dominantní dřevinou a je schopen se regenerovat po různých typech poruch a narušení (HEURICH 2009) a stává se často dominantní dřevinou i po těžké poruše (FISCHER et al. 2002; JONÁŠOVÁ, PRACH 2008; ČÍŽKOVÁ et al. 2011; BEDNÁŘÍK, MATĚJKA 2014).

Po disturbancech středního a většího rozsahu často dochází ke změně v bylinném a mechovém patře. Přitom se pokryvnost druhů mechů snižuje a trávy, jako *Calamagrostis villosa* a *Avenella flexuosa* a mnohdy i kapradin, a to zejména *Athyrium distentifolium* výrazně zvyšuje (KOOIJMAN et al. 2000; FISCHER et al. 2002; JONÁŠOVÁ, MA-

TĚJKOVÁ 2007; JONÁŠOVÁ, PRACH 2008; VÁVROVÁ, CUDLÍN 2010; VACEK S. et al. 2017). V důsledku zvyšující se pokryvnosti a hustoty buřiny na kalamitních holinách dochází k omezování možností přirozené obnovy (MALÍK et al. 2014). V těchto poměrech se semenáčky musí vyrovnat s intenzivní soutěží bylin (CASTRO et al. 2002; GÖMÖRY et al. 2006; VANDENBERGHE et al. 2006; DOVČIAK et al. 2008).

Zejména pak při okrajích kalamitních holin jsou nejpříznivější podmínky pro přirozenou obnovu z důvodu blízkosti mateřských stromů, příznivějšího mikroklimatu a cenotických i edafických poměrů (GÖMÖRY et al. 2006; JANIŠOVÁ et al. 2007; TASSER et al. 2007; DOUBKOVÁ 2008; DOVČIAK et al. 2008; HALPERN et al. 2010). Dominantní dřevina horských lesů smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.), který ve většině případů doprovází jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia* L.) či břzyz (*Betula* sp.), je anemochorní druh a jako takový má větší kolonizační potenciál než dřeviny s jinými strategiemi expanze (DOSTÁLOVÁ 2009). Noví jedinci nejprve rostou převážně blíže ke starším stromům a vytvářejí různé bioskupiny (BAUMEISTER, CALLAWAY 2006; GÖMÖRY et al. 2006; HALPERN et al. 2010). Volné sukcesní plochy mezi bioskupinami či rozptýlenými jedinci jsou postupně vyplněny ve fázích posloupnosti od nejpříznivějších podmínek k méně příznivým (LINGUA et al. 2008). Jak se postupně zvyšuje hustota obnovy, tak stoupá i konkurence (HALPERN et al. 2010) a postupně dochází k přesunu od agregovaného k pravidelnějšímu prostorovému rozmístění obnovy (GÖMÖRY et al. 2006). To potvrzuje skutečnost, že v lesích platí všechny tři modely sukcese (facilitace, tolerance a inhibice; CONNELL, SLATYER 1977).

Přirozenou obnovu nejen v horských porostech, ale i na sukcesních plochách však často ve vývoji limitují škody spárkatou zvěří (okusem, loupáním, ohryzem) (ROONEY 2001; VACEK S. et al. 2014; VACEK Z.

2017; VACEK S. et al. 2018; ČUKOR et al. 2019). Růst je negativně ovlivněn zejména okusem, což může zapříčinit ovlivnění druhového složení v porostu, především pak atraktivních vtroušených a přimíšených listnatých dřevin (MOTTA 2003; VACEK S. et al. 2014; KONÓPKA, PAJTIK 2015; SLANAŘ et al. 2017).

Naše studie se zaměřuje na popis sukcese lesa po narušení orkánem Kyrill na 3 kalamitních holinách ve východních Krkonoších. Cílem této práce bylo získat poznatky o stavu a vývoji sekundární sukcese, včetně škod zvěří, odumřelého dřeva a vlivu přízemní vegetace na průběh přirozené obnovy v extrémních klimatických podmínkách 8. lesního vegetačního stupně (LVS).

MATERIÁL A METODIKA

Charakteristika zájmového území

Studovaná oblast se nachází v jádrovém území I. zóny ochrany přírody Krkonošského národního parku ve východní části Krkonoš na LHC Maršov a Vrchlabí. Zkoumané porostní skupiny se nacházejí v 8. LVS, kalamitní plochy jsou obdobného terénního typu (14 – únosný, sklon 26–40 % a 13 – únosný, sklon 16–22 %) a obdobné orientace ke světovým stranám (J až JZ expozice). Kalamitní plocha 1 o výměře 0,75 ha se nachází na úpatí Svorové hory v nadmořské výšce 1274–1283 m (tab. 1). Průměrná roční teplota se pohybuje v rozmezí 3,0–4,0 °C s ročním úhrnem srážek 1300–1500 mm a délka vegetační doby 65–80 dnů. Mateční horninou je svor a půdním typem podzol modální. Kalamitní plochy 2 a 3 o výměře 0,97 a 2,00 ha se nacházejí na svazích Liščí hory v nadmořské výšce 1166–1214 m (tab. 1). Průměrná roční

Tab. 1.

Charakteristika výzkumných ploch 1–14 v I. zóně Krkonošského národního parku
Characteristics of research plots 1–14 in the I. zone of Krkonoše National Park

Kalamitní holina/ Disturbed area	Výzkumná plocha/ Research plot	Nadmořská výška/ Altitude	Expozice/ Exposition	Sklon/ Slope	Lesní typ¹/ Ecosite¹	Vegetační pokryv/ Vegetation cover	Odumřelé dřevo/ Dead wood
		(m)		(°)		(%)	(m³·ha⁻¹)
K1	1	1283	J/S	17	8Z3	80	364
	2	1278	J/S	18	8Z3	85	313
	3	1274	J/S	17	8Z3	85	485
K2	4	1130	J/S	23	8K2	85	130
	5	1199	JZ/SW	21	8K2	75	148
	6	1214	J/S	22	8Z4	85	150
	7	1211	JZ/SW	21	8Z4	85	239
	8	1212	JZ/SW	21	8Z4	75	227
K3	9	1212	JZ/SW	19	8Z4	80	196
	10	1214	JZ/SW	19	8Z4	80	237
	11	1196	JZ/SW	20	8K2	85	282
	12	1193	JZ/SW	22	8K2	85	198
	13	1193	JZ/SW	24	8K9	75	113
	14	1166	JZ/Row	24	8K9	70	162

Vysvětlivky/Captions: 8Z3 – jeřábová smrčina rašeliníková/Rowan-Spruce Peat Moss [*Sorbetum-Piceetum* (*humile*) *Sphagnum* spp.], 8K2 – kyselá smrčina třtinová/Acidic Spruce Reed Grass [*Piceetum acidophilum Calamagrostis arundinacea*], 8Z4 – jeřábová smrčina třtinová/Rowan-Spruce Reed Grass [*Sorbetum-Piceetum* (*humile*) *Calamagrostis arundinacea*], 8K9 – kyselá smrčina svahová/Acidic Spruce Slope [*Piceetum acidophilum resurgens*]

teplota kolísá okolo 3,0 °C a roční úhrn srážek 1500 mm. Průměrná délka vegetační doby dosahuje 65 dnů. Převládající matečnou horninu je svor a fylit a půdním typem podzol modální (NEHYBA 2008; MATĚJKA et al. 2010).

Sběr dat

Sběr dat proběhl celkem na 14 kruhových plochách o poloměru 9,77 m, tj. o ploše 3 ary na třech kalamitních holinách o velikosti 0,75–2,0 ha. V roce 2007 středy dílčích ploch byly v terénu označeny kolíkem s příslušnými hodnotami GPS a jedinci obnovy nacházející se na ploše byly označeny štítkem s pořadovým číslem. V tomto roce byl zaznamenán počet živých jedinců přirozené obnovy (ks) a druhové složení. Následně v roce 2009 na těchto výzkumných plochách byla změřena u všech jedinců obnovy celková výška (cm), výška nasazení zelené koruny (cm), průměr zelené koruny (cm) a výškové přírůsty (cm). Dále bylo zaznamenáno poškození terminálního vrcholu zvěří, které bylo rozděleno do pěti stupňů: 1 – jedinec nepoškozen; 2 – poškozen mírně (1 okus); 3 – poškozen středně (2 až 4 okusy); 4 – poškozen silně s regenerací (5 okusů a více); 5 – poškozen silně bez regenerace (bez terminálu). Na dílčích plochách byl dále zjišťován pokryv bylinného a mechového patra (%) a množství odumřelého dřeva ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$). Měření bylo opakováno v roce 2014, 2016 a 2018.

Analýza dat

Statistické analýzy byly zpracovány v softwaru Statistica 12 (© StatSoft, Tulsa). Závislost mezi průměrnou výškou a výškovým přírůstem byla testována Personovým korelačním koeficientem. Variabilita dat je znázorněna směrodatnou odchylkou ($\pm$ SD). Analýza hlav-

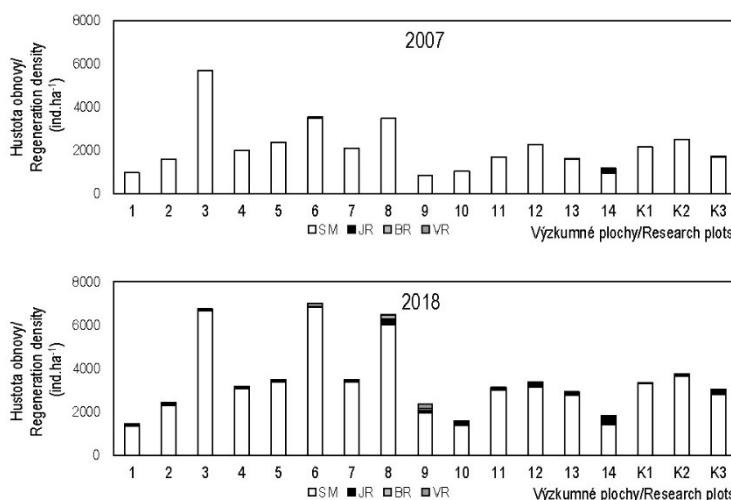
ních komponentů (PCA) byla provedena v programu CANOCO 5 (© Microcomputer Power) pro zhodnocení vztahu mezi stanovištními charakteristikami, parametry přirozené obnovy, mikrostanovištěm a kalamitními holinami. Data byla zlogaritmována a standardizována před analýzou. Údaje o klimatických faktorech (srážky, teploty, délka vegetačního období) na jednotlivých výzkumných plochách byly interpolovány z meteorologických stanic.

VÝSLEDKY

Početnost přirozené obnovy

Na zkoumaných kalamitních holinách byl zjištěn dostatečný potenciál nárůstu přirozené obnovy (obr. 1). V roce 2007 počet přirozené obnovy dosahoval v průměru $2167 \text{ ks} \cdot \text{ha}^{-1}$. V roce 2014 byl během 7 let zaznamenán nárůst počtu jedinců přirozené obnovy o 50 až 198 %. Největší nárůst byl přitom na kalamitní holině 1 a nejmenší na kalamitní holině 2. Z toho procentuálně nejmenší nárůst byl u dominantního smrku ztepilého (SM, *Picea abies* [L.] Karst.; 37 %), naopak největší nárůst byl zjištěn u listnatých dřevin, konkrétně u břízy bělokoré (BR, *Betula pendula* Roth.; 1685 %), jeřábu ptačího (JR, *Sorbus aucuparia* L.; 326 %) a vrby jívy (VR, *Salix caprea* L.; v r. 2007 se na plochách nevyskytovala).

Nárůst počtu jedinců v období 2014 až 2016 byl velmi nízký na kalamitní holině 1 (o 3 %), záporný (-1 %) na kalamitní holině 2 a téměř nulový na kalamitní holině 3. Nárůst počtu jedinců v období 2017 až 2018 byl v důsledku středně bohatého semenného roku 2017 na rozdíl od předcházejícího období výrazný; a to na kalamitní holině 1 o 11 %, na kalamitní holině 2 o 15 % a na kalamitní holině 3 o 17 %.



Obr. 1.

Početnost přirozené obnovy na výzkumných plochách 1–14 a kalamitních holinách 1–3 po orkánu Kyrill v Krkonoších diferencovaně dle dřevin v roce 2007 a 2018

Fig. 1.

Density of natural regeneration on research plots 1–14 and disturbed areas 1–3 after Kyrill Hurricane in the Krkonoše Mountains differentiated by tree species in 2007 and 2018 (SM – *Picea abies*, JR – *Sorbus aucuparia*, BR – *Betula pendula*, VR – *Salix caprea*)

V současnosti na všech výzkumných plochách v SLT 8Z a 8K v souladu s obnovními cíli výrazně dominuje smrk ztepilý (77,5–99,0 %). V r. 2018 na kalamitní ploše 1 podíl JR dosahoval 1,7 %, BR 0,8 % a VR 0,2 %. Na kalamitní holině 2 bylo druhové složení listnatých dřevin následující: JR 1,2 %, BR 1,3 % a VR 0,2 %. Největší podíl vtroušených dřevin byl na kalamitní holině 3 – JR 6,2 %, BR 1,8 % a VR 1,1 %. Konkrétně dle ploch, největší podíl přimíšených a vtroušených dřevin byl na VP 14 (22,5 %) a 9 (17,0 %), naopak nejmenší podíl na VP 3 (1,0 %) a 6 (2,3 %). Během sledovaných 12 let došlo k nárůstu těchto melioračních a zpevňujících dřevin o 334 % (z 1,6 % na 7,1 % v celkové druhové skladbě).

Největší podíl jedinců obnovy na plošnou jednotku byl zjištěn na odušlelém dřevě a v pokryvu mechů (*Polytrichum formosum*), střední v *Avenella flexuosa* a *Vaccinium myrtillus* a nejmenší v *Calamagrostis villosa*, *Athyrium distentifolium*, *Dryopteris dilatata* a *Gentiana asclepiadea*.

Výšková struktura a přírůst

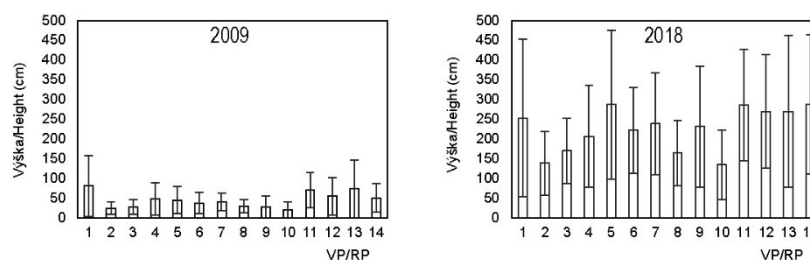
V roce 2007 se jádro obnovy pohybovalo ve výškových třídách 16–25 cm, v r. 2014 ve třídách 66–85 cm, v r. 2016 ve třídách 106–125 cm.

V r. 2014 byl již velmi malý počet semenáčků obnovy ve výškových třídách do 25 cm a v r. 2018 do 50 cm.

Průměrné výšky a výškové přírůsty přirozené obnovy na výzkumných plochách v r. 2009 a 2018 jsou znázorněny na obr. 2 a 3. Stanovištní podmínky měly významný vliv na výšku zmlazení. Nejvyšší průměrné výšky byly v roce 2009 naměřeny na ploše 13 (84,2 cm $\pm$ 73,1 SD), resp. na ploše 14 v roce 2018 (287,9 cm $\pm$ 176,1 SD). Nejnížší průměrná výška zmlazení byla zjištěna na ploše 10 (2009 – 20,1 cm $\pm$ 19,7 SD, 2018 – 134,9 cm $\pm$ 87,8 SD), následovaná plochou 2 (2009 – 24,9 cm $\pm$ 16,1 SD, 2018 – 138,8 cm $\pm$ 81,0 SD). Dynamika a diferenciací výšek obnovy v průběhu 9 let byla značná (největší byla na ploše 10 a 4). Ve srovnání se všemi plochami v roce 2009 byla průměrná výška 44,2 cm $\pm$ 35,7 SD a v roce 2018 219,2 cm $\pm$ 135,3 SD.

Rozdíly mezi výškovým přírůstem obnovy na jednotlivých výzkumných plochách byly také významné. Nejvyšší přírůst byl zjištěn v roce 2009 na ploše 5 (13,3 cm $\pm$ 8,8 SD), resp. na ploše 12 v roce 2018 (37,4 cm $\pm$ 16,5 SD). Nejnížší přírůst byl zaznamenán v roce 2009 na ploše 10 (5,1 cm $\pm$ 2,6 SD), resp. na ploše 2 v (15,6 cm $\pm$ 12,0 SD) roce 2018 (obr. 3).

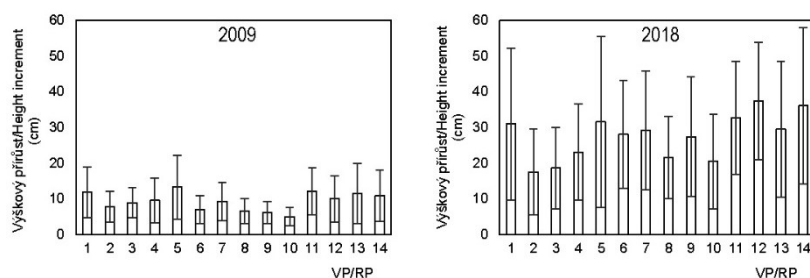
Při porovnání všech ploch dohromady, největší roční změna v průměrném výškovém přírůstu byla zaznamenána v roce 2015 (+ 3,8 cm),



Obr. 2.

Průměrná výška přirozené obnovy na výzkumných plochách v letech 2009 a 2018; chybové úsečky představují směrodatnou odchylku Fig. 2.

Average height of natural regeneration on research plots in 2009 and 2018; error bars represent standard deviation



Obr. 3.

Průměrný výškový přírůst přirozené obnovy na výzkumných plochách v letech 2009 a 2018; chybové úsečky představují směrodatnou odchylku Fig. 3.

Average height increment of natural regeneration on research plots in 2009 and 2018; error bars represent standard deviation

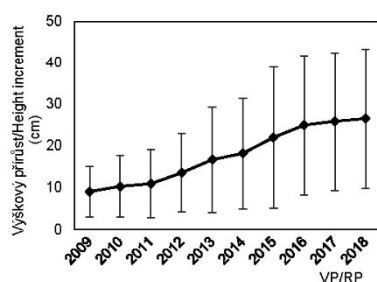
naopak nejmenší v roce 2011 a 2018 (+ 0,6 cm). Během výzkumu (2009–2018) se celkový průměrný výškový přírůst zvýšil z 9,1 cm ($\pm 5,9$ SD) na 26,5 cm ($\pm 16,7$ SD) (obr. 4). Při porovnání interakce mezi výškovým přírůstem a výškou jedinců obnovy byla pozorována signifikantní pozitivní korelace ($r = 0,922$, $P < 0,001$, $y = 1,986 + 0,112 \cdot x$) (obr. 5).

Škody zvěří

V r. 2018 největší podíl poškození smrkového zmlazení zvěří (49,9 %) byl zjištěn na kalamitní holině 1 a nejmenší pak na kalamitní holině 2 (17,7 %; tab. 2). Na všech měřených plochách byl podíl poškození

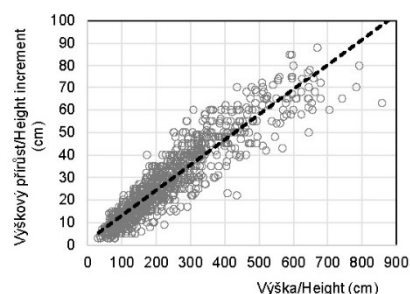
smrku okusem mírný až střední. Na kalamitní holině 1 bylo 24,9 % SM semenáčků poškozeno mírně a 14,4 % středně, na kalamitní holině 2 10,8 % SM semenáčků poškozeno mírně a 3,3 % středně, na kalamitní holině 3 14,5 % SM semenáčků poškozeno mírně a 4,2 % středně. Na výzkumných plochách bylo celkem poškozeno 29,3 % jedinců smrku a 74,9 % listnatých dřevin (obr. 6), přitom jeřáb ptačí a vrba jíva byly spárkatou zvěří poškozeny 100 %. U vtroušených a přimíšených dřevin dominoval 3. a 4. stupeň poškození zvěří, naopak smrk byl poškozen pouze mírně.

Jiná je situace u listnatých dřevin. Ty byly poškozeny převážně středně až silně (s regenerací). U kalamitní holiny 1 bylo zvěří poškozeno 100 % listnatých dřevin středně, u kalamitní holiny 2 bylo poškozeno



Obr. 4. Vývoj průměrné výšky přírůstu jedinců přirozené obnovy na všech zkoumaných dílčích plochách v průběhu času (2009–2018); chybové úsečky představují směrodatnou odchylku

Fig. 4. Development of average height increment of natural regeneration on all research plots in course of time (2009–2018); error bars represent standard deviation



Obr. 5. Korelace mezi výškovým přírůstem a výškou přirozené obnovy na všech plochách v roce 2018

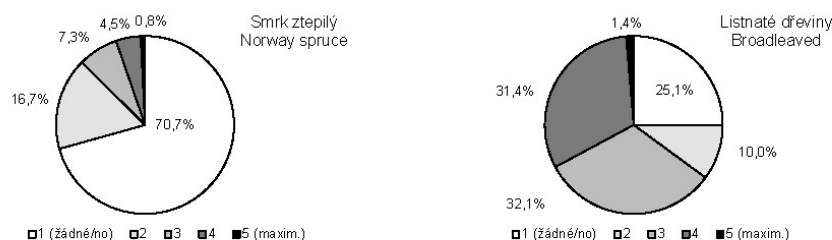
Fig. 5. Correlation between height increment and height of natural regeneration on all plots in 2018

Tab. 2.

Stupně poškození dřevin okusem na kalamitních holinách 1–3 diferencovaně dle dřevin v roce 2018
Damage degree by browsing of tree species in disturbed areas 1–3 differentiated by tree species in 2018

Kalamitní holina/ Disturbed area	Dřevina/ Tree species	Stupně poškození/Damage degree (%)					Celkem/Total (%)
		1	2	3	4	5	
K1	SM	50,1	24,9	14,4	9,4	1,2	49,9
	JR	0,0	0,0	84,2	15,8	0,0	100,0
	BR	66,6	33,4	0,0	0,0	0,0	33,4
	VR	0,0	0,0	75	12,5	12,5	100,0
K2	SM	82,3	10,8	3,3	2,4	1,2	17,7
	JR	0,0	9,4	30,2	60,4	0,0	100,0
	BR	84,2	15,8	0,0	0,0	0,0	15,8
	VR	0,0	0,0	25	75	0,0	100,0
K3	SM	79,6	14,5	4,2	1,7	0,0	20,4
	JR	0,0	12,5	28,2	59,3	0,0	100,0
	BR	75,4	18,5	6,1	0,0	0,0	24,6
	VR	0,0	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0

SM – *Picea abies*, JR – *Sorbus aucuparia*, BR – *Betula pendula*, VR – *Salix caprea*



Obr. 6.

Poškození terminálního vrcholu zvěří u smrku (vlevo) a souhrnně pro listnaté dřeviny (vpravo); poškození rozděleno do pěti stupňů: 1 – jedinec nepoškozen; 2 – poškozen mírně; 3 – poškozen středně; 4 – poškozen silně s regenerací; 5 – poškozen silně bez regenerace

Fig. 6.

Damage of the terminal shoot by game at the spruce (left) and overall for broadleaved trees (right); damage was divided into five degrees: 1 – undamaged; 2 – slightly damaged; 3 – medium damaged; 4 – strongly damaged with regeneration; 5 – strongly damaged without regeneration

zvěří 66,6 % silně a 33,3 % středně, u kalamitní holiny 3 bylo středně poškozeno 5 % BR, 9,9 % JR a 20 % VR a silně bylo poškozeno 50 % BR a 67,6 % JR.

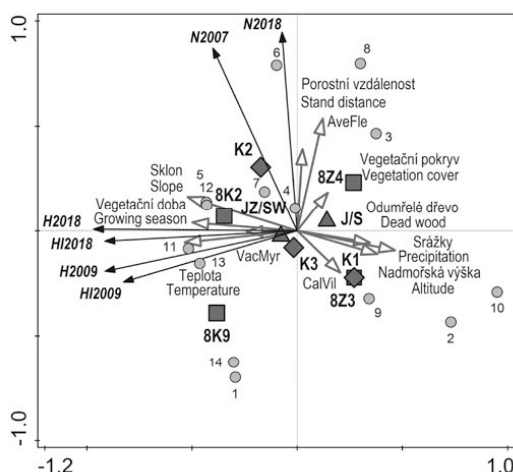
Vztah mezi růstovými parametry přirozené obnovy a stanovištěm

Výsledky PCA analýzy jsou prezentovány ve formě ordinačního diagramu na obr. 7. První ordinační osa vysvětluje 57,5 %, první dvě osy 86,7 % a všechny čtyři osy dohromady 97,8 % variability dat. Osa x představuje průměrnou výšku a výškový přírůst přirozené obnovy, zatímco osa y je charakterizována počtem jedinců přirozené obnovy společně se vzdáleností plochy od porostu. Početnost přirozené obnovy byla pozitivně korelována se zvyšující se vzdáleností od porostu a s pokryvností *Avenella flexuosa*, zatímco *Calamagrostis villosa* negativně působí na výskyt obnovy. Dále z hlediska vegetace bylo zjištěno, že výška a výškový přírůst obnovy pozitivně ovlivňuje pokryvnost *Vaccinium myrtillus*. Se zvyšujícím se sklonem, teplotou a délkou vegetační doby dochází k nárůstu průměrné výšky a výškového přírůstu obnovy, naopak tyto parametry byly negativně korelovány se srážkami, nadmořskou výškou a množstvím odumřelého dřeva. Lesní typ měl převládající vliv na výškový vývoj přirozené obnovy, naproti tomu lokalita (kalamitní holiny) výrazněji ovlivňovala početnost obnovy. Celkově vyšší jedinci obnovy byly zjištěny na stanovištích edafické kategorie kyselé (8K) při porovnání s řadou zakrslou (8Z).

DISKUSE

Výsledky měření v I. zóně Krkonošského národního parku na LHC Maršov a Vrchlabí prokázaly dostatečný potenciál přirozené obnovy. V roce 2007 se počet přirozené obnovy pohyboval v rozmezí 56–3533 ks.ha⁻¹, v roce 2018 hustota přirozené obnovy dosahovala 1452–6983 ks.ha⁻¹. V průběhu sledovaných 12 let (2007–2018) byl zaznamenán nárůst počtu jedinců přirozené obnovy o 46 až 198 %. Vyšší hustota přirozené obnovy byla zjištěna v horských smrčínách na Šumavě (ŠTÍCHA et al. 2010: 1960–10 200 ks.ha⁻¹; MALÍK et al. 2014: 1520–19 760 ks.ha⁻¹). Vyšší počet průměrné obnovy v horských smrčínách (9322 ks.ha⁻¹) byl také zjištěn na Slovensku (HOLEKSA et al. 2007).

Z hlediska vývoje počtů přirozené obnovy v období 2014 až 2016 byl nárůst jedinců téměř nulový. Nejvyšší nárůst od roku 2007 byl sle-



Obr. 7.

Ordinační diagram znázorňující výsledky PCA analýzy vztahů mezi stanovištními charakteristikami (Nadmořská výška, Sклон, Expozice – J, JZ, Lesní typ – 8K9, 8K2, 8Z4, 8Z3), parametry obnovy (H2009/2018 – Výška 2009/2018, HI2009/2018 – Výškový přírůst 2009/2018, N2017/2018 – Hustota 2007/2018), mikrostaništím (Vegetační pokryv, Odumřelé dřevo, pokryvnost CalVil – *Calamagrostis villosa*, VacMyr – *Vaccinium myrtillus* a AveFle – *Avenella flexuosa*) a kalamitními holinami (K1, K2, K3); označení 1–14 charakterizují výzkumné plochy

Fig. 7.

Ordination diagram showing results of PCA analysis of relationships among site characteristics (Altitude, Slope, Exposure – S, SW, Ecosite – 8K9, 8K2, 8Z4, 8Z3), parameters of regeneration (H2009/2018 – Height 2009/2018, HI2009/2018 – Height increment 2009/2018, N2017/2018 – Density 2007/2018), microsite (Vegetation cover, Dead wood, cover of CalVil – *Calamagrostis villosa*, VacMyr – *Vaccinium myrtillus* a AveFle – *Avenella flexuosa*) and disturbed areas (K1, K2, K3); marks 1–14 characterize research plots

dován na kalamitní ploše 1, která leží sice ve vyšší nadmořské výšce (cca o 90 m) a v LT 8Z2, kde by měly být méně příznivé klimatické a edafické podmínky pro zmlazení (VACEK S., ŠPULÁK 2005), avšak nachází se zde řádově dvojnásobně vyšší množství odumřelé dřevní hmoty. Tento stav obnovy potvrzuje, že ponechané odumřelé dřevo na kalamitních holinách vytváří příznivé podmínky pro přirozenou obnovu (ZIELONKA 2006; VACEK S. et al. 2010). Sledovaný nárůst počtu jedinců v období 2017 až 2018 byl v důsledku středně bohatého semenného roku 2017, na rozdíl od předcházejícího období, výrazný. Je však otázkou, jak se tyto semenáčky zejména v porostu *Calamagrostis villosa* budou dále vyvíjet, jelikož jejich mortalita v těchto porostních poměrech bývá velmi vysoká (VACEK S. et al. 2017). Největší podíl jedinců obnovy na plošnou jednotku byl zjištěn na odumřelém dřevě a v pokryvu mechů (*Polytrichum formosum*), střední v *Avenella flexuosa* a *Vaccinium myrtillus* a nejmenší v *Calamagrostis villosa*. Obdobné výsledky uvádějí také ostatní práce (REMEŠ et al. 2009; VACEK S. et al. 2010; ŠTÍCHA et al. 2010). Z naší studie vyplývá, že z hlediska silné konkurence neprostupný pokryv *Calamagrostis villosa* negativně působí na hustotu přirozené obnovy, naopak příznivější půdní podmínky společně s vyšší ujmavostí obnovy a výškovou konkurencí *Vaccinium myrtillus* pozitivně ovlivňují výškový přírůst. Početnost obnovy je na námi sledovaných kalamitních holinách též závislá především na blízkosti a dostatečném počtu plodných mateřských stromů (MALÍK et al. 2014). Početnost přirozené obnovy na výzkumných plochách byla pozitivně korelována se zvyšující se vzdáleností od porostu, což může být způsobeno stářím vzniku a velikostí holin v kombinaci s negativním vlivem porostního okraje.

Při porovnání zjištěné druhové skladby dřevin na zkoumaných plochách se skladbou cílovou dle LHP či plánu péče o KRNP (FLOUSEK et al. 2010) podíl listnatých dřevin převyšuje podíl cílový. Na všech výzkumných plochách v SLT 8Z a 8K v souladu s obnovními cíli výrazně dominuje SM (93–99 %). Na zkoumaných kalamitních holinách má být podíl JR 1 % a ve skutečnosti v r. 2018 byl v rozmezí 1,2–6,2 %, navíc podíl BR byl 0,8–1,3 % a VR 0,2–1,1 %. Během sledovaných 12 let došlo k významnému nárůstu těchto melioračních a zpevňujících dřevin o 334 %, zejména pak JR. V r. 2018 maximální podíl JR na výzkumných plochách dosahoval 20,7 %, přičemž např. na Slovensku v horských porostech JR tvořil v obnově v průměru 40,8 % (HOLEKSA et al. 2007).

Z hlediska výškové struktury byl v r. 2018 zjištěn velmi malý počet semenáčků obnovy ve výškových třídách do 50 cm. Tato zjištění ukazují na důležitost dostatečně bohatých semenných let a na větší obtížnost přirozené obnovy na plochách, kde po náhlém rozpadu porostu došlo k prudkému zvýšení pokryvnosti a hustoty travin (UŘEDHOVÁ et al. 2006; VACEK S. et al. 2017). V roce 2009 průměrná výška obnovy dosahovala 44,2 cm ($\pm 35,7$ SD) a v roce 2018 219,2 cm ($\pm 135,3$ SD). Nejvyšší výškový přírůst byl naměřen v roce 2009, naopak nejnižší byl pak zaznamenán v klimaticky nepříznivých letech 2011, 2017 a 2018 (ČHMÚ). Např. při porovnání přírůstu v roce 2016 a 2018 u 7 m vysokého jedince SM, byla zjištěna průměrná 20 cm ztráta. Při porovnání jednotlivých ploch byl zjištěn signifikantní rozdíl v průměrné výšce a přírůstu. Dosažená výška přirozené obnovy odráží vhodnost stanovištních podmínek, zejména mikoreliéfu a vegetačního pokryvu (VACEK Z. et al. 2017).

Nejen klimatické podmínky a stanoviště negativně ovlivňují růstovou dynamiku přirozené obnovy, ale také škody zvěří zde hrají významnou roli. V r. 2018 na výzkumných plochách bylo celkem poškozeno 29,3 % jedinců smrku a 74,9 % vtroušených a přimíšených listnatých dřevin, přičemž škody okusem u obnovy JR a VR dosahovaly 100 %. Potvrzuje se tím, že zvěř patří k významným limitujícím faktorům přirozené obnovy lesa (AMMER 1996; KOCHMAN et al. 2000; ROONEY 2001; MOTTA 2003; VACEK S. et al. 2014; VACEK Z. 2014). V průběhu sukcese škody zvěří okusem jen nepatrně mírně klesaly se zvyšujícími se počty obnovy. Listnaté dřeviny bez poškození okusem rostly

pouze v těsné blízkosti jedinců SM a pod jejich ochranou (VACEK S. et al. 2014). Nízké počty listnatých jedinců přirozené obnovy jsou dané především nedostatkem mateřských stromů v okolí a také specifickými nároky dřevin. Nízký výskyt BR je způsoben zejména konkurencí a vysokou pokryvností *Calamagrostis villosa*, výškový přírůst JR je silně ovlivňován stále se zvyšujícími stavy spárkaté zvěře (ŠTÍCHA et al. 2013; MALÍK et al. 2014; VACEK Z. 2017).

ZÁVĚR

Na zkoumaných kalamitních holinách ve východních Krkonoších bylo 12 let po orkánu Kyrill zjištěno relativně dostatečné množství přirozené obnovy, které by mělo postačit přírodě blízké tvorbě těchto porostů v I. zóně ochrany přírody. Ve sledovaném období 2007–2018 celkový počet jedinců přirozené obnovy na kalamitních holinách stoupl o 68 %. Zmlazení v zásadě odpovídá cílovému druhovému složení porostů. SM tvoří 75–99 %, JR 1–21 % a 0–12 % tvoří BR a VR. Z hlediska poškození zvěří je patrné, že přirozená obnova listnatých dřevin je značně limitována okusem, zejména pak u JR a VR. Hustota a výška zmlazení na plochách je variabilní, což poukazuje na velkou diferenciaci obnovy dle stanovištních podmínek. Významným negativním faktorem ovlivňujícím dynamiku přirozené obnovy je *Calamagrostis villosa*. Při interpretaci výsledků je však nutné brát v úvahu omezený počet zkoumaných ploch a délku sledovaného období. Z hlediska péstebního doporučení je důležitá ochrana a podpora vtroušených listnatých dřevin formou individuální ochrany, redukci spárkaté zvěře, reintrodukci vlka či efektivním využíváním přezimovacích obůrek. Při umělém vnášení těchto melioračních a zpevňujících dřevin je důležité v maximální možné míře využívání vhodného stanoviště (odumřelé dřevo, pokryv bez *C. villosa*, vyvýšení atd.).

Poděkování:

Příspěvek vznikl díky podpoře České zemědělské univerzity v Praze, Fakulty lesnické a dřevařské, Interní grantové agentury (IGA č. A02/19). Poděkování také patří dvěma anonymním recenzentům a editorům za konstruktivní komentáře a cenné návrhy, které pomohly vylepšit rukopis.

LITERATURA

- AMMER C. 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management*, 88 (1): 43–53. DOI: 10.1016/S0378-1127(96)03808-X
- BAUMEISTER D., CALLAWAY R.M. 2006. Facilitation by *Pinus flexilis* during succession: a hierarchy of mechanisms benefits other plant species. *Ecology*, 87: 1816–1830. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1816:FBPFD]2.0.CO;2
- BEDNAŘÍK J., MATĚJKA K. 2014. Struktura porostů *Picea abies* (L.) Karst. ovlivněných antropogenními disturbancemi v oblasti Medvědí hory (NP Šumava). *Zprávy lesnického výzkumu*, 59: 18–27.
- CASTRO J., ZAMORA R., HÓDAR J.A. 2002. Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonization of Mediterranean mountain meadows. *Journal of Vegetation Science*, 13: 725–731.
- CONNELL J.H., SLATYER R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111: 1119–1144.
- ČUKOR J., VACEK Z., LINDA R., VACEK S., MARADA P., ŠIMŮNEK V., HAVRÁNEK F. 2019. Effects of bark stripping on timber production

- and structure of Norway spruce forests in relation to climatic factors. *Forests*, 10 (4): 320. DOI: 10.3390/f10040320
- ČADA V., SVOBODA M. 2011. Structure and origin of mountain Norway spruce in the Bohemian Forest. *Journal of Forest Science*, 57: 523–535.
- ČADA V., SVOBODA M., JANDA P. 2013. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 295: 59–68. DOI: 10.1016/j.foreco.2012.12.037
- ČÍŽKOVÁ P., SVOBODA M., KŘENOVÁ Z. 2011. Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava National Park – the first results of the Biomonitoring project. *Silva Gabreta*, 17: 19–35.
- DOSTÁLOVÁ A. 2009. Tree seedlings: how they establish in spontaneously developed forests? A study from mountainous area in the Czech Republic. *Biodiversity and Conservation*, 18: 1671–1684. DOI: 10.1007/s10531-008-9549-3
- DOUBKOVÁ P. 2008. Uchycování smrku v opuštěných travních porostech ve východních Krkonoších. *Opera Corcontica*, 45: 69–79.
- DOVČIAK M., HRIVNÁK R., UJHÁZY K., GÖMÖRY D. 2008. Seed rain and environmental controls on invasion of *Picea abies* into grassland. *Plant Ecology*, 194: 135–148. DOI: 10.1007/s11258-007-9280-2
- FISCHER A., LINDNER M., CLEMENTS A., LASCH P. 2002. Vegetation dynamics in Central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, 37: 17–32.
- FLOUSEK J. et al. 2010. Plán péče 2010–2020 o Krkonošský národní park a jeho ochranné pásmo. Vrchlabí, Správa KRNP.
- GÖMÖRY D., DOVČIAK M., GÖMÖRYOVÁ E., HRIVNÁK R., JANIŠOVÁ M., UJHÁZY K. 2006. Demekologické, synekologické a genetické aspekty kolonizace nelesných ploch lesnými dřevinami. Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene: 92 s.
- HALPERN C.B., ANTOS J.A., RICE J.M., HAUGO R.D., LANG N.L. 2010. Tree invasion of a montane meadow complex: temporal trends, spatial patterns, and biotic interactions. *Journal of Vegetation Science*, 21: 717–732.
- HEURICH M. 2009. Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta*, 15 (1): 49–66.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S., WODKA M. 2007. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126 (2): 303–313.
- JANIŠOVÁ M., HRIVNÁK R., GÖMÖRY D., UJHÁZY K., VALACHOVIČ M., GÖMÖRYOVÁ E., HEGEDŮŠOVÁ K., ŠKODOVÁ I. 2007. Changes in understorey vegetation after Norway spruce colonization of an abandoned grassland. *Annales Botanici Fennici*, 44: 256–266.
- JONÁŠOVÁ M., MATĚJKOVÁ I. 2007. Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1907–1914.
- JONÁŠOVÁ M., PRACH K. 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological Conservation*, 141: 1525–1535.
- KONŮPKA B., PAJTÍK J. 2015. Why was browsing by red deer more frequent but represented less consumed mass in young maple than in ash trees? *Journal of Forest Science*, 61: 431–438. DOI: 10.17221/70/2015-JFS
- KOOIJMAN A.M., EMMER I.M., FANTA J., SEVINK J. 2000. Natural regeneration potential of the degraded Krkonoše forests. *Land Degradation and Development*, 11: 459–473.
- LINGUA E., CHERUBINI P., MOTTA R., NOLA P. 2008. Spatial structure along an altitudinal gradient in the Italian central Alps suggests competition and facilitation among coniferous species. *Journal of Vegetation Science*, 19: 425–436. DOI: 10.3170/2008-8-18391
- LORZ C., FÜRST C., GALIC Z., MATIJASIC D., PODRÁZSKÝ V., POTOCIC N., SIMONCIC P., STRAUCH M., VACIK H., MAKESCHIN F. 2010. GIS-based probability assessment of natural hazards in forested landscapes of central and south-eastern Europe. *Environmental Management*, 46 (6): 920–930. DOI: 10.1007/s00267-010-9508-0
- MALÍK K., REMEŠ J., VACEK S., ŠTÍCHA V. 2014. Development and dynamics of mountain spruce (*Picea abies* [L.] Karsten) stand regeneration. *Journal of Forest Science*, 60 (2): 61–69.
- MATĚJKA K., VACEK S., PODRÁZSKÝ V. 2010. Development of forest soils in the Krkonoše Mts. in the period 1980–2009. *Journal of Forest Science*, 56 (11): 485–504.
- MOTTA R. 2003. Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 181: 139–150. DOI: 10.1016/S0378-1127(03)00128-2
- MZE 2008. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství ČR 2007. Praha, Ministerstvo zemědělství 98 s.
- NEHYBA J. 2008. Hodnocení kalamity z ledna 2007 v oblasti Krkonošského národního parku. Hradec Králové, Lesoprojekt Hradec Králové: 101 s.
- PANAYOTOV M., KULAKOWSKI D., SANTOS L.L. DOS, BEBI P. 2011. Wind disturbances shape old Norway spruce-dominated forest in Bulgaria. *Forest Ecology and Management*, 262: 470–481. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.04.013
- REMEŠ J., ULBRICHOVÁ I., ŠTÍCHA V., MALÍK K. 2009. Dynamika obnovy lesa po velkoplošném rozpadu porostů v NP Šumava. Management lesů v českých národních parcích. In: Fanta J., Křenová Z. (ed.): Management lesů v českých národních parcích. Sborník příspěvků z workshopu konaného v Krkonošském národním parku ve dnech 9. – 11. 10. 2008. [Vimperk], Správa NP a CHKO Šumava: 124–131.
- ROONEY T.P. 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry* (Oxford), 74: 201–208. DOI: 10.1093/forestry/74.3.201
- SLANAŘ J., VACEK Z., VACEK S., BULUŠEK D., ČUKOR J., ŠTEFANČÍK I., BÍLEK L., KRÁL J. 2017. Long-term transformation of submontane spruce-beech forests in the Jizerské hory Mts.: dynamics of natural regeneration. *Central European Forestry Journal*, 63: 213–225.
- SHOROHVA E., KUULUVAINEN T., KANGUR A., JÖGISTE K. 2009. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forest: a review with special reference to Russian studies. *Annals of Forest Science*, 66: 201–220.
- SVOBODA M., ZENÁHLÍKOVÁ J. 2009. Historický vývoj a současný stav lesa v NP Šumava kolem „Kalamitní sváznice“ v oblasti Trojmezí. *Příroda*, 28: 71–122.

- SVOBODA M., JANDA P., NAGEL T. A., FRAVER S., REJZEK J., BAČEK R. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 23: 86–97. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x
- ŠTÍCHA V., KUPKA I., ZAHRADNÍK D., VACEK S. 2010. Influence of micro-relief and weed competition on natural regeneration of mountain forests in the Šumava Mountains. *Journal of Forest Science*, 56 (5): 218–224.
- ŠTÍCHA V., MATĚJKA K., BÍLEK L., MALÍK K., VACEK S. 2013. Obnova smrkového lesa po gradaci lýkožrouta v Národním parku Šumava. *Zprávy lesnického výzkumu*, 58: 131–137.
- TASSER E., WALDE J., TAPPEINER U., TEUTSCH A., NOGGLER W. 2007. Land-use changes and natural reforestation in the Eastern Central Alps. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118: 115–129. DOI: 10.1016/j.agee.2006.05.004
- ULBRICHOVÁ I., REMEŠ J., ZAHRADNÍK D. 2006. Development of the spruce natural regeneration on mountain sites in the Šumava Mts. *Journal of Forest Science*, 52 (10): 446–456.
- VACEK S., ŠPULÁK O. 2005. Poškození lesů v Krkonoších. *Krkonoše – Jizerské hory*, 38 (1): 18–20.
- VACEK S., MATĚJKA K., SIMON J., MALÍK V., SCHWARZ O., PODRÁZSKÝ V., MINX T., TESAŘ V., ANDĚL P., JANKOVSKÝ L., MIKESKA M. 2007. Zdravotní stav a dynamika lesních ekosystémů Krkonoš pod stresem vyvolaným znečištěním ovzduší. *Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce*: 216 s. Folia forestalia Bohemica, č. 4.
- VACEK S., NOSKOVÁ I., BÍLEK L., VACEK Z., SCHWARZ O. 2010. Regeneration of forest stands on permanent research plots in the Krkonose Mts. *Journal of Forest Science*, 56 (11): 541–554.
- VACEK S., VACEK Z., PODRÁZSKÝ V., BÍLEK L., BULUŠEK D., ŠTEFANČÍK I., REMEŠ J., ŠTÍCHA V., AMBROŽ R. 2014. Structural diversity of autochthonous beech forests in Broumovské Stěny National Nature Reserve, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science*, 131 (4): 191–214.
- VACEK S., ČERNÝ T., VACEK Z., PODRÁZSKÝ V., MIKESKA M., KRÁLÍČEK I. 2017. Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 398: 75–90. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.05.001
- VACEK S., VACEK Z., KALOUSKOVÁ I., ČUKOR J., BÍLEK L., MOSER W. K., BULUŠEK D., PODRÁZSKÝ V., ŘEHÁČEK D. 2018. Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) stands on former agricultural land in the Sudetes - evaluation of ecological value and production potential. *Dendrobiology*, 79: 61–76.
- VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., KRÁL J., REMEŠ J., BULUŠEK D., KRÁLÍČEK I. 2014. Ungulate impact on natural regeneration in spruce-beech-fir stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlické Hory Mountains, case study from Central Sudetes. *Forests*, 5 (11): 2929–2946. DOI: 10.3390/f5112929
- VACEK Z., BULUŠEK D., VACEK S., HEJCMANOVÁ P., REMEŠ J., BÍLEK L., ŠTEFANČÍK I. 2017. Effect of microrelief and vegetation cover on natural regeneration in European beech forests in Krkonoše national parks (Czech Republic, Poland). *Austrian Journal of Forest Science*, 134 (1): 75–96.
- VACEK Z. 2017. Structure and dynamics of spruce-beech-fir forests in Nature Reserves of the Orlické hory Mts. in relation to ungulate game. *Central European Forestry Journal*, 63 (1): 23–34.
- VACEK Z., VACEK S., VANČURA K., ŠIMŮNEK V., BULUŠEK D., BLAŽEJOVÁ J., SCHWARZ O. 2018b. Sekundární sukcese na kalamitních holinách ve smrkových porostech po orkánu Kyrill v Krkonoších. In: Baláš, M. et al. (eds.): *Pěstování lesů ve střední Evropě. Sborník původních vědeckých prací u příležitosti 19. vědecké konference pěstitelů lesa. Doksy, 4.–5. 9. 2018, Praha, Česká zemědělská univerzita v Praze*: 217–226. *Proceedings of Central European Silviculture*. Vol. 8
- VANDENBERGHE C., FRELÉCHOUX F., GADALLAH F., BUTTLER A. 2006. Competitive effect of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? *Journal of Vegetation Science*, 17: 481–488. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02469.x
- VÁVROVÁ E., CUDLÍN P. 2010. Successive pattern of ground vegetation dynamics in relation to tree layer decline and beginning recovery in the Giant Mts. spruce forests during the period 1995–2006. *Opera Corcontica*, 47 (Suppl. 1): 179–188.
- ZIELONKA T. 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17 (6): 739–746. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02497.x
- ZIELONKA T., MALCHER P. 2009. The dynamics of a mountain mixed forest under wind disturbances in the Tatra Mountains, central Europe – a dendroecological reconstruction. *Canadian Journal of Forest Research*, 39: 2215–2223.
- ZIELONKA T., HOLEKSA J., FLEISCHER P., KAPUSTA P. 2010. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, 21: 31–42. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01121.x

DYNAMICS OF NATURAL REGENERATION OF MOUNTAIN FORESTS AFTER WIND DISTURBANCE: MODEL STUDY FOR THE KRKONOŠE MTS. (CZECH REPUBLIC)

SUMMARY

In Central Europe, the dynamics of mountain forests has been for a long time most influenced by wind storms. The Kyrill Hurricane in January 2007 greatly damaged large areas of spruce stands in the Krkonoše Mountains (Czech Republic). The aim of this study was to evaluate the structure and development of secondary succession in extreme climatic mountain conditions on disturbed areas in the eastern Krkonoše Mts. Presented research was focused on structure, dynamics, density, species diversity and growth parameters of natural regeneration with emphasis on game damage in period 2007–2018.

The study area was located in the I. zone of the nature conservation of the Krkonoše National Park in the eastern part of the Krkonoše Mts. Research was conducted on 14 ring research plots of 300 m² in 3 disturbed areas at an altitude of 1130–1283 m a.s.l. (Tab. 1). The ecosite type was *Piceetum acidophilum* and *Sorbeto-Piceetum* with prevailing Podzols soil type. The annual sum of precipitation was in range 1300–1500 mm and annual temperature reached 2.5–4.0 °C. Growing season ranged from 60 to 80 days.

Results showed significant density increase of natural regeneration during the 12 years of observation. In 2018, the average number of natural regeneration reached 3,637 recruits ha⁻¹ (± 1,864 SD), while in 2007 it accounted 2,167 recruits ha⁻¹ (± 1,307 SD) (Fig. 1). Density of dominant Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) increased by 65% and deciduous tree species increased even by 334%, especially in rowan (*Sorbus aucuparia* L.). In tree species composition, spruce share decreased from 98.4% to 92.9% in favor of deciduous tree species during the observed period. In 2018, deciduous tree species – rowan, goat willow (*Salix caprea* L.) and silver birch (*Betula pendula* Roth.) – accounted 1.0–22.5% of tree species composition. In terms of height structure, the average height of regeneration was 44.2 cm (± 35.7 SD) in 2009 and 219.2 cm (± 135.3 SD) in 2018 (Fig. 2, 3) with the significant low height growth in 2011, 2017 and 2018, caused by negative climatic factors. The mean average height increment reached 9.1 cm (± 5.9 SD) in 2009, and 26.5 cm (± 16.7 SD) in 2018 (Fig. 4). Height growth was significantly correlated with height (Fig. 5). However, game was significant limiting factor of growth of natural regeneration. Natural regeneration was damaged by browsing in average 31.9%, while regeneration of willow and rowan was totally destroyed by deer (100.0% damage) (Tab. 2; Fig. 6). In relation to site conditions, the negative effect of dense grass cover of *Calamagrostis villosa* on density of the natural regeneration was observed as well as positive effect of decreasing altitude and increasing slope on height growth of natural regeneration (Fig. 7). However, the limited number of research plots and the length of the study period must be considered when interpreting the presented results.

In conclusion, study research plots destroyed by Kyrill Hurricane have a great potential for natural regeneration in the studied I. zone of the Krkonoše National park after the period of observation. The recommendation for limiting the intolerable game damage and protection of valuable admixed deciduous tree species (especially rowan) is reduction of large deer population, individual tree protection, and efficiency of overwinter closure or reintroduction of large predators. When introducing the soil improving and stabilizing tree species into the forest stands artificially, it is important the maximum use of suitable habitat conditions (dead wood, cover without *Calamagrostis villosa*, mounds etc.).

Zasláno: 30. 05. 2019

Přijato do tisku: 02. 09. 2019

5.1.2. Effect of vegetation on natural regeneration of mixed silver fir forests in lowlands: case study from the Rogów region

2. PROKÚPKOVÁ A., BRICHTA J., VACEK Z., BIELAK K., ANDRZEJCZYK T., VACEK S., ŠTEFANČÍK I., BÍLEK L., FUCHS Z. (2021): Effect of vegetation on natural regeneration of mixed silver fir forests in lowlands: case study from the Rogów region. Sylwan, 165 (11): 779–795. ISSN: 0039-7660.

Publikace se zabývá významem jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.) ve střední Evropě a analýzou jejího současného redukovaného zastoupení, které je způsobeno lesním hospodařením, škodami způsobenými zvěří, klimatickými změnami či antropogenními vlivy. Cílem studie bylo určit početnost, druhovou diverzitu a výškovou strukturu přirozené obnovy v porostech s dominantní jedlí bělokorou. Pro výzkum bylo vybráno 27 trvalých výzkumných ploch v oblasti Rogów ve východním Polsku. Celková zásoba zkoumaného porostu ve věku 60 let činila $301 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, s podílem jedle bělokoré 75 %. Početnost přirozené obnovy jedle dosahovala $52\,667 \text{ jedinců} \cdot \text{ha}^{-1}$, což představuje 63 % celkového složení přirozené obnovy na vybraných plochách, resp. o 12 % méně než ve stromovém patře. Z výsledku dále vyplývá, že podíl jedle klesá s rostoucí výškou obnovy, neboť zatímco ve výšce do 0,5 m tvořila 74 % obnovy, ve výšce nad 0,5 m se podíl snížil na pouhých 8 %. Analýzy ukázaly, že průměrná výška přirozené obnovy jedle byla o 24 cm nižší ve srovnání s průměrnou výškou ostatních 15 zastoupených dřevin (průměrná výška 43 cm). Vztah mezi průměrnou výškou přirozené obnovy a vertikální diverzitou byl signifikantně pozitivní, což poukazuje na vliv konkurence mezi jednotlivými vrstvami vegetace. Zvláštní pozornost byla věnována vlivu konkurence vegetace na výšku jedinců přirozené obnovy jedle. Analýzy prokázaly významný pozitivní vliv konkurence vegetace na výšku všech jedinců přirozené obnovy, což je úzce spojeno s tvorbou mezer v korunovém patře umožňující větší přístup ke světlu. Druh bylinné vegetace neměl prokazatelný vliv na výšku zmlazení jedle, nicméně nejvyšší jedinci obnovy byli pozorováni na místech s přítomností nejvyšší vegetace, konkrétně ostružin. Traviny ukázaly největší vliv na růst a výšku obnovy jedle, což může být problémem na stanovištích bohatých na živiny a v porostech s rozvolněným korunovým patrem. Závěrem, jedle bělokorá je relativně citlivou dřevinou v kontextu lesnických zásahů a z hlediska managementu je nezbytná její cílená podpora efektivními lesnickými přístupy, zejména v souvislosti s probíhajícími klimatickými změnami.

ORIGINAL PAPER

Effect of vegetation on natural regeneration of mixed silver fir forests in lowlands: a case study from the Rogów region in Poland

Anna Prokúpková^{(1)✉}, Jakub Brichta⁽¹⁾, Zdeněk Vacek⁽¹⁾, Kamil Bielak⁽²⁾, Tadeusz Andrzejczyk⁽²⁾, Stanislav Vacek⁽¹⁾, Igor Štefančík⁽³⁾, Lukáš Bílek⁽¹⁾, Zdeněk Fuchs⁽¹⁾

⁽¹⁾ Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, CZ-169 51 Prague 6 – Suchbát, Czech Republic

⁽²⁾ Warsaw University of Life Sciences – SGGW, Institute of Forest Sciences, Nowoursynowska 159/34, PL 02776 Warsaw, Poland

⁽³⁾ National Forest Centre, Forest Research Institute, T.G. Masaryka 22, SK-960 01 Zvolen, Slovakia

ABSTRACT

Silver fir *Abies alba* Mill. represented a historically high proportion of the natural species composition in Central Europe, but at present, due to forest management, game damage, climate change, and human activities, its share is extremely low. This paper aims to determine the abundance, species diversity, height structure, and especially the effect of competition level (1-4) and vegetation cover (mosses, herbs, ferns, grasses, *Vaccinium*, *Rubus*, tree litter) on the natural regeneration in a fenced forest stand with dominant fir in the tree layer. Research was conducted on 27 research plots in a lowland mixed forest (194 m a.s.l.) in the Rogów region of eastern Poland. Stand volume of the studied stand was 301 m³/ha at the age of 60 years, with a fir share of 75%. The abundance of natural regeneration reached 52,667 recruits/ha, 63% of which was fir. Fir represented 74% in the initial (height ≤0.5 m) regeneration, while it only composed 8% of the advanced regeneration (height >0.5 m). Comparing tree layers, a decrease in the share of fir and European beech *Fagus sylvatica* L. and an increase of European larch *Larix decidua* Mill. and Scots pine *Pinus sylvestris* L. was observed in natural regeneration. Fir measured the lowest average height (24 cm) of all 15 occurring tree species (average height 43 cm). The mean height of natural regeneration was significantly positively correlated with vertical diversity. The tallest regeneration individuals were observed in the *Rubus* cover. The number of regenerations significantly ($p<0.05$) increased with vegetation cover and species richness. The highest density of fir was observed in the moss cover. The competition level had a significant ($p<0.05$) positive effect on the vertical and species diversity of natural regeneration, while its effect was negative on the proportion of fir. In terms of vegetation species, grasses had the largest effect on natural regeneration, while mosses had the lowest. Silver fir is very sensitive to silvicultural interventions, and it is necessary to support it with effective silviculture approaches during the ongoing climate change.

KEY WORDS

Abies alba, regeneration structure, tree species composition, competition level, Central Europe

✉e-mail: prokupkova@fd.czu.cz

Received: 27 September 2021; Revised: 17 December 2021; Accepted: 18 December 2021; Available online: 3 March 2022

 Open access

©2021 The Author(s). <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0>

Introduction

Silver fir *Abies alba* Mill. is one of the most important commercial and ecological coniferous tree species in Europe (Poleno *et al.*, 2009; Dobrowolska *et al.*, 2017; Vitasse *et al.*, 2019). It grows in enclaves across Europe, stretching from the south – from the Iberian Peninsula to the Balkan Peninsula – as well as from northwestern Germany through Central Europe to the Carpathian Mountains (Jaworski and Zarzycki, 1983; Westergren *et al.*, 2010; Gazol *et al.*, 2015). Silver fir is distributed on elevated areas with an altitude range of 500–2000 m a.s.l. (Diaci *et al.*, 2011; Mauri *et al.*, 2016). This ecologically valuable tree species, especially in moist and gleyed habitats, increases the static stability, biodiversity, soil quality conditions and forest recreational value of the landscape (Poleno *et al.*, 2009; Mauri *et al.*, 2016; Podrázský *et al.*, 2018). Similar to Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst., significant mortality has been observed in fir, with signs of dieback recorded in the previous two centuries (Málek, 1981; Dobrowolska *et al.*, 2017). Initially, fir dieback was more prevalent in the northern part of its natural range, while later, dieback was observed throughout its entire range (Bergmann *et al.*, 1990). However, the potential adaptability of fir to the ever-changing climatic conditions has become increasingly predictable (Vitasse *et al.*, 2019; Mikulénka *et al.*, 2020).

The decline and dieback of fir are the results of several factors, but clear-cutting management of this tree species has probably reduced its ability to adapt to changing environmental conditions. High levels of air pollution in the 1980s equally contributed to this damage in synergism with an overabundance of silver fir woolly adelgid *Dreyfusia nordmannianae* Eckstein (Zakopal 1978; Mrkva 1994; Vacek *et al.*, 2007, 2015; Mikulénka *et al.*, 2020). In this regard, climate-smart silviculture or fertilization may be one solution to promote fir health (Vacek *et al.*, 2020a; Gallo *et al.*, 2021). Hoofed game-induced damage, which in some cases can cause mortality (Ammer, 1996; Heuzea *et al.*, 2005; Vacek *et al.*, 2014), is also a significant limitation to the natural regeneration and the successful growth of fir (Jaworski and Zarzycki, 1983; Gill, 1992; Motta, 1996; Dobrowolska, 2008; Klopčic *et al.*, 2010; Kupferschmid *et al.*, 2013, 2018; Huth *et al.*, 2017). Small-pole and pole-stage stands are also heavily damaged through bark browsing and stripping by deer (Pach, 2005, 2008; Metzler *et al.*, 2012; Vacek *et al.*, 2020b). Regeneration is also negatively affected by frost, especially the increased frequency of late frost events, and can be a significant threat in the future (Maxime and Hendrik, 2011; Gallo *et al.*, 2017; Kupferschmid and Heiri, 2019).

Despite the increased management of silver fir stands, the density of its natural regeneration is often very low (Dobrowolska, 2000, 2008; Filipiak, 2002; Filipiak and Barzdajn, 2004; Szymura *et al.*, 2007; Vacek *et al.*, 2014, 2015; Vacek, 2017). One of the reasons for the generally uncommon regeneration of silver fir is the low share of parent trees in forest stands, which are often arranged in tight clusters (Filipiak and Barzdajn, 2004; Hofmeister *et al.*, 2008; Vacek *et al.*, 2015). Within the stands, new individuals are distributed over an area of several square meters close to mature trees (Filipiak, 2002). Here, the quantity and quality of fertility matter (Soulères, 1962; Paluch, 2005). High-quality seeds are found only in sparse fir stands with well-developed crowns, a prerequisite for a successful natural regeneration (Korpel and Vinš, 1965; Skrzyszewska and Chłanda, 2009). Locally, the application of new ecological findings on silver fir silviculture has led to the successful regeneration of fir stands or mixed stands containing fir (Dobrowolska, 2000; Filipiak, 2002; Robakowski and Wyka, 2003; Hofmeister *et al.*, 2008; Mikulénka *et al.*, 2020). Less information is, however, available on the spatial distribution of seedlings in various microhabitats, as well as the effect of ground vegetation on the natural regeneration of fir (Szymura *et al.*, 2007). For example, Paluch (2005) states that *Oxalis acetosella* L. and *Vaccinium myrtillus* L.

indicate trophic and favourably moist soil profiles and conditions for the successful establishment and survival of silver fir seedlings. Conversely, typically unsuitable conditions for the natural regeneration of fir are created by dense ferns such as *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott and *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Jaworski and Zarzycki, 1983). Therefore, some vegetation creates explicitly suitable conditions for fir regeneration, but others suppress it through space and resource competition (Jaworski, 1973; Pyšek, 1993; Paluch, 2005). High competition of ground vegetation can thus have a negative effect on the availability of resources for fir regeneration. In some cases, it can completely suppress fir recovery (Engeßer *et al.*, 2011).

The prediction of the health and production capacity of silver fir in the context of global climate change is currently an important topic. There are numerous discussions on this issue (Vitasse *et al.*, 2019). For example, some studies (Maiorano *et al.*, 2013; Zimmermann *et al.*, 2014) suggest that silver fir will not be able to withstand the climatic conditions expected to prevail in most regions of Western and Central Europe towards the end of this century. Other studies, however, predict healthy fir stands under climate change in most regions of Central and Eastern Europe (Tinner *et al.*, 2013; Bugmann *et al.*, 2015; Henne *et al.*, 2015; Ruosch *et al.*, 2016; Dyderski *et al.*, 2018b). Bosela *et al.* (2018) add that this will not be the case in the driest and warmest regions of Europe. It should be mentioned that the area of interest for this study in the Rogów region (PL) is located in lowlands, where precipitation is one of the limiting factors.

Numerous studies have been published focusing on the influence of habitat and vegetation on the natural regeneration of major commercial tree species such as Norway spruce *Picea abies* (Štícha *et al.*, 2010; Dyderski *et al.*, 2018a), European beech *Fagus sylvatica* L. (Bílek *et al.*, 2014; Vacek *et al.*, 2015, 2017) and Scots pine *Pinus sylvestris* L. (González-Martínez and Bravo, 2001; Bílek *et al.*, 2018). However, insufficient information is available on silver fir regeneration, especially in lowland areas compared to mountains (Hunziker and Brang, 2005; Paluch, 2005; Szymura *et al.*, 2007). It was this fact that prompted the writing of this manuscript. The main objectives of this work were (i) to assess the structure, density, and species composition of natural regeneration in mixed fir stands, and (ii) to determine the influence of ground vegetation and competition level on the abundance and establishment of natural regeneration of silver fir in the lowland forests in the Rogów area.

Material and Methods

STUDY AREA. The study was carried out in a mixed forest with predominant silver fir in the eastern outskirts of Łódzkie Hills in the central part of Poland. The experimental plot was located close to the town of Rogów in the Strzelna Forest at an altitude of 194 m a.s.l. (GPS coordinates 19°54'41"E, 51°48'55"N). Other admixed and interspersed tree species occurring in the study stand include European larch *Larix decidua* Mill., European beech, sessile oak *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., Scots pine *Pinus sylvestris*, European hornbeam *Carpinus betulus* L., and European aspen *Populus tremula* L. The standing volume at the age of 60 years was 301 m³/ha with 378 trees/ha. The average diameter at breast height was 33.1 cm, with an average height of 22.2 m. In 2017 thinning was performed aiming to remove pioneer tree species like silver birch *Betula pendula* Roth and aspen, as well as to irregularly reduce the density of fir. The same year, to avoid any influence of wild game disturbances, the experimental site was fenced.

The bedrock consists mostly of glacial formations made of clays and sands (Konecka-Betley *et al.*, 1993), with the predominant soil type being Luvisol according to World Reference Base (Zádorová and Penfžek, 2011). The forest site is eutrophic. The groundwater level is very low, often too low for trees roots. The vegetation period lasts 211 days on average. The average

annual precipitation is 583 mm, of which less than 65% falls during the vegetation period. The average annual temperature is 7.6°C. January is the coldest month with an average monthly temperature of -2.9°C, while July is the warmest month averaging 17.9°C (Ožga, 2002). According to Köppen's (1936) climatic classification, the site falls within the Cfb subtype (oceanic climate) characterized by mild summers and cool but not cold winters, with a relatively narrow annual temperature range, and few thermal extremes.

DATA COLLECTION. Data were collected in two steps on a permanent research area of 0.36 ha. First, the position, species, DBH, and height of all individuals in the tree layer (parent stand) were recorded using FieldMap technology (IFER 2007). Second, natural regeneration individuals were measured in a total of 27 circular subplots of 5 m² for individuals ≤0.5 m (including) and 10 m² for individuals >0.5 m. For all natural regeneration individuals, the species and their height classes were recorded (1: <25 cm; 2: 25-50 cm; 3: 50-100 cm; 4: 100-150 cm; 5: 150-200 cm; 6: >200 cm). In addition to the number of regeneration individuals, the type of vegetation (mosses, herbs, ferns, grasses, *Vaccinium*, *Rubus*, and no vegetation/tree litter) and its share in the total ground vegetation, as well as the competition level of ground vegetation cover, was determined in each subplot. Competition level 1-4 represents the level of ground vegetation that affects the growth of individual tree regeneration (1 – low, 0-25% coverage; 2 – medium, 25-50% coverage; 3 – high, 50-75% coverage; 4 – very high, 75-100% coverage).

DATA ANALYSIS. In terms of species diversity, indices of species richness (Margalef, 1958; Menhinick, 1964), species heterogeneity (Shannon, 1948; Simpson, 1949), and species evenness (Hill, 1973; Pielou, 1975) were calculated for individual plots (Table 1). The vertical structure was evaluated according to the Gini index (Gini, 1921). Relevant equations of diversity indices are given in Vacek *et al.*, (2020c).

Microsoft Excel was used for basic data analysis and the creation of graphs, specifically species composition and height distribution. Natural regeneration was divided into initial (height ≤0.5 m) and advanced (height >0.5 m) recruits. Statistica 13 (TIBCO, 2017) was used for the following statistical analyses. Data were first tested with the Shapiro-Wilk normality test, and then with the Bartlett variance test. When both requirements were met, the differences between the examined parameters were tested by an analysis of variance (ANOVA) followed by the Tukey HSD test. If normality and variance were not met, the investigated characteristics were tested by the nonparametric Kruskal-Wallis test. The relationship between natural regeneration height, vegetation cover, and competition level was evaluated using Spearman correlation. In the graphical outputs, error bars indicate confidence intervals. Confidence intervals were computed at the 95% confidence level (CI₉₅).

Table 1.

Overview of indices describing regeneration diversity and their common interpretation

Criterion	Label	Reference	Evaluation
Species richness	D ₁ (Mai)	Margalef, 1958	minimum D=0, higher D= higher values
	D ₂ (Mei)	Menhinick, 1964	
Species heterogeneity	λ (Sii)	Simpson, 1949	range 0-1; minimum λ=0, maximum λ=1 minimum H'=0, higher H'= higher values
	H' (Shi)	Shannon, 1948	
Species evenness	E ₁ (Pii)	Pielou, 1975	range 0-1; minimum E=0, maximum E=1
	E ₂ (Hii)	Hill, 1973	
Vertical diversity	G _h (Gii)	Gini, 1921	range 0-1; low G<0.3, very high differentiation G>0.7

Principal component analysis (PCA) was performed in CANOCO 5 (Microcomputer Power, USA) to evaluate the relationships between the structure of natural regeneration (height, height of fir, density, share of fir), diversity of natural regeneration (see Table 1), competition level, and vegetation cover (vegetation cover total, grasses, herbs, mosses, *Rubus*, *Vaccinium*, tree litter). Data were logarithmized and standardized prior to analysis. The results of the multidimensional PCA analysis were visualized in the form of an ordination diagram.

Results

REGENERATION DENSITY AND TREE SPECIES DIVERSITY. The total number of natural regeneration individuals was 52,667 pcs/ha, with silver fir comprising 62.6% of the species composition. For the abundance of individuals of the initial natural regeneration (height=0.5 m), fir was the most abundant tree species with 74% (32,222 pcs/ha; Fig. 1a), while the total regeneration in this height category reached 43,444 pcs/ha. Hornbeam was also abundant (9%; 3,852 pcs/ha), followed by maple (4%; 1,926 pcs/ha) and beech (4%; 1,704 pcs/ha). Other ligneous species – oak, common hazel *Corylus avellana* L., pine, larch, and small-leaved linden *Tilia cordata* (Mill.) – represented a total proportion of 9% (3,741 pcs/ha).

The values in Fig. 1b reveal a trend of decreasing abundance of fir individuals with their increasing height, the proportion for mature individuals (height >0.5 m initial regeneration) being only 8% (721 pcs/ha). The most abundant tree species in this group is hornbeam (29%; 2,630 pcs/ha). In the case of taller individuals, however, there is a higher diversity of other tree species, as well as a greater species balance (poplar – 14%; silver birch *Betula pendula* – 12%; hazel – 11%; Norway maple *Acer platanoides* L. – 11%; beech – 6%; others – 8%). The total number of mature individuals (height >0.5 m for advanced regeneration) was 9,222 pcs/ha, representing 17.5% of the total regeneration (82.5% initial regeneration).

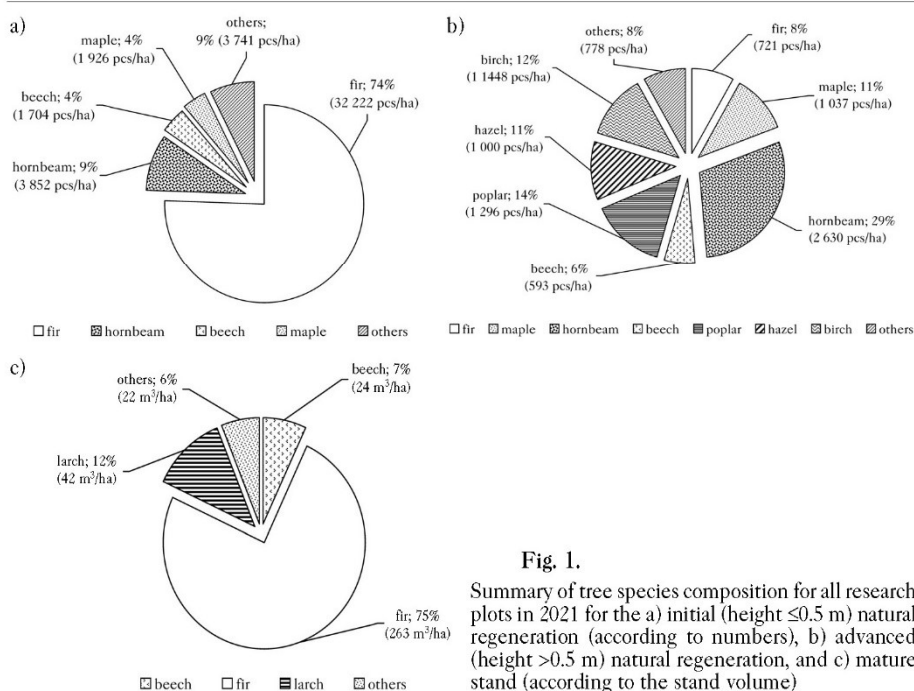


Fig. 1.

Summary of tree species composition for all research plots in 2021 for the a) initial (height ≤ 0.5 m) natural regeneration (according to numbers), b) advanced (height > 0.5 m) natural regeneration, and c) mature stand (according to the stand volume)

The description of the tree layer (Fig. 1c) is also essential, where fir was the main tree species (75%; 263 m³/ha). Concerning the total standing volume (351 m³/ha), larch comprised a significant proportion (12%; 42 m³/ha). Beech (7%; 24 m³/ha) and pine (2%; 6 m³/ha) also contribute to the structure of the tree layer. The remaining tree species make up 4% (16 m³/ha).

In terms of species diversity of natural regeneration, species richness reached a low ($D_1=0.469$) to medium ($D_2=0.089$) diversity, species heterogeneity ranged within the medium values ($\lambda=0.481$, $H'=0.479$), and species evenness was high ($E_1=0.640$, $E_2=0.621$).

HEIGHT STRUCTURE OF REGENERATION. The abundance of fir individuals shows a decreasing trend as tree height increases, with the highest number of fir regeneration in the lowest height class (individuals <0.25 m) – 24,568 pcs/ha (Fig. 2). Firs are also abundant in the second height class (0.25–0.5 m) – 7,622 pcs/ha, but are rarely found in the 0.5 m range, with none present in the 2.0 m height limit. The highest numbers of other tree species are found in the second height class (0.25–0.5 m) – 16,132 pcs/ha. In this height category, the numbers of individuals of other tree species also exceed those of fir. Other tree species individuals are present in all height classes of interest. Overall, the highest numbers of natural regeneration individuals are found in the first age class <0.25 m, and their numbers decrease steadily as the regeneration height increases.

In terms of the average height of natural regeneration of individual species, fir had the lowest average height (19 cm), followed by oak (27 cm), larch (34 cm) and pine (36 cm; Fig. 3). On the other hand, hazel (122 cm), birch (119 cm) and goat willow *Salix caprea* L. (94 cm) were the tallest. The tree species with similar average height were hornbeam (72 cm), rowan (73 cm), hawthorn (75 cm), linden (75 cm), and cherry (75 cm). The overall average height of all regeneration individuals was 43 cm. Vertical diversity according to the Gini index was medium ($G_h=0.408$) for all tree species or low ($G_h=0.176$) in the case of the fir regeneration.

INTERACTION BETWEEN VEGETATION COVER, COMPETITION LEVEL, AND REGENERATION. Competition level had no significant (Kruskal-Wallis test: $H_{(3, N=27)}=2.74$, $p=0.43$) effect on the height of natural regeneration of fir, while it had a significant (Kruskal-Wallis test: $H_{(3, N=27)}=10.72$, $p<0.05$) effect on the height of all recruits (Fig. 4). The significantly ($p<0.05$) highest mean height of all recruits was on competition level 4 (86.4 cm ± 32.1 CI₉₅) compared to the lowest on level 1 (25.3 cm ± 6.3 CI₉₅). The competition level also had a significant (Kruskal-Wallis test: $H_{(3, N=27)}=7.27$, $p<0.05$) effect on the share of fir in natural regeneration, while the significantly ($p<0.05$) lowest

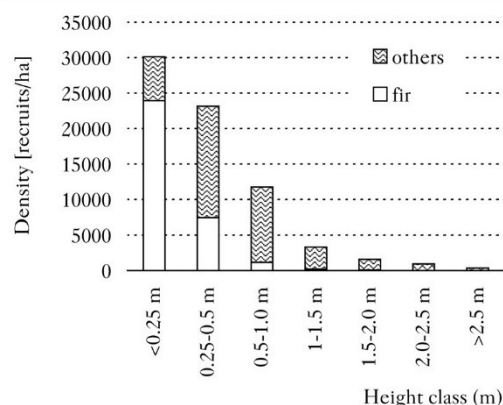


Fig. 2.

Height structure of natural regeneration on research plots differentiated by the tree species composition of silver fir and other tree species in 2021

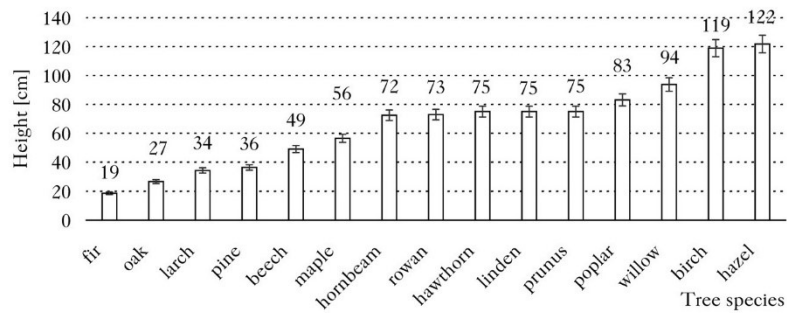


Fig. 3.

Mean height of natural regeneration on research plots differentiated by tree species in 2021; error bars indicate standard error

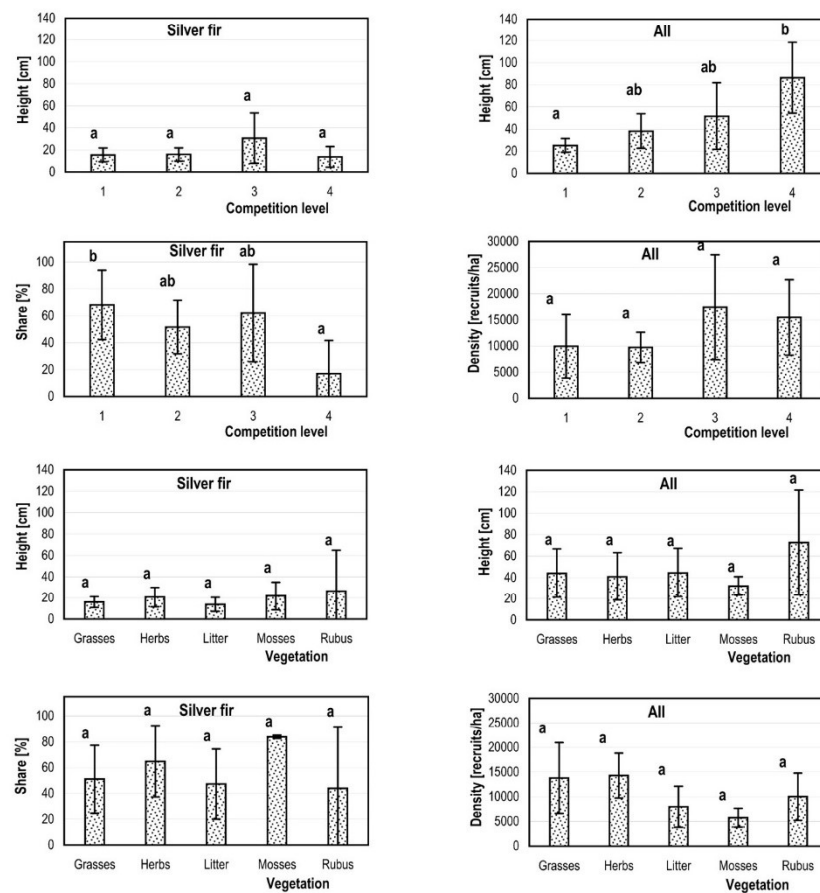


Fig. 4.

Effect of competition level (upper graphs) and vegetation cover (lower graphs) on mean height and number of natural regenerations on research plots differentiated by silver fir (left), and for all natural regeneration (right) in 2021; error bars indicate confidence intervals at the 95% confidence level; significantly (Kruskal-Wallis test or ANOVA, $p < 0.05$) different values are marked by different letters

share was observed on level 4 ($16.9\% \pm 24.7 \text{ CI}_{95}$) compared to the highest on level 1 ($68.2\% \pm 25.7 \text{ CI}_{95}$). No significant (ANOVA: $F_{(3, 23)}=1.66$, $p=0.20$) effect of the competition level was observed for the density of all regeneration, including fir.

The type of vegetation cover had no significant (Kruskal-Wallis test: $H_{(4, N=26)}=1.88$, $p=0.75$) effect on the mean height of fir, however, maximum fir height was observed in *Rubus* ($26.6 \text{ cm} \pm 38.2 \text{ CI}_{95}$) and the lowest in tree litter ($13.7 \text{ cm} \pm 6.6 \text{ CI}_{95}$; Fig. 4). Similarly, no significant effect on height was observed in the case of all recruits (Kruskal-Wallis test: $H_{(4, N=26)}=2.99$, $p=0.56$), whereas the highest natural regeneration ($72.5 \text{ cm} \pm 49.0 \text{ CI}_{95}$) was observed in *Rubus* compared to mosses ($32.2 \text{ cm} \pm 8.8 \text{ CI}_{95}$). Mosses also had a negative effect on the density of all recruits on the research plots. On the other hand, a positive effect of mosses on the share of fir was observed. However, differences in the type of vegetation cover on both the regeneration density (ANOVA: $F_{(4, 21)}=1.27$, $p=0.31$) and the share of fir (Kruskal-Wallis test: $H_{(4, N=26)}=3.00$, $p=0.56$) were not significant.

The results of the PCA showing the interactions between the structure and diversity of natural regeneration, vegetation cover, and competition level on 27 plots in the Rogów area are presented in the ordination diagram in Fig. 5. The first ordination axis explains 39.9% of data variability, the first two axes explain 54.3%, and the first four axes together explain 72.2% of data variability. The *x*-axis represents the species richness of natural regeneration, while the *y*-axis represents the share of fir in the regeneration as well as the *Vaccinium* cover. The mean height of natural regeneration showed a significantly positive correlation with vertical diversity

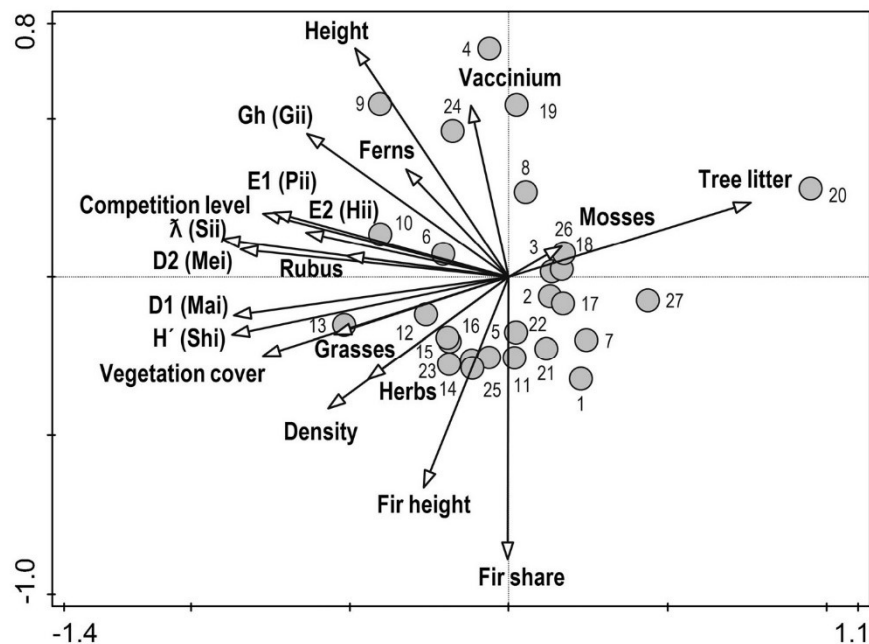


Fig. 5.

Ordination diagram of PCA results depicting relationships between the structure of natural regeneration (height, height of fir, density, share of fir), diversity of natural regeneration (see Table 1), competition level, and vegetation cover (vegetation cover total, grasses, herbs, mosses, *Rubus*, *Vaccinium*, tree litter); ● symbols indicate research plots (1-27)

($r_s=0.95$, $p<0.001$), competition level ($r_s=0.56$, $p<0.01$), and species evenness ($r_s=0.51$ – 0.52 , $p<0.05$), and a significant ($r_s=-0.73$, $p<0.01$) negative correlation with the share of fir in natural regeneration. The abundance of regeneration significantly increased with the vegetation cover ($r_s=0.50$, $p<0.05$) and species richness *DI* ($r_s=0.53$, $p<0.01$), while it decreased significantly ($r_s=-0.49$, $p<0.05$) with tree litter cover. The competition level had a significantly ($r_s=0.46$ – 0.70 , $p<0.05$) positive effect on all structural and species indices of natural regeneration. Specifically, in terms of vegetation cover, grasses had the highest effect on natural regeneration. On the other hand, the lowest explanatory parameter in the ordination diagram was moss cover.

Discussion

The study's results demonstrate significant relationships between the habitat and stand conditions and the stand regeneration in mixed stands of silver fir on eutrophic sites at lower altitudes. The number of regeneration individuals was 52,667 pcs/ha, of which 63% was represented by silver fir (compared to 75% in the tree layer). In addition to fir, a decrease in the share of beech, and an increase in the share of larch and pine in natural regeneration was also observed compared to tree layer composition. Similar results, in terms of the abundance of natural regeneration of fir stands in Poland, were reported by Jaworski and Fajak (1983) and Paluch and Jastrzębski (2013). In contrast, lower regeneration numbers in Europe are documented, for example, by Dobrowolska (2000), Filipiak (2002), Filipiak and Barzdajn (2004), Szymura *et al.* (2007), Hofmeister *et al.* (2008), Elling *et al.* (2009), and Vacek *et al.* (2015). One of the reasons for the relatively scarce regeneration of silver fir is high levels of browsing damage by deer (Motta, 1996; Senn and Suter, 2003; Vacek *et al.*, 2014). However, tree fructification and habitat also play an important role (Paluch, 2005; Skrzyszewska and Chlanda, 2009). Fir seeds germinate better as the seedlings thrive on the mor-humus horizon rather than on raw humus (Rousseau, 1960; Grunda, 1972). Orman and Szewczyk (2015) documented abundant natural regeneration of fir on heavily decomposed wood in the Western Carpathians and on mineral soil after windthrows (Janík *et al.*, 2014).

In this study, study plots were located in eutrophic habitats where the natural regeneration of fir is worse than in acidic microhabitats because of strong competition (Korpel and Vinš, 1965; Jaworski, 1973; Schrempf, 1978; Ellenberg, 1988; Paluch, 2005; Ujházy *et al.*, 2005; Woźniwoda, 2008; Paluch and Jastrzębski, 2013; Woźniwoda and Kopeć, 2015). Due to global climate change, there has been a succession of mixed stands, including silver fir, that shows an increasing proportion of deciduous tree species, especially hornbeam and oak (Zerbe, 2002; Czerepko, 2004; Kopeć *et al.*, 2011; Woźniwoda and Kopeć, 2015). Therefore, it is necessary to maintain a sufficient proportion of fir in stands through consistent silvicultural management with an emphasis on shelterwood practices (Vacek *et al.*, 2015). With silvicultural interventions, it should be taken into account that fir is a shade-tolerant tree species, however, it matures (exhibit fluorescence and fructification) only in full sun (Horvat-Marolt, 1985; Dobrowolska *et al.*, 2017).

In the studied eutrophic habitats, the ground vegetation had a significantly higher effect on natural regeneration than in acidic habitats (Beckage *et al.*, 2000; Paluch and Jastrzębski, 2013; Woźniwoda and Kopeć, 2015; Vacek and Matějka, 2010; Vacek *et al.*, 2010, 2017). Silver fir regenerates well on a cover of *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Majanthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Lycopodium annotinum* (L.) A. Haines, or *Rubus fruticosus* L. (Jaworski, 1973). In our case, the abundance of regeneration is positively correlated with vegetation cover (the more vegetation, the greater the regeneration), which is closely related to the canopy cover, and positively correlated with species richness. Similar results were reported both by Hofmeister *et al.* (2008) and Vacek *et al.* (2015).

Ground vegetation on acidic sites not only promote growth in the juvenile stages of regenerating individuals but also protect them against deer browsing (Senn and Suter, 2003; Vacek *et al.*, 2014; Vacek, 2017). In the studied forest stand, grasses had the highest influence on natural regeneration in terms of vegetation type, while mosses had the lowest influence. This is similarly reported, for example, by Korpeľ and Vinš (1965); Jaworski (1973); Korpeľ (1995) and Vacek *et al.* (2017). In terms of height structure, the highest individuals were recorded at sites with the presence of *Rubus* (27 cm), while the smallest individuals were recorded in habitats dominated by tree litter and no ground vegetation (14 cm).

Species diversity of natural regeneration in the study lowland area was low to medium according to species richness ($D_1=0.469$, $D_2=0.089$), medium according to species heterogeneity ($\lambda=0.481$, $H'=0.479$), and high according to species evenness ($E_1=0.640$, $E_2=0.621$). In comparison, higher species heterogeneity and evenness, but lower species richness was observed in fenced spruce-beech-fir stands on the Orlické hory Mts. (Vacek *et al.*, 2014). However, significantly lower species diversity was seen in this study on unfenced forest stands, similar to a study on the Krkonoše Mts. in Czechia (Prokūpková *et al.*, 2019).

Despite the increased silvicultural management of silver fir stands, natural regeneration is often insufficient, and height is poor compared to other tree species (Dobrowolska, 2000, 2008; Vacek *et al.*, 2015; Mikulénka *et al.*, 2020). Our firs reached the smallest average height (24 cm) of all 15 present tree species, with the average height of all individuals being 43 cm. Specifically, 74% of all fir trees were found in the initial natural regeneration ($h \leq 0.5$ m), while in the advanced natural regeneration ($h > 0.5$ m), the representation was only 8%. This is because silver fir is very sensitive to silvicultural interventions (Dobrowolska *et al.*, 2017). Forestry systems used in Europe are among the main reasons for silver fir decline in stands in some areas (Vrška *et al.*, 2009). In the study region, the presence of silver fir reflects the suitability of the forest management regimen applied. Therefore, it is necessary to maintain a sufficient proportion of fir in stands through consistent silvicultural management, with an emphasis on shelterwood management and selection thinning practices (Vacek *et al.*, 2015; Mikulénka *et al.*, 2020). A regeneration period of at least 30–40 years seems appropriate for supporting fir trees (Bernadzki, 1965). As already mentioned, in the context of global climate change, the disappearance of silver fir from warmer and drier areas in Slovenia has been observed primarily in fragmented forests and at the borders of its natural range (Ficko *et al.*, 2011). The negative impact of the warming climate has also been observed in southwestern Europe (Gazol *et al.*, 2015), especially in the Mediterranean, where the fir decline has been linked to increased drought stress (Čavlović *et al.*, 2015).

Finally, the main limitation of the current study is that it was a non-repeated measurement, not a long-term study. Long-term research is very important for studying the dynamics of forest stands, including the changes in species composition (Pretzsch, 2009; Vacek *et al.*, 2017). On the other hand, this dynamic was partially replaced in our study by a comparison of the species composition of different developmental stages of regeneration and subsequently the tree layer. The second limitation of our research is the small area of interest. On the other hand, 27 experimental plots were examined in this forest complex and several case studies dealing with fir also provide important insights into silviculture practice and forest management (Barbu, 2009; Vacek *et al.*, 2014). Furthermore, case studies can guide future studies. The main benefit of this research is the unique and rare altitude position in the lowland. Silver fir is a typical tree species in hill and mountain forests (Konnert and Bergmann, 1995; Diaci *et al.*, 2011; Dobrowolska *et al.*, 2017). Thus, the studied lowland area could model dynamics of fir forests on mountains in relation to climatic changes associated with the lack of precipitation and rising temperatures in the future.

Conclusion

The studied mixed lowland stands in the Rogów area of Poland indicated a high natural regeneration potential (52,667 pcs/ha), with fir comprising 63% of the regeneration species composition, 12% less than in the tree layer. The proportion of fir decreased significantly with increasing height, where fir represented 74% of the initial natural regeneration, but 8% in the advanced regeneration. At the same time, fir showed on average the lowest height values when compared to the average height of the other tree species, while the highest was seen in pioneer tree species (birch and hazel). In terms of the vegetation influence, analyses revealed a significant positive effect of ground vegetation competition on the height of all natural regeneration individuals, which is closely correlated to gaps in the canopy. The vegetation cover type had no demonstrable effect on the height of fir regeneration individuals, but the tallest individuals were recorded at sites with the presence of the tallest vegetation – *Rubus*. In general, however, grasses had the greatest effect on fir regeneration. This can be a major problem in nutrient-rich sites with a loose canopy. We recorded a decreased proportion of fir as the competition level increased. This points to one of the main silvicultural recommendations, which is to promote fir or maximize caution in the release (canopy opening) of this shade-tolerant tree species. Other factors such as the influence of microhabitat, the competition of the parent layer, or the fact that this is a case study from lower altitudes should also be taken into account when interpreting the results.

Authors' contribution

A.P. – conceptualization, methodology, data collection, manuscript preparation, funding acquisition, manuscript corrections, supervision, project administrator; J.B. – conceptualization, data collection, manuscript preparation, manuscript corrections; Z.V. – data curation, methodology, statistical analysis, visualization, manuscript preparation, funding acquisition, manuscript corrections; K.B. – conceptualization, methodology, manuscript preparation; T.A. – conceptualization, methodology, manuscript preparation; S.V. – manuscript preparation, manuscript corrections; I.Š. – manuscript preparation; L.B. – manuscript preparation; Z.F. – manuscript preparation.

Conflicts of interest

No conflicts of interest.

Funding source

This research was funded by the Ministry of Agriculture (No. QK1910292) and the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences (No. IGA A_21_26).

Acknowledgements

We would like to thank Jitka Šišáková (an expert in the field) and Richard Lee Manore (a native English speaker) for checking the language. Finally, we thank two anonymous reviewers for their constructive comments and suggestions that helped improve the article.

References

- Ammer, C.H., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management*, Volume 88, pp. 43-53. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03808-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03808-X).
- Barbu, C., 2009. Impact of mistletoe attack (*Viscum album* ssp. *abietis*) on the radial growth of silver fir. A case study in the North of Eastern Carpathians. *Annals of Forest Research*, Volume 52, pp. 89-96.

- Beckage, B., Clark, J.S., Clinton, B.D., Haines, B.L., 2000. A long term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. *Canadian Journal of Forest Research*, Volume 30, pp. 1617-1631. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjfr-30-10-1617>.
- Bergmann, F., Gregorius, H.R., Larsen, J.B., 1990. Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba*). Are they related to the species' decline? *Genetica*, Volume 82, pp. 1-10. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00057667>.
- Bernadzki, E., 1965. Untersuchungen zur Wahl des Verjüngungsverfahrens und Verjüngungszeitpunktes in Tannenbeständen an ihrer nordöstlichen Grenze in Polen. *Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zurich. Prom.* Volume 3571. DOI: <https://doi.org/10.3929/ethz-a-000090349>.
- Bílek, L., Remes, J., Podrazský, V., Rozenberger, D., Diaci, J., Zahradník, D., 2014. Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia-the role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology*, Volume 71, pp. 59-71. DOI: <https://doi.org/10.12657/denbio.071.006>.
- Bílek, L., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Linda, R., Král, J., 2018. Are clearcut borders an effective tool for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) natural regeneration? *Forest Systems*, Volume 27 (2), e010, 14 p. DOI: <https://doi.org/10.5424/fs/2018272-12408>.
- Bosela, M., Lukac, M., Castagneri, D., Sedmák, R., Biber, P., Carrer, M., Konôpka, B., Nola, P., Nagel, T.A., Popa, I., Roibu, C.C., Svoboda, M., Trotsiuk, V., Büntgen, U., 2018. Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Science of the Total Environment*, Volume 615, pp.1460-1469. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2017.09.092](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.092).
- Bugmann, H., Brang, P., Elkin, C., Henne, P.D., Jakoby, O., Lévesque, M., Lischke, H., Psomas, A., Rigling, A., Wermelinger, B., 2015. Climate change impacts on tree species, forest properties, and ecosystem services. In: OCCR, FOEN, MeteoSwiss, C2SM, Agroscope, ProClim (eds) CH2014-impacts, toward quantitative scenarios of climate change impacts in Switzerland.
- Czerepko, J., 2004. Development of vegetation in managed Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in an oak-lime-hornbeam forest habitat. *Forest Ecology and Management*, Volume 202, pp.119-130. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.033>.
- Čavlovic, J., Bončina, A., Božić, M., Goršič, E., Simončič, T., Teslak, K., 2015. Depression and growth recovery of silver fir in uneven-aged Dinaric forests in Croatia from 1901 to 2001. *Forestry*, Volume 88 (5), pp. 586-598. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/cpv026>.
- Diaci, J., Rozenberger, D., Anic, I., Mikac, S., Saniga, M., Kuebel, S., Visnjic, C., Ballian, D., 2011. Structural dynamics and synchronous silver fir decline in mixed old-growth mountain forests in Eastern and Southeastern Europe. *Forestry*, Volume 84 (5), pp. 479-491. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/cpr030>.
- Dobrowolska, D., 2000. Warunki powstawania odnowienia naturalnego jodły pospolitej w Karkonoskim Parku Narodowym. *Opera Corconotica*, Volume 36, pp. 436-441.
- Dobrowolska, D., 2008. Growth and development of silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration and restoration of the species in the Karkonosze Mountains. *Journal of Forest Science*, Volume 54, pp. 398-408. DOI: <https://doi.org/10.17221/29/2008-JFS>.
- Dobrowolska, D., Bončina, A., Klumpp, R., 2017. Ecology and silviculture of silver fir (*Abies alba* Mill.): a review. *Journal of Forest Research*, Volume 22 (6), pp. 326-335. DOI: <https://doi.org/10.1080/13416979.2017.1386021>.
- Dyderski, M.K., Gazda, A., Hachulka, M., Horodecki, P., Kahucka, I.L., Kameczy, J., Jagodziński, A.M., 2018a. Impacts of soil conditions and light availability on natural regeneration of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. in low-elevation mountain forests. *Annals of Forest Science*, Volume 75 (4), pp. 1-13. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0775-x>.
- Dyderski, M.K., Paž, S., Frelich, L.E., Jagodziński, A.M., 2018b. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology*, Volume 24 (3), pp. 1150-1163. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.13925>.
- Ellenberg, H., 1988. Vegetation ecology of central Europe. Cambridge: Cambridge University Press; p. 731.
- Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., Rützer, T., 2009. Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management*, Volume 257, pp. 1175-1187. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.014>.
- Engelber, E., Haberer, R., Mages, V., 2011. Tannensaaten im Forstbetrieb Kelheim. Die Tannen-Offensive der Bayerischen Staatsforsten im Kelheimer/Oberpfälzer Jura. *LWF-Waldforschung aktuell*, 80 (2011), pp. 8-10.
- Ficko, A., Poljanec, A., Bončina, A., 2011. Do changes in spatial distribution, structure and abundance of silver fir (*Abies alba* Mill.) indicate its decline? *Forest Ecology and Management*, Volume 261 (4), pp. 844-854. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.014>.
- Filipiak, M., 2002. Age structure of natural regeneration of European silver-fir (*Abies alba* Mill.) in the Sudety Mts. *Dendrobiology*, Volume 48, pp. 9-14.
- Filipiak, M., Barzdajn, W., 2004. Assessment of the natural resources of European silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Polish Sudety Mts. *Dendrobiology*, Volume 51, pp. 19-24.
- Gallo, J., Baláš, M., Linda, R., Kuneš, I., 2017. Growth performance and resistance to ground late frosts of *Fagus sylvatica* L. plantation treated with a brassinosteroid compound. *Journal of Forest Science*, Volume 63 (3), pp. 117-125. DOI: <https://doi.org/10.17221/67/2016-JFS>.

- Gallo, J., Vacek, Z., Vacek, S., 2021. Quarter of a century of forest fertilization and liming research at the Department of Silviculture in Prague, Czech Republic. *Central European Forestry Journal*, Volume 67 (3), pp. 123-134. DOI: <https://doi.org/10.2478/forj-2021-0009>.
- Gazol, A., Camarero, J.J., Gutiérrez, E., Popa, I., Andreu-Hayles, L., Motta, R., Nola, P., Ribas, M., Sangüesa-Barreda, G., Urbinati, C. *et al.*, 2015. Distinct effects of climate warming on populations of silver fir (*Abies alba*) across Europe. *Journal of Biogeography*, Volume 42, pp. 1150-1162. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12512>.
- Gill, R.M.A., 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry*, Volume 65, pp. 363-388. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/65.4.363-a>.
- Gini, C., 1921. Measurement of inequality on income. *Economic Journal*, Volume 31, pp. 22-43.
- González-Martínez, S.C., Bravo, F., 2001. Density and population structure of the natural regeneration of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the High Ebro Basin (Northern Spain). *Annals of Forest Science*, Volume 58 (3), pp. 277-288. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest:2001126>.
- Grunda, B., 1972. Zmlazování jedle *Abies alba* Mill. a některé biologické vlastnosti půdy. *Lesnický časopis*, Volume 18, pp. 381-389.
- Henne, P.D., Elkin, C., Franke, J., Colombaroli, D., Calí, C., La Mantia, T., Pasta, S., Conedera, M., Dermody, O., Tinner, W., 2015. Reviving extinct Mediterranean forest communities may improve ecosystem potential in a warmer future. *Frontiers in Ecology and the Environment*, Volume 13 (7), pp. 356-362. DOI: <https://doi.org/10.1890/150027>.
- Heuzea, P., Schnitzler, A., Klein, F., 2005. Consequences of increased deer browsing winter on silver fir and spruce regeneration in the Southern Vosges mountains: Implications for forest management. *Annals of Forest Science*, Volume 62, pp. 175-181. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest:2005009>.
- Hill, M.O., 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, Volume 54, pp. 427-432.
- Hofmeister, Š., Svoboda, M., Souček, J., Vacek, S., 2008. Spatial pattern of Norway spruce and silver fir natural regeneration in uneven-aged mixed forests of northeastern Bohemia. *Journal of Forest Science*, Volume 54, pp. 92-101.
- Horvat-Marolt, S., 1985. The variability of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Yugoslavia. *Zbornik Gozdarska in Lesarska*, Volume 26, pp. 63-73.
- Hunziker, U., Brang, P., 2005. Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management*, Volume 210 (1-3), pp. 67-79. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.019>.
- Huth, F., Wehnert, A., Tiebel, K., Wagner, S., 2017. Direct seeding of silver fir (*Abies alba* Mill.) to convert Norway spruce (*Picea abies* L.) forests in Europe: A review. *Forest Ecology and Management*, Volume 403, pp. 61-78. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.017>.
- IFER, 2007. Tool designed for computer aided field data collection. Field-Map technology. IFER, Monitor and mapping solutions Ltd. Czech Republic, 26 pp.
- Janík, D., Adam, D., Hort, L., Král, K., Šamonil, P., Unar, P., Vrška, T., 2014. Tree spatial patterns of *Abies alba* and *Fagus sylvatica* in the Western Carpathians over 30 years. *European Journal of Forest Research*, Volume 133, pp. 1015-1028. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0819-1>.
- Jaworski, A., 1973. Odnowienie naturalne jodły w wybranych zbiorowiskach leśnych Parków Narodowych: Tatrzańskiego, Babiogórskiego i Pienińskiego. Cz. II. Wpływ niektórych czynników środowiska na odnawianie się jodły [Silver fir natural regeneration in chosen associations in national parks: Tatra, Babiogóra and Pieniny. Part II. Influence of different environmental factors on silver fir regeneration]. *Acta Agraria et Silvicultura, Seria Silvicultura*, Volume 13, pp. 21-87.
- Jaworski, A., Fajak, H., 1983. Wpływ światła na kształtowanie się niektórych cech morfologicznych podrostu jodłowego na przykładzie powierzchni doświadczalnej w lasach krynickich. *Acta Agraria et Silvicultura, Seria Silvicultura*, Volume 22, pp. 3-17.
- Jaworski, A., Zarzycki, K., 1983. Ekologia. In: Jodła pospolita *Abies alba* Mill. Białobok S. (ed). PWN, Warszawa – Poznań, pp. 317-430.
- Klopcic, M., Jerina, K., Boncina, A., 2010. Long-term changes of structure and tree species composition in Dinaric uneven-aged forests: are red deer an important factor? *European Journal of Forest Research*, Volume 129, pp. 277-288. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0325-z>.
- Kopeć, D., Halladin-Dąbrowska, A., Zajac, I., 2022. Flora dynamics in strictly protected area: Świnia Góra Nature Reserve. *Polish Journal of Environmental Studies*, Volume 20 (1), pp. 107-113.
- Köppen, W., 1936. Das geographische system der klimata, handbuch der klimatologie. Gebrüder Born-traeger, Berlin.
- Korpeľ, Š., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Korpeľ, Š., Vinš, B., 1965. Silviculture of Silver Fir. SVPL, Bratislava, pp. 184 (in Czech).
- Kondracki, J., 2000. Geografia regionalna Polski, Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Konecka-Betley, K., Czepińska-Kamińska, D., Janowska, E., 1993. Położenie, geologia i ukształtowanie terenu. W: R. Zielony (ed.) Warunki przyrodnicze lasów doświadczalnych SGGW w Rogowie, Wydawnictwo SGGW, Warszawa.
- Konnert, M., Bergmann, F., 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history. *Plant Systematics and Evolution*, Volume 196 (1), pp. 19-30.

- Kupferschmid, A.D., 2018. Selective browsing behaviour of ungulates influences the growth of *Abies alba* differently depending on forest type. *Forest Ecology and Management*, Volume 429, pp. 317-326. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.046>.
- Kupferschmid, A.D., Heiri, C. 2019. Recovery of *Abies alba* and *Picea abies* saplings to browsing and frost damage depends on seed source. *Ecology and Evolution*, Volume 9 (6), pp. 3335-3354. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.4955>.
- Kupferschmid, A.D., Zimmermann, S., Bugmann, H., 2013. Browsing regime and growth response of naturally regenerated *Abies alba* saplings along light gradients. *Forest Ecology and Management*, Volume 310, pp. 393-404. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.048>.
- Maiorano, L., Cheddadi, R., Zimmermann, N.E., Pellissier, L., Petitpierre, B., Pottier, J., Laborde, H., Hurdu, B.I., Pearman, P.B., Psomas, A., Singarayer, J.S., Broennimann, O., Vittoz, P., Dubuis, A., Edwards, M.E., Binney, H.A., Guisan, A., 2013. Building the niche through time: using 13,000 years of data to predict the effects of climate change on three tree species in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, Volume 22 (3), pp. 302-317. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00767.x>.
- Málek, J., 1981. Problematik der Ökologie der Tanne (*Abies alba* Mill.) und ihres Sterbens in der ČSSR. *Forstwirtschaftliche Futurologie*, Volume 100, pp. 170-174.
- Margalef, D.R., 1958. Information theory in ecology. *International Journal of General Systems*, Volume 3, pp. 36-71.
- Mauri, A., de Rigo, D., Caudullo, G., 2016. *Abies alba* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: European atlas of forest tree species. Publication Office of the European Union, pp. 48-49.
- Maxime, C., Hendrik, D., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, Volume 25 (2), pp. 265-276. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0503-0>.
- Menhinick, E.F., 1964. A Comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, Volume 45, pp. 859-861.
- Metzler, B., Hecht, U., Nill, M., Brüchert, F., Fink, S., Kohnle, U., 2012. Comparing Norway spruce and silver fir regarding impact of bark wounds. *Forest Ecology and Management*, Volume 274, pp. 99-107. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.02.016>.
- Mikulenka, P., Prokūpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Simon, J., Šimůnek, V., Hájek, V., 2020. Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* (Mill.) vs. *Picea abies* (L.) Karst. *Central European Forestry Journal*, Volume 66, pp. 23-36. DOI: <https://doi.org/10.2478/forj-2019-0026>.
- Motta, R., 1996. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, Volume 88, pp. 93-98. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03814-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03814-5).
- Mrkva, R., 1994. Korovnice kavkazská (*Dreyfusia nordmanniana* Eckstein), obrana proti ní a její podíl na ústupu jedle. *Lesnictví, Forestry*, Volume 40 (9), pp. 361-370.
- Orman, O., Szewczyk, J., 2015. European beech, silver fir, and Norway spruce differ in establishment, height growth, and mortality rates on coarse woody debris and forest floor—a study from a mixed beech forest in the Western Carpathians. *Annals of Forest Science*, Volume 72, pp. 955-965. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0492-7>.
- Ozga, W., 2002. Badania klimatu lasu w Rogowie w latach 1926-1990 w: Działalność naukowa profesora Władysława Gorczyńskiego i jej kontynuacja. Sympozjum Klimatologiczne na Uniwersytecie Mikołaja Kopernika, Toruń, 16-17.09.1993.
- Pach, M., 2005. Zasięg i dynamika rozprzestrzeniania się zgnilizny wewnątrz pni jodeł w wyniku ich spalowania przez jeleniowate. *Sylvan*, Volume 149 (5), pp. 23-35. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2005036>.
- Pach, M., 2008. Tempo zarastania spał na jodle oraz niektóre czynniki na nie wpływające. *Sylvan*, Volume 152 (4), pp. 46-57. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2006044>.
- Paluch, J., 2005. The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged aged forests. *Forest Ecology and Management*, Volume 205, pp. 283-298.
- Paluch, J.G., Jastrzębski, R., 2013. Natural regeneration of shade-tolerant *Abies alba* Mill. in gradients of stand species compositions: limitation by seed availability or safe microsites? *Forest Ecology and Management*, Volume 307, pp. 322-332. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.035>.
- Podrážský, V., Vacek, Z., Kupka, I., Vacek, S., Trešník, M., Čukor, J., 2018. Effects of silver fir (*Abies alba* Mill.) on the humus forms in Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) stands. *Journal of Forest Science*, Volume 64 (6), pp. 245-250. DOI: <https://doi.org/10.17221/19/2018-JFS>.
- Poleno, Z., Vacek, S., Podrážský, V., Remeš, J., Štefančík, I., Mikeska, M., Kobliha, J., Kupka, I., Malík, V., Turčáni, M., Dvořák, J., Zatloukal, V., Bílek, L., Baláš, M., Simon, J., 2009. Pěstování lesů III. Praktické postupy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o., 952 pp.
- Pyšek, P., 1993. What do we know about *Calamagrostis villosa*? A review of the species behaviour in secondary habitats. *Preslia*, Volume 65, pp. 1-20.
- Pretzsch, H., 2009. Forest Dynamics, Growth, and Yield. In: Forest Dynamics, Growth and Yield. Springer, Berlin, Heidelberg.

- Prokúpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., 2019. Natural regeneration potential of mixed forests in Krkonoše Mts. National park: structure, dynamics and effect of game. In: Houšková, K., Jan, D., (eds.) *Proceedings of Central European Silviculture*, Brno 3-5.09. 2019, Volume 9, pp. 80-90.
- Robakowski, P., Wyka, T., 2003. Acclimation of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings to irradiance condition under canopies of different tree species in Sudety Mts. (Southern Poland). *Polish Journal of Ecology*, Volume 51 (3), pp. 323-337.
- Rousseau, L.Z., 1960. De l'influence du type d'humus sur le développement des plantules de sapins dans les Vosges. *Annales de l'École Nationale des Eaux et Forêts*, Volume 17, pp. 13-117.
- Ruosch, M., Spahni, R., Joos, F., Henne, P.D., Knaap, W.O., Tinner, W., 2016. Past and future evolution of *Abies alba* forests in Europe – comparison of a dynamic vegetation model with palaeo data and observations. *Global Change Biology*, Volume 22 (2), pp. 727-740. DOI: 10.1111/gcb.13075.
- Senn, J., Suter, W., 2003. Ungulate browsing on silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Swiss Alps: beliefs in search of supporting data. *Forest Ecology and Management*, Volume 181 (1-2), pp. 151-164. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00129-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00129-4).
- Shannon, C.E., 1948. A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal*, Volume 27, pp. 379-423.
- Schrempf, W., 1978. Analyse der Verjüngung im Fichten-Tannen-Buchen-Urwald Rothwald in Niederösterreich. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*, Volume 95, pp. 217-245.
- Simpson, H., 1949. Measurement of diversity. *Nature*, Volume 163, 688 p.
- Skrzyszewska, K., Chłanda, J., 2009. A study on the variation of morphological characteristics of silver fir (*Abies alba* Mill.) seeds and their internal structure determined by X-ray radiography in the Beskid Sądecki and Beskid Niski mountain ranges of the Carpathians (southern Poland). *Journal of Forest Science*, Volume 55 (9), pp. 403-414. DOI: 10.17221/48/2008-JFS.
- Soulères, G., 1962. Sur la variation de la production et de la faculté germinative des graines de sapin pectiné. *Revue Forestière Française*, Volume 3, pp. 219-230. DOI: <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03390034>.
- Szymura, T.H., 2007. The stand structure and natural regeneration of *Abies alba* Mill. in reserves on the northern margin of its distribution in SW Poland. *Dendrobiology*, Volume 57, pp. 55-62.
- Szymura, T.H., Dunajski, A., Aman, I., Makowski, M., Szymura M., 2007. The spatial pattern and microsites requirements of *Abies alba* natural regeneration in the Karkonosze Mountains. *Dendrobiology*, Volume 58, pp. 51-57.
- Štícha, V., Kupka, I., Zahradník, D., Vacek, S., 2010. Influence of micro-relief and weed competition on natural regeneration of mountain forests in the Šumava Mountains. *Journal of Forest Science*, Volume 56 (5), pp. 218-224. DOI: <https://doi.org/10.17221/28/2009-JFS>.
- TIBCO Software Inc., 2017. Statistica (data analysis software system), version 13. <http://statistica.io>.
- Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O., Henne, P.D., Steinacher, M., Untenecker, J., Vescovi, E., Allen, J.R., Carraro, G., Conedera, M., 2013. The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecological Monographs*, Volume 83 (4), pp. 419-439. DOI: <https://doi.org/10.1890/12-2231.1>.
- Ujházy, K., Križová, E., Vančo, M., Freňáková, E., Ondruš, M., 2005. Herb layer dynamics of primeval fir-beech forests in central Slovakia. In: B. Commarnot, F.D. Hamor (ed.) *Natural Forests in the Temperate Zone of Europe-Values and Utilisation*. Rakhiv: Swiss 334 D. Dobrowolska & al. Federal Research Institute WSL, Birmensdorf & Carpathian Biosphere Reserve.
- Vacek, S., Černý, T., Vacek, Z., Podrázský, V., Mikeska, M., Králíček, I., 2017. Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe. *Forest Ecology and Management*, Volume 398, pp. 75-90. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.001>.
- Vacek, S., Matějka, K., 2010. State and development of phytocenoses on research plots in the Krkonoše Mts. forest stands. *Journal of Forest Science*, Volume 56 (11), pp. 505-517. DOI: <https://doi.org/10.17221/127/2010-JFS>.
- Vacek, S., Matějka, K., Simon, J., Malík, V., Schwarz, O., Podrázský, V., Minx, T., Tesař, V., Anděl, P., Jankovský, L., Mikeska, M., 2007. Zdravotní stav a dynamika lesních ekosystémů Krkonoš pod stresem vyvolaným znečištěním ovzduší. [Health status and dynamics of forest ecosystems under air pollution stress in the Giant Mts.]. *Folia Forestalia Bohemica*. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o., č. 4, 216 pp.
- Vacek, S., Nosková, I., Bílek, L., Vacek, Z., Schwarz, O., 2010. Regeneration of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. *Journal of Forest Science*, Volume 56 (11), pp. 541-554. DOI: <https://doi.org/10.17221/65/2010-JFS>.
- Vacek, S., Vacek, Z., Bulušek, D., Bílek, L., Schwarz, O., Simon, J., Štícha, V., 2015. The role of shelterwood cutting and protection against game browsing for the regeneration of silver fir. *Austrian Journal of Forest Science*, Volume 132 (2), pp. 81-102.
- Vacek, Z., 2017. Structure and dynamics of spruce-beech-fir forests in Nature Reserves of the Orlické hory Mts. In relation to ungulate game. *Central European Forestry Journal*, Volume 63 (1), pp. 23-34. DOI: 10.1515/forj-2017-0006.
- Vacek, Z., Bulušek, D., Vacek, S., Hejmanová, P., Remeš, J., Bílek, L., Štefančík, I., 2017. Effect of microrelief and vegetation cover on natural regeneration in European beech forests in Krkonoše national parks (Czech Republic, Poland). *Austrian Journal of Forest Science*, Volume 134 (1), pp. 75-96.

- Vacek, Z., Cukor, J., Linda, R., Vacek, S., Šimůnek, V., Brichta, J., Gallo, J., Prokūpková, A., 2020b. Bark stripping, the crucial factor affecting stem rot development and timber production of Norway spruce forests in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, Volume 474, p. 118360. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118360>.
- Vacek, Z., Prokūpková, A., Vacek, S., Cukor, J., Bílek, L., Gallo, J., Bulušek, D., 2020a. Silviculture as a tool to support stability and diversity of forests under climate change: study from Krkonoše Mountains. *Central European Forestry Journal*, Volume 66 (2), pp. 116-129. DOI: <https://doi.org/10.2478/forj-2020-0009>.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Král, J., Remeš, J., Bulušek, D., Králíček I., 2014. Ungulate impact on natural regeneration in spruce-beech-fir stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlické Hory Mountains, case study from Central Sudetes. *Forests*, Volume 5, pp. 2929-2946. DOI: <https://doi.org/10.3390/f5112929>.
- Vacek, Z., Vacek, S., Eşen, D., Yıldız, O., Král, J., Gallo, J., 2020c. Effect of invasive *Rhododendron ponticum* L. on natural regeneration and structure of *Fagus orientalis* Lipsky Forests in the Black Sea Region. *Forests*, Volume 11, pp. 603. DOI: <https://doi.org/10.3390/f11050603>.
- Vacek, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Bílek, L., Štefančík, I., Moser, W.K., Bulušek, D., Král, J., Remeš, J., Králíček, I., 2015. Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. *Polish Journal of Ecology*, Volume 63 (2), pp. 233-246. DOI: <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2015.63.2.007>.
- Vitasse, Y., Bottero, A., Rebetez, M., Conedera, M., Augustin, S., Brang, P., Tinner, W., 2019. What is the potential of silver fir to thrive under warmer and drier climate? *European Journal of Forest Research*, Volume 138, pp. 547-560. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01192-4>.
- Vrška, T., Adam, D., Hort, L., Kolář, T., Janík, D., 2009. European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians – a developmental cycle or a linear trend induced by man? *Forest Ecology and Management*, Volume 258 (4), pp. 347-356. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.007>.
- Westergren, M., Poljanec, A., Kraigher, H., 2010. Tehnične smernice za ohranjanje in rabo genskih virov: bela jelka: *Abies alba*: Sloveenija. *Gozdarski vestnik (Ljubljana)*, Volume 68 (10), pp. 491-494.
- Wozniwoda, B., 2008. The silver fir *Abies alba* Mill. reserve conservation on its range limit in the aspect of vegetation transformation. *Studia Naturae*, Volume 54 (2), pp. 199-212.
- Wozniwoda, B., Kopeć, D., 2015. Changes in the silver fir forest vegetation 50 years after cessation of active management. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, Volume 84 (2), pp. 177-187. DOI: <https://doi.org/10.5586/asbp.2015.024>.
- Zakopal, V., 1978. Struktura porostu jako základní příčina hynutí jedle bělokory (*Abies alba* Mill.) v našich lesích. [Stand structure as a basic cause of the decline of *Abies alba* Mill. in forest Czechoslovakia]. *Lesnictví*, Volume 24 (9), pp. 731-754.
- Zádorová, T., Penížek, V., 2011. Problems in correlation of Czech national soil classification and World Reference Base 2006. *Geoderma*, Volume 167, pp. 54-60. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.09.014>.
- Zerbe, S., 2002. Restoration of natural broad-leaved woodland in Central Europe on sites with coniferous forest plantations. *Forest Ecology and Management*, Volume 167, pp. 27-42. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00686-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00686-7).
- Zimmermann, N.E., Normand, S., Psomas, A., 2014. PorTree Final Report: A project funded by the BAFU-WSL program on 'Forests and Climate Change' in Switzerland. ETH Zurich. DOI: <https://doi.org/10.3929/ethz-a-010689681>.

STRESZCZENIE

Wpływ runa leśnego na odnowienie naturalne mieszanych lasów jodłowych na nizinach: studium przypadku z Lasów Rogowskich

Jodła pospolita *Abies alba* Mill. jest ważnym gospodarczo gatunkiem drzewa iglastego, którego udział w lasach Europy w ostatnich dziesięcioleciach drastycznie spadł. Celem pracy było zbadać wpływ typu pokrywy runa (ściółka, mszysta, zielna, borówkowa, zadarniona, paprociowa, jeżynowa) i poziomu konkurencji wyrażonego stopniem pokrycia (1 – mały, 0-25%; 2 – średni, 25-50%; 3 – duży, 50-75%; 4 – bardzo duży, 75-100%) na zagęszczenie, różnorodność gatunkową oraz strukturę wysokościową odnowień naturalnych w drzewostanie z dominacją jodły. Badania przeprowadzono na terenie Leśnego Zakładu Doświadczalnego w Rogowie (centralna Polska, ~194 m n.p.m.), wykorzystując w tym celu 27 kołowych powierzchni badawczych w ogrodzonym 60-letnim drzewostanie rosnącym na siedlisku lasu świeżego.

Łączne zagęszczenie drzew w warstwie odnowienia wyniosło 52 667 szt./ha, z czego 63% stanowiła jodła. W porównaniu z macierzystą warstwą drzew w odnowieniu naturalnym zaobserwowano zmniejszenie udziału procentowego jodły i buka zwyczajnego oraz wzrost udziału modrzewia europejskiego i sosny zwyczajnej (ryc. 1). W warstwie nalotów (wysokość $\leq 0,5$ m; 43 444 szt./ha) najliczniej reprezentowanym gatunkiem była jodła (74%; 32 222 szt./ha). Zagęszczenie jodły malało w kolejnych analizowanych klasach wysokości odnowienia. W warstwie podrostów (wysokość $> 0,5$ m) udział tego gatunku wynosił zaledwie 8% (721 szt./ha) (ryc. 2). Całkowite zagęszczenie podrostów wynosiło 9222 szt./ha (17,5% wszystkich odnowień). Najliczniej reprezentowanym gatunkiem w tej warstwie był grab (29%; 2630 szt./ha). Wyższe klasy wysokościowe odnowienia cechowały się większą różnorodnością gatunkową drzew i większą równomiernością ich występowania. Średnia wysokość osobników wszystkich badanych gatunków drzew wynosiła 43 cm, przy czym jodła była najniższa (19 cm), a brzoza brodawkowata najwyższa (122 cm) (ryc. 3).

Analizy statystyczne wykazały istotny wpływ konkurencji runa leśnego na średnie wysokości ogółem odnowień naturalnych (test Kruskala-Wallisa: $H_{(3, N=27)}=10,72$, $p<0,05$), jednak wpływ tego czynnika nie został potwierdzony w przypadku jodły (ryc. 4). Nie potwierdzono też statystycznie istotnego wpływu typu pokrywy runa na średnie wysokości wszystkich odnowień oraz samej jodły, choć najwyższe okazy tego gatunku odnotowano na powierzchniach z obecnością jeżyny (26,6 cm), a najniższe na pokrywie typu ściół (13,7 cm). Średnia wysokość odnowień naturalnych była dodatnio skorelowana z ich różnorodnością pionową ($r_s=0,95$, $p<0,001$), poziomem konkurencji ($r_s=0,56$, $p<0,01$) i równomiernością gatunkową ($r_s=0,51$ - $0,52$, $p<0,05$), natomiast ujemnie skorelowana z udziałem jodły w odnowieniu naturalnym ($r_s=-0,73$, $p<0,01$) (ryc. 5).

Stwierdzony istotny wpływ roślinności runa na zagęszczenie, różnorodność gatunkową oraz strukturę wysokościową odnowień naturalnych ma również implikacje praktyczne. Planując odnowienie naturalne jodły, należy brać pod uwagę konkurencję ze strony roślinności runa oraz samosiewów innych gatunków drzew i krzewów. Szczególną uwagę należy zwrócić na początkowe nasilenie cięć odnowieniowych, które powinno być na tyle niskie, aby zapewnić cienioznośnej i bardzo wolno rosnącej jodli przewagę konkurencyjną nad innymi gatunkami runa leśnego i tym samym umożliwić jej przejście do następnej fazy rozwojowej.

5.2. Tematický okruh II - Struktura, produkce a pěstování smíšených porostů

5.2.1. Mixed vs. monospecific mountain forests in response to climate change: structural and growth perspectives of Norway spruce and European beech

3. 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.

Smíšené lesy hrají klíčovou roli z hlediska stability ekosystému, produkčního potenciálu a adaptace na změny klimatu. Důležitým cílem výzkumu bylo komplexně analyzovat vliv druhového složení na produkci, strukturu, diverzitu a růst jednotlivých dřevin v porostu. Tato studie se zaměřovala na dvě hlavní dřeviny v Evropě, smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.) a buk lesní (*Fagus sylvatica* L.), a jejich vzájemné interakce v acidofilních smrkobukových porostech v Krkonoších (980–1065 m n. m.). Pro detailní analýzy bylo porovnáno 5 variant (poměr smrku a buku) s 6 opakováními (celkem 30 výzkumných ploch): SM 100 %, SM 75:25 BK, SM 50:50 BK, SM 25:75 BK a BK 100 %. Na základě odebraných 178 vývrtů byl také zkoumán vliv klimatických faktorů (teplota, srážky) a znečištění ovzduší (SO₂, NO_x, AOT40F) na radiální růst smrku a buku v jednotlivých variantách. Výsledky ukázaly, že smíšené lesy dosáhly o 7,7 % vyšší produkce dřeva než smrkové monokultury a dokonce o 47,3 % vyšší produkce než bukové monokultury. Největší produkce byla zaznamenána ve variantě smrku 75 % a buku 25 %, kde byly dosaženy nejen vysoké přírůsty, ale také nejnížší kolísání radiálního růstu u obou druhů stromů. Z těchto výsledků lze usuzovat, že i malá příměs jiné dřeviny může mít výrazný pozitivní efekt na produkci a stabilitu smíšených porostů. Zjištěný radiální růst obou druhů v posledních desetiletích poukazuje na schopnost těchto stromů přizpůsobit se klimatickým změnám. Znečištění ovzduší, zvláště emisemi SO₂ a NO_x, mělo signifikantní negativní vliv na radiální růst smrku. Nicméně s postupným snižováním podílu smrku v porostu se projevovала zvýšená odolnost smrku vůči negativním dopadům znečištění, a to podobně jako u buku. Klimatické faktory, zejména teplota a srážky, měly vliv na růst jednotlivých druhů ve smíšených porostech. Zvláště u buku byl pozorován větší vliv teplot na radiální růst než u srážek, zejména během vegetačního období. Vhodná kombinace buku a smrku v porostech jednak zvyšuje jejich produkční potenciál, ale také zlepšuje ekosystémové funkce lesa, zvyšuje diverzitu a snižuje riziko trvalé udržitelnosti způsobené stresem a poškozením zvěří, které je v současné době umocňováno klimatickou

změnou. To je spojeno s ekonomickými výhodami smíšených lesů v podobě vyšších výnosů a snížených nejistot. Všechny tyto ukazatele, včetně stability porostu a zlepšení půdních parametrů, mohou být posíleny lesnickými opatřeními s příměsí jiných dřevin, například jedle bělokoré. Z těchto perspektiv je důležité brát v úvahu odolnost a přizpůsobivost vtroušených a přimíšených dřevin klimatickým extrémům při jejím pěstování ve smíšených porostech a navrhnout a provést efektivní pěstitelská opatření pro vytvoření produktivních a ekologicky stabilních smíšených lesů v souvislosti s postupující globální klimatickou změnou. Závěrem, pozitivní efekt smíšených lesů nesmí být v praxi redukován nevhodnými pěstební zásahy, jako snižování počtu stromů na úroveň monokultur, či těžba stínomilných dřevin v podúrovni.



Mixed vs. monospecific mountain forests in response to climate change: structural and growth perspectives of Norway spruce and European beech

Zdeněk Vacek^{a,*}, Anna Prokūpková^a, Stanislav Vacek^a, Daniel Bulušek^a, Václav Šimůnek^a, Vojtěch Hájek^a, Ivo Králíček^b

^a Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, 165 00 Prague, Czech Republic

^b University of Hradec Králové, Faculty of Science, Rokytanského 62, 500 03 Hradec Králové, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Species mixing
Monocultures
Growth variability
Productivity
Diversity
Central Europe

ABSTRACT

Mixed forests play a key role in terms of stability, production potential and adaptation to climate change. Norway spruce [PA, *Picea abies* (L.) Karst] and European beech (FS, *Fagus sylvatica* L.) are among the most important tree species in Europe. The aim of the study was to determine the influence of the species composition of these two tree genera on the production, structure, diversity and growth of mixed *Fageto-Piceetum acidophilum* stands in the Krkonoše Mountains, in the Czech Republic. The following 5 variants (ratios) of mixture were compared in 6 replications (30 research plots in total): PA 100%, PA 75:25 FS, PA 50:50 FS, PA 25:75 FS and FS 100%. Based on 178 tree core samples, the research also focused on the influence of climatic factors (temperature, precipitation) and air pollution (SO₂, NO_x, AOT40F) on the radial growth of these tree species of particular variants. Mixed forests showed a timber production higher by 7.7% (-10.8 to 31.5%) in comparison to spruce monocultures, and by 47.3% (21.9–79.7%) compared to beech monocultures. The largest production as well as the highest diameter increment were documented in PA 75:25 FS (656 m³ ha⁻¹). In addition, this variant had the lowest extreme decreases/fluctuations in radial growth in both tree species. Over the last 50 years, the increment in beech increased by 7.9% and by 2.5% in spruce. The cyclical behavior in the radial growth of both tree species occurred in the short-term solar cycles of 9–11 and long-term periods of 50–75 years, while the spruce showed higher cyclic intensity. The concentration of both SO₂ and NO_x had a significant negative effect on the radial growth of spruce. In both tree species, the negative effect of air pollution lessened with their decreasing share in the stand. Similarly, precipitation and temperature had a more significant effect on the growth of monospecific variants in both tree species, especially in beech. Temperatures, when compared to precipitation, had a greater effect on the radial growth of both tree genera, especially during the vegetation period. In terms of diversity, mixed stands achieved significantly higher structural (diameter, height, crown) differentiation and overall diversity compared to monospecific variants. In general, mixed stands can achieve higher production potential, diversity and especially resistance to climate extremes and air pollution in relation to climate change in the water-sufficient highland and mountain areas of the Czech Republic. Differences between mixed stands vs. monocultures, i.e. the effect of tree species mixing, depend on suitable ratios of tree species and their spatial pattern.

1. Introduction

Mixed spruce and beech forests cover large mountain areas of Europe (Brus et al., 2012; Sharma et al., 2016; Diaci et al., 2020). They occur from northeastern Spain in the west to western Ukraine in the east and from the southern tip of Italy in the south to the Sudeten mountain ranges in the north (Bohn and Katenina, 1996). Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] and European beech (*Fagus sylvatica* L.) are among the

most widespread and, socio-economically, most valuable species of European forest ecosystems (Euforgen, 2009). In the past however, Norway spruce and its monocultures were strongly preferred in clear-cutting management at the expense of mixed forests (Spiecker, 2000; Klopčič et al., 2017), mainly due to its economic efficiency, high production and ability to grow well outside its natural range (Spiecker, 2003). For this reason, there are only even-aged spruce monocultures in many localities instead of the original mixed mountain forests (Ott et al.,

* Corresponding author.

E-mail address: vacekz@fd.czu.cz (Z. Vacek).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119019>

Received 10 November 2020; Received in revised form 27 January 2021; Accepted 31 January 2021

Available online 25 February 2021

0378-1127/© 2021 Elsevier B.V. All rights reserved.

1997). In recent years, the adverse effects of climate change closely connected with widespread spruce silviculture have become increasingly problematic (Kölling and Zimmermann, 2007; Albrecht et al., 2012; Cremer and Prietzel, 2017) and the cultivation of spruce outside its natural range has been increasingly questioned (Griess and Knoke, 2013; Hlásny et al., 2014). Therefore, spruce monocultures are beginning to be transformed into all-aged stands with a higher proportion of deciduous trees where beech predominates (Pretzsch et al., 2014; Kolář et al., 2017) to make use of its relatively high production and reproduction potential with a rather wide ecological valence (Ammer et al., 2008).

Monoculture management tends to focus more on the production function rather than biodiversity (Lindenmayer and Franklin, 2002), which significantly impacts associated ecosystems (Jactel et al., 2009; Griess and Knoke, 2011) and brings a number of increased risks (Schütz et al., 2006; Seidl et al., 2011; Griess et al., 2012). In contrast, mixed forest management usually leads to a greater stand resistance to a number of risks and can also provide increased economic value compared to monocultures (Paquette and Messier, 2011; Gamfeldt et al., 2013; Pretzsch et al., 2013b; Felton et al., 2016), especially in relation to climate change (Seidl et al., 2014; Pardos et al., 2020). Climate change affects both the production of forest stands (Gutsch et al., 2016) and their survival (Seidl et al., 2017; Gallo et al., 2020). For this reason, the entire forestry economy is affected (Friedrich et al., 2019; Toth et al., 2020). Therefore, it is important to implement appropriate management measures that will increase the stand stability and vitality, with mixed forest silviculture playing an important role in this effort at the expense of monocultural stands (Bolte et al., 2009; Vacek et al., 2020c). Spruce, one of the most important monocultural tree species, manifests its insufficient ability to adapt to climate change in the changing environmental conditions (Valinger and Fridman, 2011; Griess and Knoke, 2013). Mixed forests, on the other hand, mitigate the negative impacts of changing environmental conditions better, on average, than monocultures, especially when it comes to growth and survival of the tree (Albert et al., 2015; Pukkala, 2018; Forrester et al., 2016). In addition, these stands can be more productive (depending on tree species composition and environmental conditions) than monocultures during climate change (Ammer, 2019).

Changes in tree species composition and in the structure of forests are important parts of their dynamics (Oliver and Larson, 1996). On the other hand, forest ecosystems have faced significant anthropogenic and climatic influence, resulting in dramatic changes in forest stands and the way they provide their ecosystem functions (Klopčič et al., 2017). Therefore, it is one of the most important decisions in forest management today to select an adequate future tree composition of forest ecosystems (Neuner et al., 2013). In recent years, the study of mixed forest stands has gained importance and attention, especially in relation to the impact of mixing species for the stability and production of forest ecosystems (Pretzsch et al., 2013a; Tobner et al., 2016; Coll et al., 2018; Pretzsch et al., 2020). The effect of mixing has been studied for several decades, beginning in the 1960s (Friedrich et al., 2019), and the influence of species richness on forest production has been addressed by a number of works (Vallet and Pérot, 2011; Gamfeldt et al., 2013; Bielak et al., 2014; Pretzsch and Schütze, 2016; Jactel et al., 2018; Dormann et al., 2019). However, not only the effect of species richness is important in relation to productivity, but species composition should also be considered, too (Grossman et al., 2017; Ammer, 2019). Mutual interactions of individual tree species not only affect productivity, but also increase resistance to disturbances (Schütz et al., 2006; Pretzsch et al., 2013b; Vacek et al., 2019a). The resulting resistance of mixed stands depends on the tree species and the specific threat. In particular, the mixing of species with different susceptibilities to biotic and abiotic factors can lead to a significant reduction in the risk threatening forest stands (Bauhus et al., 2017). Climate change can lead to alterations in plant phenology (Walther et al., 2002), regeneration potential (Mok et al., 2011), tree species production (van der Maaten-Theunissen et al.,

2013; Lévesque et al., 2016) as well as higher mortality (Allen et al., 2010; Allen et al., 2015) or shifts in the distribution range of individual species (Didion et al., 2011; Rigling et al., 2013). The association between the climate and growth have been analyzed in the past by comparing tree-ring width chronologies and meteorological data in Central Europe for both spruce (Rybníček et al., 2010; Koprowski, 2013; Putalová et al., 2019) and beech (Mölder and Leuschner, 2014; Králíček et al., 2017; Šimůnek et al., 2019). Most of these studies conclude that altitude is a major factor driving the main growth response to climate in temperate zone forests (Bošela et al., 2014). The growth of trees at higher altitudes is mainly influenced by rising seasonal temperature and global radiation in recent decades (Dulamsuren et al., 2017; Kolář et al., 2017). For these reasons, an apparent increase in growth has been observed over the last 20 years (Ponocná et al., 2016). In contrast, a decrease in growth was observed in lower positions due to greater drought, both in spruce (Lévesque et al., 2014) and beech (Rozas et al., 2015). In the light of current climate change, it is therefore important to formulate an adequate adaptive strategy for forest management based on new knowledge, which this work should also contribute to (Fürst et al., 2007; Vacek et al., 2020c).

When comparing the production and dynamics of mixed forests versus monocultures, it is also important to focus comprehensively on a number of characteristics of the stand structure, such as vertical and horizontal distribution, which can have a strong effect on the interactions of species (Forrester and Pretzsch, 2015). Failure to include these characteristics in the analysis could lead to a misinterpretation of the species reaction (Schütz, 1999; Del Río et al., 2016). The objective of this paper was to evaluate the structure, diversity, production and growth in relation to climate change depending on different types of beech and spruce mixtures in the western part of the Krkonoše Mountains and answer the following research questions:

- (1) How does the mixing of European beech and Norway spruce modify the horizontal and vertical structure, structural (crown, height and diameter) differentiation, species and overall diversity and the timber productivity (basal area, stand volume, etc.) of forest stands?
- (2) Is the dynamics and cyclicity behavior of radial growth of spruce and beech affected by their mixing?
- (3) How does the mixing effect modify the sensitivity of the radial growth of beech and spruce to climatic factors (precipitation, temperature, extreme events) and air pollution (SO₂, NO_x, AOT40F)?
- (4) What interactions (correlations) exist among the stand structure, production parameters, diversity, and different ratios of spruce and beech in the tree species composition?

2. Material and methods

2.1. Study area

Long-term research activities of the protected area V Bažinkách have been ongoing since the mid-1880s, initiated by the Austrian Forestry Research Institute in Maribrun (Vacek, 1996). In 1960, the State natural reserve was established on the slopes of the Kozelský ridge in the western Krkonoše Mts. in the northeast Czech Republic (Fig. 1). Since then, the area has been left to spontaneous development. At present, it is Nature Protection Zone I of the Krkonoše National Park with an area of 33.39 ha (Vacek et al., 1987). Detailed research activities are taking place there, in cooperation with the Forestry and Game Management Research Institute and Czech University of Life Sciences, Faculty of Forestry and Wood Sciences, in Prague. Our area of interest is located in the upper part of Zone I at an altitude of 980–1065 m above sea level. The average slope of the locality is 22° and the exposure is eastern. The geological subsoil consists mainly of phyllites and gneisses. The predominant soil type is modal cryptopodzol (Matějka et al., 2010).

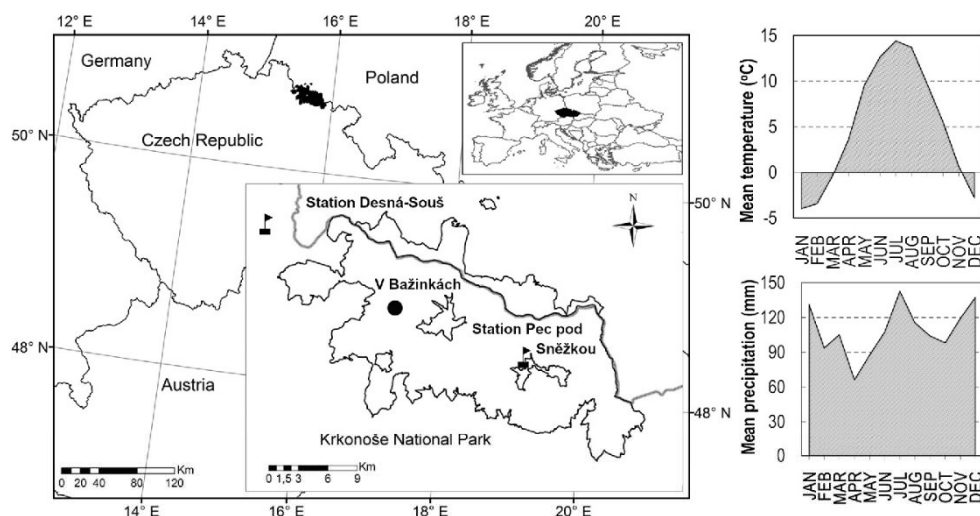


Fig. 1. Localization of mixed stands in the study area V Bažinkách in the Krkonoše National Park with the meteorological stations – the source of data used for dendrochronology analyses and the mean monthly climatic values (1975–2019); the map was made in ArcGIS 10 software (Esri).

The mean annual temperature is around 4.9 °C with a maximum in July (14.4 °C) and a minimum in January (−4.0 °C). The total precipitation is around 1309 mm (maximum in July – 143 mm, minimum in April – 66 mm). Over 44 years (1975–2019), there has been an increase in temperature by 1.4 °C and an increase in precipitation by 30 mm. The vegetation period lasts approximately 105 days and the average number of days with snow cover is 130 (Tolasz et al., 2007). Monthly averages of SO₂ concentrations during the air pollution disaster (in the 1970s and 1980s) ranged around 10–35 µg m^{−3} and then led to a significant decrease after 2000 to the current values of ca 4 µg m^{−3} (Král et al., 2015; Vacek et al., 2020b). The NO_x concentration currently averages around 8 µg m^{−3} and AOT40F shows mean values of 27,000 ppb h^{−1}.

Mountain acidophilous beech stands (plant association *Calamagrostio villosae-Fagetum sylvaticae* Mikyska 1972) and mountain *Calamagrostio villosae* spruce stands (plant association *Calamagrostio villosae-Piceetum abietis* Schlüter 1966) predominate in the studied area. The forest type is *Fageto-Piceetum acidophilum* (Acidic beech-spruce) (Viewegh et al., 2003). The predominant tree species include European beech and Norway spruce with admixed (<5% in the tree species composition) allochthonous silver fir (*Abies alba* Mill.), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and rowan (*Sorbus aucuparia* L.). The stand consists of three storeys aged approximately 234/50/28 years, with beech and spruce represented in each storey. According to the forest management plan, the average stand volume is around 540 m³ ha^{−1}.

2.2. Data collection

The study area of 3.25 ha was divided into a grid of 25 × 25 m (52 squares), where data was collected on a total of 30 selected square plots of 25 × 25 m (the size of one plot is 625 m²; total size of all measured plots 1.875 ha) in the spring of 2020. Squares located in a swamp/spring or rock outcrop were excluded before the selecting of plots. The permanent research plots (PRPs) were divided according to the species composition into 5 variants (6 plots in each variant): 1) 92.5–100% spruce (PA 100%), 2) 75 ± 7.5% spruce and 25 ± 7.5% beech (PA 75:25 FS), 3) 50 ± 7.5% spruce and 50 ± 7.5% beech (PA 50:50 FS), 4) 25 ± 7.5% spruce and 75 ± 7.5% beech (PA 25:75 FS) and 5) 92.5–100%

beech (FS 100%). The species composition and division into variants was determined by the percentage of the basal area. In terms of design, the PRPs were randomly chosen (RNG Excel) and were arranged so that plots with the same variants did not adjoin each other (no horizontal or vertical neighboring plots), but the plots could touch in the corners (neighbors in the transverse direction). FieldMap technology (IFER) recorded positions of individual trees with dbh ≥ 7 cm, and their crown projection was measured in four directions. The squared grid was also established by this technology, such as checking of boundary trees. Boundary trees with more than a half of their diameter at breast height (dbh) lying inside a PRP were counted in. The dbh was measured with a Mantax Blue calliper (Haglöf, Sweden) with an accuracy of 1 mm, and the height of the individual trees and the height of the green crown with a Vertex laser altimeter (Haglöf, Sweden) with an accuracy of 0.1 m.

For the analysis of radial growth, core samples were obtained from the trees with a Pressler auger (Haglöf, Sweden) at a height of 1.3 m in the direction up/down the slope. From each variant by its species composition, 24 samples of Norway spruce and 24 of European beech from the dominant and co-dominant trees according to the Kraft classification (Kraft, 1884) were randomly (RNG function, Excel) taken as the significant growth response (compared to sub-dominant and suppressed trees; Remeš et al., 2015). All these selected trees only come from the upper tree storey (age about 234 years) with a registration value of dbh over 30 cm for beech and 50 cm for spruce, respectively. In the variant with a tree share of 25%, only 18 core samples were taken due to the limited number of trees. A total of 90 core samples of spruce and 90 of beech were taken (180 samples in total; 178 samples analyzed). Four (three) core samples were taken evenly on each PRP for a particular tree species. The annual increments of the tree rings were then measured with an accuracy of 0.01 mm using an Olympus binocular microscope on a LINTAB measuring table and recorded in TsapWin software (Rinntech).

Measurements from air pollution monitoring and meteorological stations were used to derive stress factors related to air pollution and climate. Available data from the station Desná-Souš (772 m a.s.l.; GPS 50°47′21″N, 15°19′11″E) were used for the analysis of the air pollution situation in terms of concentrations of SO₂ (1971–2012), NO_x

(1992–2012) and AOT40F (1996–2012). Average and maximum concentration values were used for evaluation. Climate behaviour related to temperature and precipitation conditions (1975–2018) was evaluated on the basis of data from the meteorological station Pec pod Sněžkou (816 m a.s.l.; GPS 50°41'30"N, 15°43'43"E). The development of temperature and precipitation conditions was based on the data of the average annual temperature, temperature in the vegetation period, temperature in individual months, annual total precipitation, total precipitation in the vegetation period, and monthly total precipitation.

2.3. Data analysis

The basic structure, diversity, and production characteristics of the tree layer were calculated by the SIBYLA Triquetra 10 software using tree-level and spatially explicit data set (Fabrika and Ďurský, 2005; Fabrika et al., 2018) based on our measurements. All collected dendrometric parameters of individual trees (see Data collection section) were used as input data (tree species, coordinates, height, dbh, crown width, live crown base, age). The crown width was derived from the measured area of the crown projection. The PointPro 2.1 (Zahradník & Puš, ČZU) program was used to calculate the characteristics of the horizontal layout of the individuals on PRPs using the Clark and Evans aggregation index (1954). The volume of trees was calculated by the volume equations published in Petráš and Pajtík (1991). Crown closure (Crookston and Stage, 1999), and the relative stand density index (Reineke, 1933) were then calculated from the measured stand density indicators. The relative SDI was calculated as the ratio of the actual value of the stand density index to its maximum value. The stand density index represents the theoretical number of trees per hectare, if the mean quadratic diameter of the stand component were equal to 25 cm (Reineke, 1933). The maximum SDI value was derived from the model of yield tables [for spruce (beech) 1220 (1050) trees; Halaj et al., 1987]. Standard deviations (SD) were calculated for the mean quadratic dbh and mean height. The form factor was determined from the mean tree which is characterized by mean quadratic diameter and mean arithmetic height.

Indices of species richness (Margalef, 1945), species heterogeneity (Shannon, 1948) and species evenness (Pielou, 1975; Table 1) were calculated as part of the evaluation of species diversity. Structural diversity was evaluated based on the horizontal structure (Clark and Evans, 1954), the vertical structure using Arten-profile index (Pretzsch, 2006) and vertical diversity index (Jaehne and Dohrenbusch, 1997), the structural differentiation of the stand using the indices of diameter and height differentiation (Földner, 1995) and crown differentiation (Jaehne and Dohrenbusch, 1997). The Arten-profile index was calculated using the basal area of tree species in individual stand layers. Diameter and height differentiations are related to the ratio between the larger and the smaller diameter/height of all nearest neighboring trees. Last but not least, the stand diversity index was calculated in terms of

complex biodiversity (Jaehne and Dohrenbusch, 1997). Total diversity is composed of the following components of diversity: tree species diversity, diversity of vertical structure, diversity of tree spatial distribution, and diversity of crown differentiation. The input variables are the number of tree species, maximum and minimum tree species proportion, maximum and minimum tree height, maximum and minimum tree spacing, minimum height to crown base, and minimum and maximum crown diameter. Detailed information about the calculation of the used indices can be found in the works by Vorčák et al. (2006) and Vacek et al. (2020a).

Tree-ring increment series were individually crossdated (to remove errors caused by missing tree rings) using statistical tests in the PAST application (Knibbe, 2007) and subsequently subjected to a visual inspection according to Yamaguchi (1991). If a missing tree ring was revealed, a tree ring of 0.01 mm in width was inserted in its place. Residual chronologies and detrended average tree ring series were calculated in the ARSTAN program (Cook and Holmes, 1984). Firstly, negative exponential spline, and subsequently, 0.67n spline were used for age detrending (Grissino-Mayer et al., 1992). Residual chronologies were performed because a removal of serial autocorrelation was required for a further statistical analysis (Oberhuber et al., 2008). The first-order autocorrelation AR1 was calculated in package dplr in R software (Burn, 2008; R Core Team, 2019). The first-order autocorrelation assessed the relationship with the previous tree growth, or rather the connection between the radial increment in two consecutive years as a measure of the tree's physiological buffering capacity (Fritts, 1976). The analysis of negative pointer years was carried out as shown in Schweingruber (1996) and Desplanque et al. (1999). For each tree, the pointer year was tested as an extremely narrow tree ring that does not reach 40% of the increment average from the four preceding years. The occurrence of the negative year was proved if such a strong reduction in increment occurred in at least 20% of trees on the plot. To express the relationship between climate characteristics (monthly average temperatures and sum of precipitation in particular years) and radial growth, the DendroClim software was used (Biondi and Waikul, 2004).

Statistical analyses of diversity, production and structural parameters between individual variants were processed in Statistica 13 software (© StatSoft, Tulsa). Data were first tested by the Shapiro-Wilk normality test and then by the Bartlett variance test. When both requirements were met, the differences between the examined parameters were tested by an analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey HSD test. If normality and variance were not met, the investigated characteristics were tested by the nonparametric Kruskal-Wallis test. The relation between air pollution parameters and radial growth was evaluated using Pearson correlation. Fluctuations in beech and spruce radial growth, in terms of the species composition variants, were evaluated by spectral analyses that were used to identify the dominant periods/frequencies (cyclical behavior) of a time series. Spectral analyses for indexed (detrended) radial growth were also performed with Statistica 13 software (©

Table 1
Overview of indices describing the stand diversity and their common interpretation.

Criterion	Quantifiers	Label	Reference	Evaluation
Species diversity	Richness	D (Mi)	Margalef (1958)	minimum $D = 0$, higher $D =$ higher values
	Heterogeneity	H' (Si)	Shannon (1948)	minimum $H' = 0$, higher $H' =$ higher values
	Evenness	E (Pi)	Pielou (1975)	range 0–1; minimum $E = 0$, maximum $E = 1$
Horizontal structure	Aggregation index	R (C&E)	Clark and Evans, (1954)	mean value $R = 1$; aggregation $R < 1$; regularity $R > 1$
Vertical structure	Arten-profile index	A (Pi)	Pretzsch (2006)	range 0–1; balanced vertical structure $A < 0.3$; selection forest $A > 0.9$
	Vertical div.	S (J&D)	Jaehne and Dohrenbusch (1997)	low $S < 0.3$, medium $S = 0.3–0.5$, high $S = 0.5–0.7$, very high diversity $S > 0.7$
Structure differentiation	Diameter dif.	TM_d (Fi)	Földner (1995)	range 0–1; low $TM < 0.3$; very high differentiation $TM > 0.7$
	Height dif.	TM_h (Fi)		
	Crown dif.	K (J&D)	Jaehne and Dohrenbusch (1997)	low $K < 1.0$, medium $K = 1.0–1.5$, high $K = 1.5–2.0$, very high differentiation $K > 2.0$
Complex diversity	Stand diversity	B (J&D)	Jaehne and Dohrenbusch (1997)	monotonous structure $B < 4$; uneven structure $B = 6–8$; very diverse structure $B > 9$

Statsoft, Tulsa). The calculation was performed with the “Single Fourier (Spectral) Analysis” function, using the output “Periodogram” plot by “Period”.

The quadratic regression for an analysis of the effect of tree species mixing (in relation to the ratio of the tree number, basal area, and stand volume) on the total stand volume was performed in R software (R Core Team, 2020), relevant plot was constructed via “ggplot2” package (Wickham, 2016). Particular ANOVA tests with random factor were computed to assess possible interactions with randomly selected study plot via “lme4” package (Bates et al., 2015). The principal component analysis (PCA) was performed in the CANOCO 5 program (Šmilauer and Lepš, 2014) to evaluate the relationships between the stand structure, production parameters, and tree species composition variants. Prior to analysis, the data was standardized, centralized and logarithmized. The results of PCA were presented in a species and environmental variables diagram and classified sample diagram.

3. Results

3.1. Stand structure and production potential

The mixing of beech and spruce (species composition) had a significant effect on the structural parameters of the investigated stands (Table 2). The significantly (ANOVA; $F_{(4, 25)} = 4.98$; $p < 0.01$) largest dbh (52.1 cm) was found in the PA 100% variant, while the smallest diameter was in the FS 100% (41.2 cm) and PA 25:75 FS (44.7 cm). We have also performed ANOVA model with plot number as a random factor for dbh and tree height with similar results (dbh; $p = 0.01$, tree height; $p = 0.68$), so we decided to use standard ANOVA test when possible.

Likewise, the significantly (ANOVA; $F_{(4, 25)} = 3.52$; $p < 0.05$) highest volume of the mean stem (2.31 m³) was found in the PA 100% variant compared to the lowest volume (1.62 m³) in the FS 100%. By contrast, no significant difference was found between the mean height (ANOVA; $F_{(4, 25)} = 1.89$; $p > 0.05$) and the form factor (Kruskal-Wallis test; $H = 6.13$; $p > 0.05$). The number of trees per hectare ranged from 228 to 295 trees ha⁻¹, while no significant (ANOVA; $F_{(4, 25)} = 1.30$; $p > 0.05$) difference between the variants was found. However, in mixed stands, a 15.5% higher number of trees were found compared to monocultures. The slenderness coefficient was the significantly (ANOVA; $F_{(4, 25)} = 5.86$; $p < 0.001$) highest in the FS variant 100%. Crown closure showed no significant differences among variants (Kruskal-Wallis test; $H = 7.61$; $p > 0.05$).

In terms of stand production, a significant difference between the

variants was found in the basal area (Kruskal-Wallis test; $H = 11.86$; $p < 0.05$), stand volume (ANOVA; $F_{(4, 25)} = 4.47$; $p < 0.01$), mean annual increment (ANOVA; $F_{(4, 25)} = 4.17$; $p < 0.01$) and stocking (ANOVA; $F_{(4, 25)} = 3.27$; $p < 0.05$). The basal area ranged from 30.5 (FS 100%) to 58.0 (PA 75:25 FS) m² ha⁻¹, which is a difference of 52.6%. Equally, the highest stand volume was found for the PA 75:25 FS variant (656 m³ ha⁻¹), while the stand volume (365 m³ ha⁻¹) in the beech monoculture was 55.6% lower. On average, mixed stands showed 27.5% higher production capacity compared to monocultures. Specifically, the stand volume was higher in mixed stands by 7.7% (−10.8 to 31.5%) in comparison to spruce monocultures, and by 47.3% (21.9–79.7%) compared to beech monocultures. Other admixed tree species (silver fir, sycamore maple and rowan) reached the maximum share in the stand volume of 3.4% per PRP, respectively 0.6% per variant. The mean annual increment was again the significantly highest in the PA 75:25 FS variant, reaching 3.12 m³ ha⁻¹ y⁻¹ compared to an increment of 1.82 m³ ha⁻¹ y⁻¹ in FS 100%. The variant PA 50:50 FS showed the second highest production parameters (after PA 75:25 FS).

Comparing in detail, the dependence of the total stand volume and the ratios (no variants) of spruce in relation to the number of trees, basal area and stand volume (data from 30 PRPs), the highest positive effect of species mixing on production potential was found in the ratio of 65–75% spruce and 25–35% beech, according to quadratic regression (Fig. 2). In all three cases, the ratio of spruce in the tree species composition had a significant effect on the total stand volume, while it was the highest in the case of the ratio of spruce volume [$p(x) < 0.05$, $p(x^2) < 0.001$] compared to the number of spruce trees [$p(x) = 0.06$, $p(x^2) < 0.05$].

The diameter structure shown in Fig. 3 demonstrates greater diameter variability with a broader distribution on the diameter spectrum in the case of spruce than beech. The stands with a high proportion of beech resembled the Gaussian curve in shape, which flattened with an increasing proportion of spruce. In mixed stands, beech formed mainly the lower storey while spruce formed the upper. Overall, beech was the most common in diameter classes, ranging from 31 to 47 cm and spruce from 55 to 71 cm of dbh. The thickest beech's diameter was 85.9 cm, the spruce's 108.1 cm.

3.2. Biodiversity of tree layer

In terms of species diversity, the studied stands showed low richness ($D = 0.009$ – 0.182) and heterogeneity ($H' = 0.015$ – 0.288 ; Table 3). Large differences were found in species evenness, where single species variants (PA 100% and FS 100%) showed a very low diversity, while PA

Table 2

Structural and production characteristics of the stand on permanent research plots (average value over all PRP ± SE) differentiated by the species composition (variants) in 2020; significant ($p < 0.05$) differences between values are indicated by different letters, with the significantly highest values highlighted in bold, P-values in bold depict statistically significant results.

Variant	n (pes)	dbh (cm)	h (m)	f	v (m ³)	N (trees ha ⁻¹)	BA (m ² ha ⁻¹)	V (m ³ ha ⁻¹)	HDR	MAI (m ³ ha ⁻¹ y ⁻¹)	CC (%)	SDI
PA 100%	6	52.1 ± 2.2b	24.0 ± 1.5a	0.45 ± 0.02a	2.31 ± 0.22b	228 ± 20a	46.1 ± 2.7ab	499 ± 34ab	46.2 ± 2.4a	2.32 ± 0.17ab	70.8 ± 1.9a	0.58ab ± 0.03ab
PA 75:25 FS	6	50.0 ± 1.9ab	24.8 ± 0.6a	0.46 ± 0.01a	2.22 ± 0.15ab	295 ± 28a	58.0 ± 5.9b	656 ± 71b	49.8 ± 1.9a	3.12 ± 0.32b	85.2 ± 5.4a	0.76b ± 0.07b
PA 50:50 FS	6	50.2 ± 2.5ad	22.8 ± 0.6a	0.46 ± 0.01a	2.10 ± 0.17ab	249 ± 20a	48.4 ± 3.8ab	512 ± 39ab	46.1 ± 2.4a	2.43 ± 0.18ab	87.8 ± 5.1a	0.66ab ± 0.05ab
PA 25:75 FS	6	44.7 ± 2.1a	21.9 ± 1.0a	0.50 ± 0.02a	1.70 ± 0.16ab	261 ± 23a	41.0 ± 3.7ab	445 ± 45a	49.4 ± 3.0a	2.17 ± 0.22ab	90.0 ± 2.0a	0.60ab ± 0.05ab
FS 100%	6	41.2 ± 1.4a	24.6 ± 0.5a	0.49 ± 0.00a	1.62 ± 0.13a	236 ± 30a	30.5 ± 3.5a	365 ± 39a	59.9 ± 1.6b	1.82 ± 0.18a	78.4 ± 6.0a	0.49a ± 0.06a
Testing for differences [ANOVA – $F_{(4, 25)}$; Kruskal-Wallis test – $H_{(4, N = 30)}$]												
Test		$F = 4.98$	$F = 1.89$	$H = 6.12$	$F = 3.52$	$F = 1.30$	$H = 11.86$	$F = 4.47$	$F = 5.86$	$F = 4.17$	$H = 7.61$	$F = 3.27$
P-value		$p < 0.01$	$p = 0.14$	$p = 0.19$	$p < 0.05$	$p = 0.30$	$p < 0.05$	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p = 0.11$	$p < 0.05$

Notes: n – number of plots in one variant, dbh – mean quadratic diameter at breast height, h – mean height, f – form factor, v – mean tree volume, N – number of trees per hectare, BA – basal area, V – stand volume, HDR – slenderness coefficient, MAI – mean annual increment, CC – canopy closure, SDI – relative stand density index (stocking).

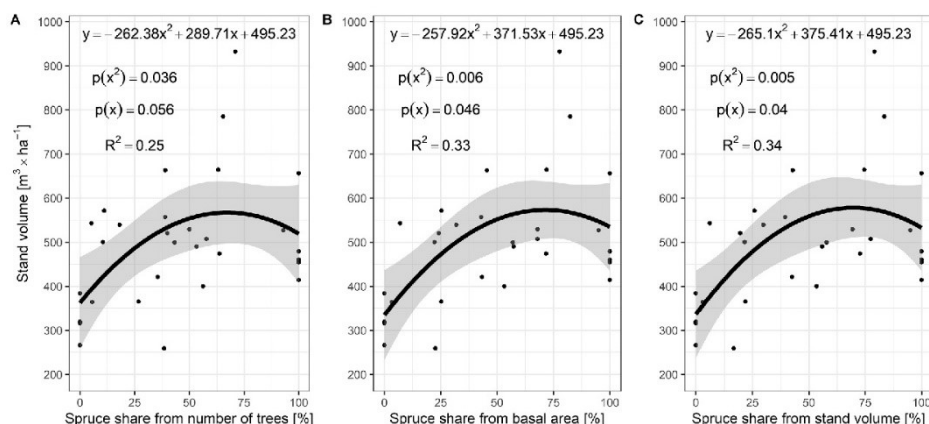


Fig. 2. Dependence of the total stand volume and the Norway spruce share in terms of the number of trees (A), basal area (B) and stand volume (C) modelled by quadratic regression. P-values in the plot stand for null hypothesis that the coefficients of quadratic and linear element are equal to zero; grey area depicts 95% confidence band.

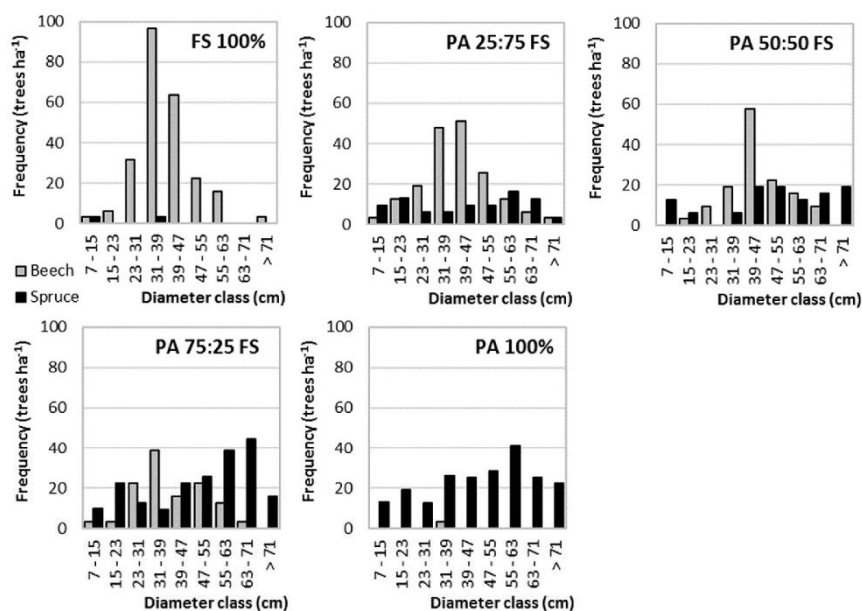


Fig. 3. Diameter structure of forest stands according to tree species composition variants in the location V Bažinkách in 2020.

75:25 FS and PA 25:75 FS variants showed a high diversity; a very high evenness was found in variant PA 50:50 FS. The significantly highest species richness (Kruskal-Wallis test; $H = 23.53$; $p < 0.001$), species heterogeneity (Kruskal-Wallis test; $H = 25.75$; $p < 0.001$) and species evenness (Kruskal-Wallis test; $H = 25.75$; $p < 0.001$) were found in the PA 50:50 FS variant.

No significant differences were found in the horizontal structure between the individual variants ($p > 0.05$; Table 3). However, the spatial pattern was significantly ($p < 0.05$) aggregated ($R =$

0.689–0.705) in single species variants (PA 100% and FS 100%), while all other variants indicated a random horizontal structure ($R = 0.785–0.824$). In terms of the predominant low diameter and height differentiation, no significant differences ($p > 0.05$) were found between the individual variants. No significant difference ($p > 0.05$) was found in vertical diversity in the A index, but a significant difference (ANOVA; $F_{(4, 25)} = 3.54$, $p < 0.05$) was confirmed in the S index. Variants PA 75:25 FS and PA 25:75 FS showed a significantly ($p < 0.05$) higher vertical diversity compared to the other variants. Overall, according to the

Table 3

Indicators of stand biodiversity on permanent research plots (average value over all PRPs with SE) in 2020; significant ($p < 0.05$) differences between values are indicated by different letters, the significantly highest values are highlighted in bold, P-values in bold depict statistically significant results.

Variant	n (pes)	D (Mi)	H' (Si)	E (Pii)	R (C&Ei)	A (Pri)	S (J&Di)	TM _d (Fi)	TM _h (Fi)	K (J&Di)	B (J&Di)
PA 100%	6	0.009 ± 0.01a	0.015 ± 0.01a	0.028 ± 0.03a	0.705 ± 0.04a [*]	0.441 ± 0.11a	0.684 ± 0.09ab	0.291 ± 0.07a	0.257 ± 0.02a	1.171 ± 0.14a	4.011 ± 0.45ab
PA 75:25 FS	6	0.173 ± 0.00b	0.204 ± 0.02b	0.679 ± 0.08b	0.785 ± 0.04a	0.558 ± 0.04a	0.715 ± 0.06b	0.362 ± 0.03a	0.280 ± 0.04a	1.370 ± 0.21a	5.013 ± 0.39b
PA 50:50 FS	6	0.182 ± 0.00b	0.288 ± 0.00c	0.959 ± 0.02c	0.798 ± 0.05a	0.613 ± 0.04a	0.696 ± 0.05ab	0.311 ± 0.02a	0.244 ± 0.03a	1.419 ± 0.18a	5.003 ± 0.30b
PA 25:75 FS	6	0.180 ± 0.00b	0.240 ± 0.01bc	0.797 ± 0.02bc	0.824 ± 0.10a	0.616 ± 0.02a	0.714 ± 0.05b	0.315 ± 0.04a	0.219 ± 0.02a	1.425 ± 0.22a	5.042 ± 0.36b
FS 100%	6	0.017 ± 0.01a	0.025 ± 0.02a	0.052 ± 0.03a	0.689 ± 0.02a [*]	0.561 ± 0.03a	0.415 ± 0.08a	0.212 ± 0.03a	0.152 ± 0.02a	0.851 ± 0.22a	2.785 ± 0.49a
Testing for differences [ANOVA – F (4,25); Kruskal-Wallis test – H (4, N = 30)]											
Test		H = 23.53	H = 25.75	H = 25.75	F = 0.41	F = 1.43	F = 3.54	F = 1.86	F = 1.60	F = 1.54	F = 5.95
P-value		p < 0.001	p < 0.001	p < 0.001	p = 0.80	p = 0.25	p < 0.05	p = 0.15	p = 0.21	p = 0.22	p < 0.001

Notes: D – species richness, H' – species heterogeneity, E – species evenness, R – aggregation index, A – Arten-profile index, S – vertical diversity, TM_d – index of diameter differentiation, TM_h – index of height differentiation, K – crown differentiation, B – stand diversity index.

* statistically significant aggregation spatial pattern ($\alpha = 0.05$) for horizontal structure (R index)

monitored indices, the vertical diversity was medium for single-species variants and high to very high for mixed variants, especially in the mixing ratio of 25:75. Crown differentiation did not show significant ($p > 0.05$) differences between variants and reached average values in most cases. An exception was the low crown differentiation in 100% beech stands.

Mixing had a significant (ANOVA; $F_{(4,25)} = 5.95$, $p < 0.01$) effect on the overall diversity of forest stands. A significantly higher structure ($p < 0.05$) was found in mixed variants compared to beech and spruce monocultures. In most cases, the monitored stands showed an even structure, except for the monotonous structure in stands with 100% beech.

3.3. Dynamics of radial growth

The mean maximum age according to dendrochronological analyses for beech on PRPs was 215 years (max. 221 years) and for spruce 228 years (max. 239 years; Table 4). The average annual diameter increment in spruce (2.897 mm) was 33.1% higher than that of beech (1.937 mm). The highest diameter increment was found in the PA 75% variant, while the lowest values were reached in the FS 100% variant. In terms of both tree species, the highest values of radial growth are reached in stands with 75% spruce and 25% beech, similarly confirmed by the analysis of production in Table 2. On the other hand, a higher increment variability was found in spruce compared to beech (Fig. 4, Table 4). The RWI standard deviation was 0.244 in beech and 0.282 in spruce. In terms of individual variants, the highest positive fluctuations in the increment of

beech (in 1938 and 1994) were found in the FS 100% variant and the highest negative fluctuations (in 1981 and 1986) in the FS 75% variant. The variant with a 25% beech representation was the most balanced in terms of radial growth (SD 0.211). Over the last 50 years (compared to the preceding 50 years), radial growth has increased by 14.4% in FS 100% stands, by 21.7% in FS 75%, decreased by 5.3% in FS 50% and increased by 0.9% in FS 25%. Conversely, in the case of spruce, increased radial growth was observed in variants with a lower proportion of spruce. In stands with 100% spruce, radial growth has decreased by 7.3% over the last 50 years, in other variants there has been an increase (PA 75% by 1.5%, PA 50% by 7.1% and PA 25% by 8.6%). Overall, however, a higher increase in radial growth over the last 50 years has been found for beech (by 7.9%) than for spruce (by 2.5%). High first-order autocorrelation indicated that radial growth was strongly influenced by conditions in the preceding year, especially in the case of spruce monocultures.

In terms of negative pointer years (NPY), an average of 6 years with extremely low radial growth was found in spruce, while in beech 13 significantly negative years were analyzed. In beech, the least NPY was found in the 25% variant and in spruce in the 75% variant. In spruce, NPY were detected in all monitored variants in 1906, 1980 and 1981. The years 1980 and 1981 are characterized by high concentrations of SO₂. In addition, 1980 was classified as the coldest in the observed period 1961–2019 (annual temperatures 3.4 °C, long-term average 4.9 °C) and the year of 1981 brought the largest total precipitation in the entire history of measurements (1761 mm, long-term average 1314 mm). Fig. 4 shows a significant decline in increment in 1980–1991 due

Table 4

Characteristics of basic tree-ring chronologies of European beech and Norway spruce dominant and co-dominant trees on permanent research plots differentiated according to the species mixing variants (in years 1869–2019).

Tree species	Share (%)	Cores (n)	Age min-max (years)	RW mean	RWI SD	AR1	Negative pointer years
European beech	100	24	164–216	0.832	0.261	0.641	1894, 1911, 1913, 1918, 1928, 1942, 1948, 1952, 1956, 1981, 1984, 1985, 1996
	75	24	129–221	0.955	0.275	0.599	1872, 1878, 1886, 1894, 1913, 1928, 1929, 1934, 1952, 1953, 1981, 1984, 1985, 1996, 2011
	50	23	117–212	1.011	0.232	0.584	1872, 1913, 1918, 1928, 1942, 1952, 1956, 1976, 1981, 1984, 1985, 1993, 1996, 2007, 2011
Norway spruce	25	18	110–209	1.075	0.211	0.546	1913, 1916, 1929, 1981, 1984, 1985, 1996, 1998
	100	24	126–232	1.334	0.335	0.854	1905, 1906, 1923, 1941, 1942, 1974, 1980, 1981
	75	23	129–216	1.599	0.247	0.814	1906, 1974, 1980, 1981
	50	24	147–239	1.486	0.278	0.833	1906, 1942, 1980, 1981, 1982
	25	18	172–223	1.374	0.269	0.831	1906, 1942, 1943, 1974, 1980, 1981, 1982, 1984

Notes: Share – species composition on plot, Cores – number of analyzed core samples, Age – minimum and maximum age of cores, RW mean – mean tree-ring width, RWI SD – standard deviation of ring width index, AR1 – first-order autocorrelation, negative pointer years – years with significantly extreme low radial growth.

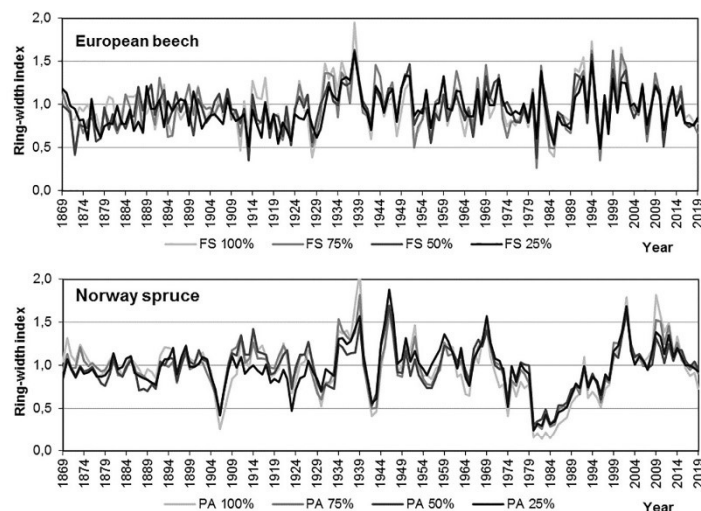


Fig. 4. Standardized mean chronology of European beech and Norway spruce (tree species composition 100%, 75%, 50%, 25%) in 1869–2019 after removing the age trend expressed by the tree-ring index.

to the synergism of the air pollution disaster and numerous climatic extremes, and also in 1980–1986 the attack of bark beetle. Subsequently, in the years 1991 to 2014, after the decrease of the air pollution load, the radial growth increased or stabilized. However, this trend was disrupted by the bark beetle attack in 1993 and 1996. Since 2015, due to drought and a decrease in precipitation, there has also been a decrease in

increment. This is most pronounced in the area with 100% spruce. Similarly, the negative year of 1982 is attributed to a lack of precipitation and increased drought in the vegetation period (precipitation lower by 53.6% than the average). On the other hand, in 2002, for example, there was a significant increase in radial growth, due to the historically warmest (+1.5 °C above average) and rainiest (monthly + 83 mm) early

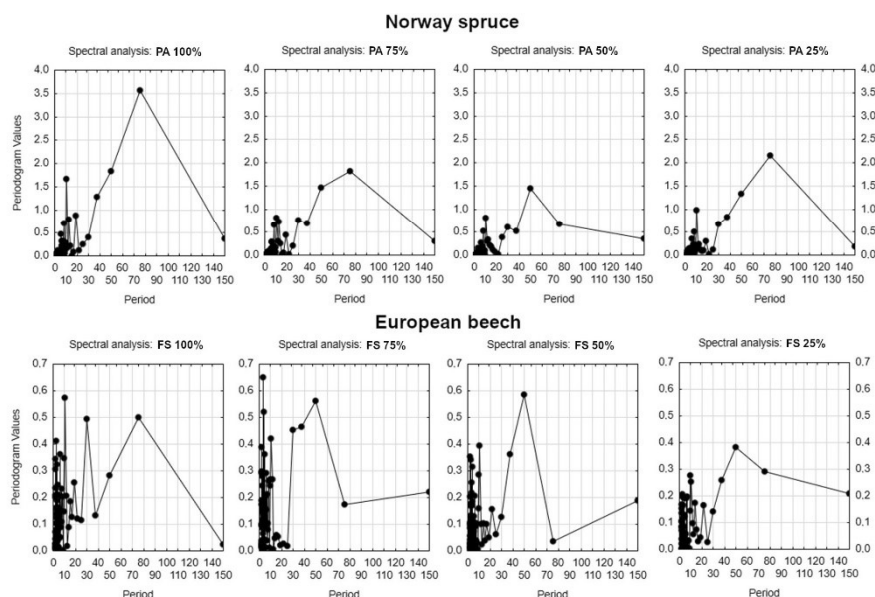


Fig. 5. Spectral analysis of the indexed tree-ring width chronology for Norway spruce (PA) and European beech (FS) in the mixing variants for the examined period of 150 years. The periodogram values (y-axis) show the spectral power of cyclical behaviour on time period (x-axis).

months of the year.

A reverse situation was observed in beech, where the number of NPY ranged, according to variants, from 8 to 15 (4–8 NPY in spruce). In beech, a higher number of common NPY for all variants was found too: 1913, 1981, 1984, 1985 and 1996. The year 1981 is characterized by a severe damage to the assimilation apparatus by late frost and extremely high precipitation (see above). The years 1984 to 1989 are characterized by an intensive occurrence of woolly beech scale (*Cryptococcus fagisuga* Lindinger 1936) on stems and beech gall midge (*Mikiola fagi* Hartig 1839) on leaves, that are certain to have caused a more significant decrease of radial growth during the period of strong SO₂ air pollution loads. Years 1990–2015 were the times of an overall increase but with four more significant disruptions. In 1993, 1996, 2007 and 2011 there was significant damage to the assimilation apparatus by late frosts. The most prominent damage occurred in 1996, when the lowest temperatures (−1.1 °C, long-term average 1.5 °C) were historically measured in the period January–May. Similar to spruce, beech also found some years with a significantly higher radial growth, for example in 1994. This year is characterized by the warmest month of July (+2.9 °C), but significantly above-average temperatures during the vegetation period as a whole.

Spectral analysis (Fig. 5) was used to investigate the cyclical periods (oscillation patterns) in tree-ring width signal. In a basic comparison of the spectral analysis of the indexed tree-ring width chronology of individual tree species, there are more pronounced cycles for spruce stands than for beech stands. It is evident in that the periodogram values (that indicate the spectral intensity of the basic cycles in time series) for spruce are on the order of 3 to 5 times higher than for beech. Thus, spruce stands undergo larger periodic fluctuations in radial growth than beech stands, as evidenced by the graph of the basic chronology (Fig. 4). The highest periods of the indexed data are in 100% spruce variants. At the same time, a decrease in “periodogram values” of spruce is related to a reduction in the proportion of Norway spruce in the stand; the 25% spruce variant is a minor exception, showing slightly higher values compared to PA 50%. In beech stands, the “periodogram values” do not decrease as significantly as in spruce, but at the same time, the lowest values of “periodogram values” are found in the 25% beech variant. Thus, European beech shows the smallest fluctuations in radial growth in stands with the smallest proportion (FS 25%).

Spectral analyses of the indexed tree-ring width chronology in Fig. 5 also confirm that all variants of spruce and beech show a repetitive increment development in short-term 9 to 11-year periods. The results in Fig. 4 also show that all variants go through long-term 50-year or 75-year cycles, or cycles from 50 to 75 years which occur simultaneously. The spectral analysis reveals a noteworthy occurrence of 30-year cycles for beech (FS 100%). An occurrence of 2 to 7-year periods in beech also applies to all variants of beech stands, but a 4-year cycle in the FS 75% variant is the most prominent.

3.4. Effect of climate

Temperatures in the vegetation period are significantly correlated to the radial growth of both tree species; in the case of spruce, it is mainly the beginning of the vegetation period, and in the case of beech, the second part (Fig. 6). Significantly the most prominent month in terms of radial growth was July ($r = 0.44$ – 0.50) for beech, and April ($r = 0.41$ – 0.50) for spruce. Overall, spruce was more influenced by precipitation than beech. In beech, the positive effect of temperatures on growth prevailed, except for July in the preceding year. Conversely, in spruce, the effect of temperatures was positive in all cases. In terms of mixtures, the same number of significant months (8) was found in all variants in spruce, but in terms of the correlation coefficient, the 100% variant was most affected by temperature. In beech, the most stable in terms of temperature was the variant with a representation of 50%. A difference in the number of significant months was found between the individual variants. The FS 100% showed 8 months, while the FS 25%

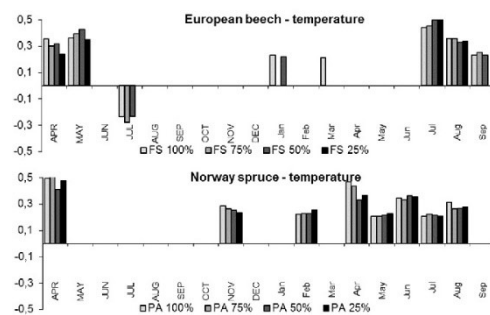


Fig. 6. Coefficients of correlation of the regional residual index tree-ring width chronologies of European beech and Norway spruce with monthly average air temperature differentiated according to tree species composition variants. The period from April of the preceding year (capital letters) to September of the current year (lower-case letters) during the period 1961 to 2019 was used for all correlation analyses presented. Correlation values are displayed only if a significance level corresponding to $p < 0.05$ was reached.

only 4 months.

Compared to temperatures, precipitation had a significantly lesser effect on radial growth (Fig. 7). In both tree species, they can have both positive and negative effects. In beech, the most important month was December of the preceding year ($r = 0.29$ – 0.36), while in spruce it was April in the current year ($r = -0.31$ to -0.39). In beech, significant differences were found among the variants once again. The effect of precipitation was most prominent in the FS 100% stands (6 months) and, conversely, least prominent in FS 25% stands (2 months). Spruce did not show that significant of a difference between the variants, but it was more significant than in the case of temperatures. PA 25% and PA 50% showed a lower effect of temperatures compared to the 100% and 75% variants (5 vs. 6 significant months).

3.5. Effect of air pollution

In terms of the effect of air pollution, Norway spruce is clearly a more susceptible species than European beech (Table 5). This is also confirmed by a significant decrease in radial growth in Fig. 4 in 1980–1991 caused by high annual SO₂ concentrations with an average

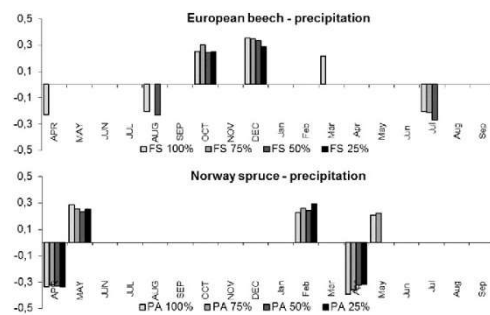


Fig. 7. Coefficients of correlation of the regional residual index tree-ring width chronologies of European beech and Norway spruce with monthly sum of precipitation differentiated according to tree species composition variants. The period from April of the preceding year (capital letters) to September of the current year (lower-case letters) during the period 1961 to 2019 was used for all correlation analyses presented. Correlation values are displayed only if a significance level corresponding to $p < 0.05$ was reached.

Table 5

Correlations between the radial growth increment and air pollution factors (SO₂ 1970–2012, NO_x 1992–2012, AOT40F 1996–2012) differentiated according to tree species composition variants.

	European beech				Norway spruce			
	25%	50%	75%	100%	25%	50%	75%	100%
SO ₂ mean	−0.37	−0.31	−0.32	−0.40	−0.66**	−0.68**	−0.72**	−0.74**
SO ₂ max	−0.47	−0.40	−0.38	−0.52*	−0.65**	−0.68**	−0.72**	−0.70**
NO _x mean	−0.06	−0.01	−0.06	−0.14	−0.39	−0.35	−0.47	−0.61*
NO _x max	−0.39	−0.36	−0.42	−0.40	−0.47	−0.41	−0.52*	−0.51*
AOT40F	−0.05	−0.02	0.04	−0.05	−0.18	−0.06	−0.28	−0.30

Notes: SO₂ and NO_x concentrations (mean – mean annual concentration, max – maximum daily concentration), AOT40F – ozone exposure index; significant correlations are indicated bold with an asterisk (* p < 0.05, ** p < 0.01).

of 18.2 µg m^{−3} (currently 3–4 µg m^{−3}). In all cases (mixing variants), spruce was negatively correlated with average annual and maximum daily SO₂ concentrations. SO₂ concentrations had the greatest negative effect on radial growth in variants 100% and 75% (p < 0.01, r = −0.70 to −0.74) and the smallest in variant 25% (p < 0.01, r = −0.65 to 0.66). In all, the annual average SO₂ concentrations had a greater negative effect than the daily maxima. Specifically, in terms of individual months, the highest negative effect of SO₂ was found in December and January (p < 0.01) and – in the vegetation season – in April and August (p < 0.05). On the contrary, the smallest effect of SO₂ on the diameter increment was in September. In the PA 100% variant, a significantly negative effect of SO₂ was found in all months, while in the PA 50% variant, only in 5 months. Mean and maximum NO_x concentrations had a significantly negative effect only in the PA 100% variant (p < 0.05, r = −0.51 to 0.61) and – in the maximum concentrations – in the PA variant 75% (p < 0.05, r = −0.52). In the other two variants, no significant effect of NO_x on the radial growth of spruce was demonstrated. The ozone exposure index (AOT40F) did not have a significant (p > 0.05) effect in the increment in any case, but in all cases the effect was negative (the largest in 100% variants, again).

European beech shows a significantly better resistance to air pollution in terms of radial growth of trees. In all monitored cases (variants as well as pollutants), a significant correlation (p < 0.05) was found only in one case. Maximum annual SO₂ concentrations had a significant negative effect on radial growth (p < 0.05, r = −0.52). In beech, the maximum daily concentrations had a more significant impact from all pollutants than the annual average. In spruce, the situation was balanced.

3.6. Interaction between structure, production, diversity and species effects

The results of PCA are presented in an ordination diagrams in Fig. 8 [A – species and environmental variables diagram and B – classified sample diagram]. The first ordination axis explains 38.1% of data variability, the first two axes together explain 58.1% and the first four axes 82.8%. The x-axis illustrates the structural differentiation and canopy (crown closure) and the y-axis represents the stem volume together with the vertical structure (Arten-profile index; Fig. 8A). The stand volume was positively correlated with the basal area and stocking (SDI), while these parameters were negatively correlated with the height to diameter ratio. The structural diversity and total diversity rose with an increased number of trees and canopy. The stem volume was positively correlated with the mean diameter and height, while these parameters were negatively correlated with the vertical Arten-profile index. The tendency for regular distribution of trees rose with increased stocking, but the pointer of horizontal structure (R index) was the lowest explanatory variable in the ordination diagram. In terms of tree species mixture variants, differences among all parameters were remarkable in monospecific stands, as marks from each record were relatively distant one from another, whereas marks symbolizing mixed stands were relatively close to each other. A high diversity and rich structure were characteristic for mixed stands compared to monospecific stands. The highest production potential was observed in the variant with the composition of PA 75:25 FS. The lowest variability in terms of one variant (6 PRPs) was observed in a balanced proportion of both tree species (PA 50:50 FS). On the other hand, the height variability between 6 PRPs in all studied parameters (structure, diversity, production) was analyzed in both monospecific variants (Fig. 8B).

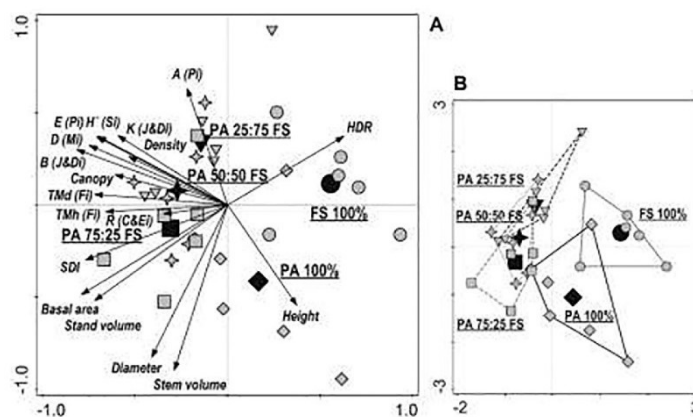


Fig. 8. Ordination diagram showing results of the PCA analysis of relationships between variants tree species composition (*Fagus sylvatica* – FS 100%, *Picea abies* – PA 100%, PA 25:75 FS, PA 50:50 FS, PA 75:25 FS), stand characteristics (Stand volume, Stem volume, Basal area, Diameter, HDR, Height, Canopy, Density) and diversity (*D*, *H*, *E*, *A*, *TMD*, *TMh*, *K* and *B* indices). Diagram on the left (A) is focused on the species and environmental variables, while the right diagram (B) showing classified samples (border of tree species mixing variants); small grey symbols indicate 30 research plots and large black symbols indicate centroids of 5 variants of tree species mixtures.

4. Discussion

4.1. Stand production and structure

When comparing mixed and monospecific stands of beech and spruce in the Krkonoše Mts., a significant effect of mixing on the production potential was confirmed. The highest volume of all examined mixture variants was found in the variant PA 75:25 FS (656 m³ ha⁻¹) and subsequently in the variant PA 50:50 FS (512 m³ ha⁻¹), while the lowest volume was evident in the beech monoculture (365 m³ ha⁻¹). Overall, however, production in the studied mixed stands decreased with higher proportion of beech, similar to the findings from Slovakia (Šarma et al., 2019). When comparing mixed stands, a lower stand volume (449 m³ ha⁻¹) was also found in spruce-beech stands in the Krkonoše Mts. (Vacek et al., 2015a). Králíček et al. (2017) also reported a lower stand volume (239–536 m³ ha⁻¹) in mixed spruce-beech stands in similar habitats (905–990 m a.s.l.) in the Orlické hory Mts. In contrast, beech-spruce-fir stands in another area of the Orlické hory Mts. showed a similar production (538 m³ ha⁻¹; Vacek, 2017). A comparison study of non-mixed stands in the Krkonoše Mts. showed that both monospecific beech stands (altitude 940–1030 m a.s.l., volume 198 m³ ha⁻¹; Šimůnek et al., 2020) and spruce stands (altitude 710–1250 m a.s.l., volume 322 m³ ha⁻¹; Putalová et al., 2019) featured lower stand volumes compared to mixed stands. In more detail, the most suitable ratio was PA 65–75% and FA 25–35% according to the quadratic regression in our study, while the best variable predictor in the species ratio was the stand volume (compared to the number of trees or basal area).

As in our case, mixed stands showed on average 27.5% higher production capacity compared to monocultures, or more precisely, the stand volume higher by 8% than spruce monocultures and by 47% than beech monocultures according to the stand volume. An extensive meta-analysis involving 51 publications across several climatic zones (boreal, temperate, Mediterranean, subtropical) shows a mean overyielding at the species level of 14.5% and, as results from 29 works, an overyielding of 26.5% at the stand level (Pretzsch and Forrester, 2017). However, if we focus on the Central European region in more detail, a study from Germany reports that mixed stands produce 11–30% larger volume of strains than monocultures (Pretzsch, 2016). In our study, the mean stem volume was 9.7% higher in beech and 7.7% higher in spruce in mixed stands than in monocultures. Another extensive meta-analysis of 46 mixed spruce-fir-beech stands documents that mixed stands achieve 19% (spruce) and 24% (fir) higher production compared to neighboring monospecific stands (Pretzsch and Forrester, 2017). In our case, an increased stand volume of silver fir is caused by different silviculture strategies, and its low sunlight demands, compared to beech and spruce (Vacek et al., 2015b; Dobrowolska et al., 2017). Moreover, a study from beech-spruce-fir mountain forests in Europe showed that the highest increase in volume increment over last 30 years was observed for fir, while it significantly dropped for spruce, due to climate change (Hilms et al., 2019). A prevailing positive effect of admixtures of European beech and Norway spruce on production is confirmed by several other works (Pretzsch and Schütze, 2009; Pretzsch et al., 2010, 2012a, 2013b).

In addition to production, the nature of the mixture can also significantly affect the number of trees, stocking and stand density index (Amorosos and Turnblom, 2006; Pretzsch and Biber, 2016; Pretzsch and Zenner, 2017). This also corresponds with the results of our study, where the number of trees in mixed stands was 15.5% higher compared to monocultures (higher by 27.2% in the variant PS 75:25 FS). The productivity of mixed stands compared to monocultures is positively influenced by higher stand density, crown projection area, size asymmetry and size inequality (Pretzsch et al., 2014; del Río et al., 2017). Monospecific stands have a relatively less complex canopy structure (horizontal predominates over vertical), lower structure variability within the stands and lower resource efficiency (Forrester and Albrecht, 2014; Pretzsch, 2014). Trees in mixed stands may manifest a higher resource efficiency and therefore have a significantly higher growth rate

compared to trees in monospecific stands (Richards et al., 2010; Pretzsch et al., 2016; Sharma et al., 2016, 2017) due to different ecological demands (nutrients, moisture, climatic factors, lighting etc.) of individual tree species (Knoke et al., 2008; Vacek et al., 2019b; Mikulenska et al., 2020). At the same time, even a relatively small admixture can induce strong positive effects (Pretzsch, 2014). In our case, admixing some of the tree species up to 25% increased the stand volume by 26.7% (compared to monoculture). There are economic benefits also associated with a higher production of mixed forests (Agestam et al., 2006; Felton et al., 2010).

4.2. Diversity of tree layer

In terms of species diversity, the study confirmed that species richness (D 0.01), heterogeneity (H' 0.02) and evenness (E 0.03) were significantly lower in monocultures compared to all variants of mixed stands (D 0.18, H' 0.25 and E 0.82). Similar values of tree species diversity were found in a spruce-beech forest in the Jizerské hory Mts. (D 0.17, H' 0.20, E 0.66 – Vacek et al., 2019a). On the other hand, higher diversity was observed in species richness and heterogeneity, and lower in species evenness, respectively, in a spruce-beech forest in the Orlické hory Mts. (Vacek, 2017). This was caused by the admixture of other tree species such as silver fir, rowan, and sycamore maple. In our study, the greatest differences between mixing variants were found in species evenness and heterogeneity. The highest (significantly in the case of H' and E indices) species heterogeneity, evenness and richness, were found in the variant PA 50:50 FS and, conversely, the lowest values of indicators of species diversity were reached in the spruce monoculture. Many studies primarily use species richness to explain the diversity-productivity relationship (Morin et al., 2011; Gillman et al., 2015), but species evenness and heterogeneity should also be included to models in terms of species diversity and interspecific interactions (Nijss and Roy, 2000; Zhang et al., 2012). The global meta-analysis of 54 studies showed that the best predictor in the explanation of the productivity model was species evenness (34%), while species richness explained 13% of the variation (Zhang et al., 2012). However, our study showed that an even size distribution of spruce and beech (PA 50:50 FA, high evenness) reduces the productivity, as was confirmed in complex analyses of mountain mixed forests in 7 European countries (Torresan et al., 2020).

No significant mixing effect was found on the spatial distribution. However, the horizontal structure in monocultures was significantly aggregated, while mixed stands showed random spatial distribution. Random distribution of the tree layer was also found in mixed stands in the Orlické hory Mts. (Králíček et al., 2017; Vacek, 2017), in the Boubín old-growth forest (Šebková et al., 2011) and in Poland (Szwagrzyk and Czerwczak, 1993). A similar tendency to aggregation in beech and spruce monocultures at higher altitudes, as was in our case, also found in other areas of the Czech Republic (Vacek et al., 2014a; Král et al., 2015; Vacek et al., 2019c). The horizontal structure of the tree layer in natural and close-to-nature forests is random in most cases (von Oheimb et al., 2005; Hájek et al., 2020; Vacek et al., 2020a) but with increasing age and increasing habitat richness, the competition increases too, and the structure changes from aggregated to random and, finally, regular (Wijdeven, 2003; Rugani et al., 2013; Bulusek et al., 2016). In the initial growth stages (natural regeneration) or in extreme habitats (upper forest boundaries, rocks), aggregation of individuals occurs (Nagel et al., 2006; Vacek et al., 2015d).

In terms of structural differentiation, admixtures had no significant effect on diameter and height differentiation. Nevertheless, mixed stands (TMD 0.33, TMh 0.25) did show a higher differentiation in comparison to monocultures (TMD 0.25, TMh 0.20). Similarly, higher diameter differentiation was found in mixed stands in the Krkonoše Mts. (TMD 0.47 – Vacek, 2017) and in the Orlické hory Mts. (TMD 0.40 – Králíček et al., 2017) in comparison with monocultures in Krkonoše (TMD 0.33 – Vacek et al., 2015d; TMD 0.36 – Král et al., 2017) and in

Slovakia (TMD 0.36; Štefančík, 2015). Mixed stands also showed a higher vertical diversity (by 18.7–29.0%) compared to monospecific stands. Variants with a 25:75 admixture ratio reached the significantly highest values. Crown differentiation was 38.9% higher in mixed stands compared to monocultures. Rich vertical diversity and crown differentiation allows mixed stands to close canopy gaps (formed by dead trees or disturbances) faster than single-layered monospecific stands. This lessens the damage and increases the density, growth and production of mixed versus monospecific stands (Pretzsch and Forrester, 2017). In addition, much denser and diversified completion of the canopy space in mixed stands can increase light capture, stand density, productivity, but also growth resistance to defects (Pretzsch, 2014).

In assessing the effectiveness of mixing, an analysis of the overall diversity of stands, including species composition, vertical structure, spatial distribution and crown differentiation, is important (Jaelme and Dohrenbusch, 1997). The above results show that the total diversity was significantly higher by 47.4% in mixed stands compared to monocultures. This is in line with other results of work documenting a higher overall diversity and mixed beech-spruce stands (B 7.2 – Králíček et al., 2017; B 8.5 – Vacek, 2017) compared to spruce monocultures (B 6.2 – Králíček et al., 2017) and beech monocultures (B 6.4 – Vacek et al., 2015d).

4.3. Radial growth in relation to climate and pollution

The mean width of annual rings for beech was in the range of 0.5–2.0 mm (mean 0.97 mm) on the studied PRPs. It was the largest in the stands with a beech share of 25% (1.08 mm) and smallest in the stands with 100% share (0.83 mm). Over the last 50 years, in stands with dominating beech, the radial growth has increased significantly (by 18.1%) compared to the FS 50% and FS 25% variants where there has been a decrease of 4.4%. However, the last 50 years in the Krkonoše Mts. has manifested a higher increase in radial growth in beech (7.9%) compared to spruce (2.5%). Similarly, in other studies, a demonstrable increase in growth has been observed at higher altitudes in recent years, both in spruce (Ponocná et al., 2016) and especially in beech (Dulamsuren et al., 2017), where it reaches the upper limit of its distribution (Vacek and Hejman, 2012; Bulušek et al., 2016). Tree species respond to climate change and rising temperatures by reduced growth in the lowlands but increased at higher altitudes (Dulamsuren et al., 2017; Kolář et al., 2017), where low summer temperatures are a characteristic limiting factor for growth and production of mountain forests worldwide (Grace et al., 2002; Cukor et al., 2020). The opposite situation occurs in lower areas, where tree species are limited by climate-change induced redistribution of precipitation and long-term episodes of drought (Lindner et al., 2010; Hlásny et al., 2014).

A mean width of annual rings in Norway spruce on the studied PRPs ranged from 0.2 to 3.1 mm (mean 1.44 mm). It was the largest in 75% spruce stands (1.60 mm) and smallest in 100% spruce stands (1.33 mm). In the PA 100% variant, the radial growth decreased by 7.3% over the last 50 years compared to the preceding 50 years; in the other mixing variants there was an increase (PA 75% by 1.5%, PA 50% by 7.1%, PA 25% by 8.6%). A higher radial growth of spruce compared to beech in spruce-beech stands in southern Sweden is reported by Bolte et al. (2010). The situation is similar in the Orlické hory Mts. in the Czech Republic, where the originally dominant diameter increment of spruce has been decreasing over the last 50 years, while in beech it is constant or slightly increasing (Králíček et al., 2017).

Dendrochronological results also show that the relatively high first-order autocorrelation indicated that radial growth was strongly influenced by conditions in the preceding year, while it was higher in terms of spruce compared to beech. In both cases, the highest value of autocorrelation was observed in monocultures compared to mixed forests. Generally, conifers have a higher autocorrelation due to the cyclical formation of, e.g., needles, or a higher autocorrelation may occur due to fruit ripening (Speer, 2010). A study from the Austrian Alps also showed

high autocorrelation in radial growth throughout the timberline ecotone due to a strong effect of climatic factors in the preceding year (Oberhuber et al., 2008). Similarly, our studied forest stands are located in the high-altitude area (980–1065 m a. s. l.), whereas timberline in the Krkonoše Mts. is located at 1260 m a.s.l. (Vacek and Hejman, 2012). Moreover, spruce showed a greater variability in radial growth compared to beech. The PA 75:25 FS mixture variant seems to be the most suitable, where – in terms of an extreme decrease in radial growth – negative pointer years were the least frequent. During the 1980s, growth minima in both studied tree species were caused by synergism of air pollution (especially high concentrations of SO₂), climate (late frosts, winter drying) and biotic pests (woolly beech scale, beech gall midge, spruce bark beetle and larch tortrix), which is confirmed in many publications (Jurásek and Vacek, 1987; Krejčí et al., 2013; Vacek et al., 2015c, 2020b). In terms of air pollution, the concentrations of SO₂ and NO_x have had a significantly negative effect on the radial growth of spruce in all variants, though with its decreasing presence in the stand, the resistance increases. By contrast, beech was highly resistant to air pollution (a negative effect of SO₂ was confirmed only in the monospecific variant). Similarly, in the Jizerské hory Mts., the effect of air pollution on beech growth was not confirmed, in contrast to the significantly negative effect on spruce growth. In addition, spruce was more resistant to air pollution and climatic stress in mixed stands (Vacek et al., 2019a). In accordance with our study, Bolte et al. (2010), Vacek et al. (2015c), Králíček et al. (2017) and Vacek et al. (2020d) reported a negative effect of drought on the radial growth of spruce. Overall, our study confirmed that, in terms of radial growth, spruce was a more sensitive tree genus to climatic conditions than beech. The review of Leuschner (2020) also confirmed less drought sensitivity of beech compared to spruce and sycamore. However, beech can be highly sensitive to climatic extremes in the initial stage of growth (Gallo et al., 2017). In both tree species, monocultures were more influenced by the climatic factors. Ding et al. (2017) also stated that spruce benefits from the admixture of beech in terms of resistance to climatic extremes. Spruce growth in inter-specific beech environments is 20–50% less affected by drought episodes compared to intra-specific constellation (Pretzsch et al., 2020).

The effect of mixing on growth stability was also confirmed by spectral analyses; the largest fluctuations in increment occur in monocultures. Overall, larger fluctuations (6 times higher periodogram values) were found in the radial growth of spruce compared to beech. In addition, a period of 9 to 11 years is repeated for all spruce and beech variants. This can be explained by the influence of solar activity, which has recently been confirmed for beech in the Krkonoše Mts. (Šimůnek et al., 2020, 2019). The influence of solar activity on forest stands occurs across Europe; tree-ring analyses show 11-year periods, for example in western Russia on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.; Shumilov et al., 2011) or in Portugal on cork oak (*Quercus suber* L.; Surový et al., 2010). Our results also documented 50 to 75-year cycles, which can be attributed to the length of the stage of the natural development cycle of forest tree species. Forest tree species such as European beech and Norway spruce go through natural developmental cycles. In European beech, its natural cycle – its lifespan of a tree species in the Krkonoše Mts. – is 200–250 years, and it is 300–350 years in spruce, with three stages occurring during this cycle – growth, the optimum and decay (Vacek et al., 2010).

Presently, warming, drought and the rise of extreme weather events have an increasingly negative impact on forests in Europe (Lindner et al., 2010; Milad et al., 2011; Reyher et al., 2017; Seidl et al., 2017). For this reason, it is necessary to develop appropriate forest management adaptation strategies to mitigate the impacts of global climate change on forest ecosystems (Lindner et al., 2014; Paul et al., 2019; Vacek et al., 2020c). In the future, an ecological point of view will probably lead us to expect a greater preference for mixed stands over monocultures and beech at the expense of spruce, which have proved to be more sensitive to the existing level of global climate change in recent years and will probably worsen when the climate change intensifies. In addition, a

suitable combination of the stand mixture will not only improve the stability and resistance of the stand to adverse factors, but will also increase its production potential. These findings are consistent with, for example, the work of Lüpke (2004), Bréda et al. (2006), Pichler and Oberhuber (2007), Pretzsch and Dieler (2011), van der Maaten-Theunissen and Bouriaud (2012), Pretzsch and Forrester (2017), Novák et al. (2017), Pretzsch et al. (2020), Vacek et al. (2020c). Also, in addition to the mixing of the two aforementioned tree species, we must not forget about the positive effect of admixing of other allochthonous tree species on the forest environment and stand stability, such as silver fir and sycamore maple in mountain areas (Podrázský et al., 2018; Vacek et al., 2018; Mikulénka et al., 2020). On the other hand, we must take into account the greater complexity of silviculture in richly structured mixed stands (in terms of knowledge and experience of forest managers), and also their higher attractiveness in terms of game damage compared to monocultures (Ammer, 1996; Vacek et al., 2014b; Prokúpková et al., 2020; Vacek et al., 2020c).

The results presented in Discussion should be viewed as particular results obtained in a specific area, and are not meant to describe forest ecosystem dynamics worldwide. Nevertheless, they correspond with many other studies cited in this section. In general, mixed stands can achieve higher production potential, diversity and resistance to air pollution, climate extremes and climate change in water-sufficient highland and mountain areas in the boreal zone. In particular sites, e.g. with drought stress, the species-specific mixing effects can be negative (Grossiord et al., 2014). For example, Pretzsch et al. (2010) documented that on fertile sites, admixture of beech can have negative effects on spruce stands as well as an admixture of spruce on beech in poor sites. Negative mixing effects can also occur due to an unsuitable number of tree species, or functionally similar tree species in the composition (Ammer, 2019). A positive effect of species mixing can also be significantly reduced by inappropriate silviculture strategies, such as stand density reduction to the level of the monocultures (admixture of other species can reduce competition), and thinning from below of shade-tolerant tree species (Gordonmier et al., 2018; Pretzsch et al., 2012b; Pretzsch and Schütze, 2016). The limitations of our case study call for future long-term studies to reveal the effect of mixing on forest ecosystems in global scale in relation to climate change. Future research should also address interactions of a larger number of tree species (very often, only two tree species are compared with monospecific stands) and the consequence of spatial patterns on the mixing effect. Moreover, the nested structure of the data used (regions, experiments, plots, trees) should be considered when evaluating the results (Lin et al., 2020; Moreno-Fernández et al., 2020).

5. Conclusion

Species mixing can significantly increase the density of the stand, the growth rate, and thus the overall production of the stand. In the studied area of the Krkonoše Mts., mixed forests showed a higher timber production by 8% than spruce monocultures, and by 47% than beech monocultures. Research has shown the benefits of production-efficient spruce when mixed with beech, both in terms of production potential and the resistance and stability of the stand. Even a low admixture of another tree species can induce a strong positive mixing effect. The spruce 75:25 beech seems to be the most suitable proportion. In addition to the highest production, both tree species had the lowest fluctuations in radial growth in this ratio. In terms of climate change over the last few decades, there has been an increase in radial growth in both tree species, especially in beech. In this tree species, the highest increase was recorded in stands with its dominant share, while it was the reverse in spruce. Analyses also confirmed that beech responds less intensively to fluctuations in radial growth than spruce. Air pollution has significantly negative effects on the radial growth of spruce, while with its decreasing share in the stand, the resistance increases (such as in beech). Similarly, climatic factors have a more significant effect on the growth of

monospecific stands, especially beech. Mixed stands also achieve significantly higher structural differentiation and overall diversity compared to monospecific stands.

The appropriate stand combination of beech and spruce increases their growth potential, improves the ecosystem functions of the forest, increases biodiversity, and reduces the risk of productivity caused by stress and damage, which is currently worsened by climate change. This is also linked to the economic benefits of mixed forests in terms of higher yields and reduced uncertainties. All of these parameters, including stand stability and soil improvement, can be amplified by silviculture of other admixed allochthonous tree species, for example silver fir. From these perspectives, it is important to take into account the resilience and adaptability of spruce to climatic extremes when growing it in mixtures, and design and implement effective growing measures to create productive and ecologically stable mixed forests in the face of advancing global climate change. In conclusion, a support of shade-tolerant species in lower-height (subdominant) classes is recommended in improving productivity of mixed forests, as well as a higher maximum stand density/lower thinning intensity – in comparison to monospecific stands – to reduce competition among tree species.

CRediT authorship contribution statement

Zdeněk Vacek: Conceptualization, Methodology, Formal analysis, Investigation, Data curation, Writing - original draft, Writing - review & editing, Visualization, Supervision, Project administration. **Anna Prokúpková:** Investigation, Formal analysis, Writing - original draft, Writing - review & editing, Project administration, Funding acquisition. **Stanislav Vacek:** Methodology, Investigation, Writing - original draft, Writing - review & editing. **Daniel Bulšek:** Investigation, Writing - original draft, Writing - review & editing. **Václav Šimůnek:** Formal analysis, Investigation, Visualization, Writing - original draft, Writing - review & editing. **Vojtěch Hájek:** Formal analysis, Investigation, Visualization. **Ivo Králíček:** Investigation, Writing - original draft.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgement

This study was supported by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences (No. IGA A_19_02) and Ministry of Agriculture of the Czech Republic (No. QK1910292). Acknowledgement also belongs to Czech Hydrometeorological Institute for providing the climatic data set. We would like to thank Jitka Šisáková (the expert in the field) and Richard Lee Manore (the native speaker) for checking English. We also thank to two anonymous reviewers for their constructive comments and insightful suggestions.

References

- Agestam, E., Karlsson, M., Nilsson, U., 2006. Mixed forests as a part of sustainable forestry in southern Sweden. *J. Sustain. For.* 21, 101–117.
- Albert, M., Hansen, J., Nagel, J., Schmidt, M., Spillmann, H., 2015. Assessing risks and uncertainties in forest dynamics under different management scenarios and climate change. *For. Ecosyst.* 2, 7063.
- Albrecht, A., Hanewinkel, M., Bauhus, J., Kohrle, U., 2012. How does silviculture affect storm damage in forests of south-western Germany? Results from empirical modelling based on long-term observations. *Eur. J. For. Res.* 131, 229–247.
- Allen, C.D., Breshears, D.D., McDowell, N.G., 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6, 129.
- Allen, C.D., MacIsaac, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., (Ted) Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci,

- A., Cobb, H., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.* 259, 660–684.
- Ammer, C., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *For. Ecol. Manag.* 88, 43–53.
- Ammer, C., Biekel, E., Kölling, C., 2008. Converting Norway spruce stands with beech – A review on arguments and techniques. *Austrian J. For. Sci.* 125, 3–26.
- Ammer, C., 2019. Diversity and forest productivity in a changing climate. *New Phytol.* 221, 50–66.
- Amoroso, 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.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 1–48.
- Bauhus, J., Forrester, D.I., Gardiner, B., Jactel, H., Vallejo, R., Pretzsch, H., 2017. Ecological stability of mixed-species forests. In: Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), *Mixed-Species Forests*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 337–382.
- Bielak, K., Dudzinska, M., Pretzsch, H., 2014. Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term experiments. *For. Syst.* 23, 573–589.
- Biondi, F., Waikul, K., 2004. Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologies. *Computers and Geosciences* 30, 303–311.
- Bohn, U., Katenina, G.D., 1996. General Map of Natural Vegetation of Europe (scale: 1:10,000,000). Federal Agency for Natural Conservation, Bonn.
- Botte, A., Ammer, C., Lof, M., Madsen, P., Nabuurs, G.J., Schall, P., Spathelf, P., Rock, J., 2009. Adaptive forest management in Central Europe: climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scand. J. For. Res.* 24, 473–482.
- Botte, A., Hilbrig, L., Grundmann, B., Kamp, F., Brunet, J., Roloff, A., 2010. Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *Eur. J. For. Res.* 129, 261–276.
- Bošela, M., Sedmák, R., Sedmáková, D., Marušák, R., Kulla, L., 2014. Temporal shifts of climate-growth relationships of Norway spruce as an indicator of health decline in the Beskids, Slovakia. *For. Ecol. Manag.* 325, 108–117.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63 (6), 625–644.
- Brus, D., Hengeveld, G., Walvoort, D., Goedhart, P., Heidema, A., Nabuurs, G., Gunia, K., 2012. Statistical mapping of tree species over Europe. *Eur. J. Forest Res.* 131, 145–157.
- Bulásek, D., Vacek, Z., Vacek, S., Král, J., Bílek, L., Králíček, I., 2016. Spatial pattern of red beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *J. For. Sci.* 62, 293–305.
- Bunn, A.G., 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26, 115–124.
- Clark, P.J., Evans, F.C., 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35, 445–453.
- Coll, L., Amezcgui, A., Coll, C., Lof, M., Mason, B., Pach, M., Verheyen, K., Abrudan, I., Barbati, A., Barreiro, S., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Ferrati, B., Govedat, Z., Kulhavy, J., Iazdina, D., Metslaid, M., Mohren, F., Pereira, M., Peric, S., Raszovits, E., Short, L., Spathelf, P., Sterba, H., Stojanovic, D., Valsta, L., Zlatanov, T., Ponette, Q., 2018. Knowledge gaps about mixed forests: what do European forest managers want to know and what answers can science provide? *For. Ecol. Manag.* 407, 106–115.
- Cook, E.R., Holmes, R.L., 1984. Program ARSTAN users manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, pp. 15.
- Cordonnier, T., Bourdier, T., Kunstler, G., Piedallu, C., Courbaud, B., 2018. Covariation between tree size and shade tolerance modulates mixed-forest productivity. *Ann. For. Sci.* 75, 101.
- Cremer, M., Pritzel, J., 2017. Soil acidity and exchangeable base cation stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Plant Soil* 415, 393–405.
- Crookston, N.L., Stage, A.R., 1999. Percent canopy cover and stand structure statistics from the Forest Vegetation Simulator. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-24. Ogden, UT. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, pp. 11.
- Cukor, J., Zeidler, A., Vacek, Z., Vacek, S., Šimánek, V., Gallo, J., 2020. Comparison of growth and wood quality of Norway spruce and European larch: effect of previous land use. *Eur. J. For. Res.* 139, 459–472.
- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, L., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., et al., 2016. Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *Eur. J. For. Res.* 135, 23–49.
- del Río, M., Pretzsch, H., Ruiz-De-Palao, R., Ampoorter, E., Annighöfer, P., Barbeito, I., et al., 2017. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*–*Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *J. Ecol.* 105, 1032–1043.
- Desplaque, C., Rolland, C., Schweingruber, F.H., 1999. Influence of species and abiotic factors on extreme tree ring modulation. *Trees* 13, 218–227.
- Diaci, J., Rozman, A., Rozman, A., 2020. Regeneration gap and microsite niche partitioning in a high alpine forest: Are Norway spruce seedlings more drought-tolerant than beech seedlings? *For. Ecol. Manag.* 455, 117688.
- Didion, M., Kupferschmid, A.D., Wolf, A., Bugmann, H., 2011. Ungulate herbivory modifies the effects of climate change on mountain forests. *Clim. Chang.* 109, 647–669.
- Ding, H., Pretzsch, H., Schütze, G., Rötzer, T., 2017. Size-dependence of tree growth response to drought for Norway spruce and European beech individuals in monospecific and mixed-species stands. *Plant Biol.* 19, 709–719.
- Dobrowolska, D., Bončina, A., Klumpp, R., 2017. Ecology and silviculture of silver fir (*Abies alba* Mill.): a review. *J. For. Res.* 22, 326–335.
- Dormann, C.F., Schneider, H., Gorges, J., 2019. Neither global nor consistent: a technical comment on the tree diversity-productivity analysis of Liang et al. (2016). *BioRxiv* 578, 34 (online).
- Dulamsuren, C., Hauck, M., Kopp, G., Ruff, M., Leuschner, C., 2017. European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). *Trees* 31, 673–686.
- Euforgen, 2009. Distribution map of European beech (*Fagus sylvatica*) and Norway spruce (*Picea abies*). Available at: <http://www.euforgen.org>.
- Fabrika, M., Durský, J., 2005. Algorithms and software solution of thinning models for SIBYLA growth simulator. *J. For. Sci.* 51, 431–445.
- Fabrika, M., Valent, P., Scheer, L., 2018. Thinning trainer based on forest growth model, virtual reality and computer-aided virtual environment. *Environ. Modell. Softw.* 100, 11–23.
- Felton, A., Lindbladh, M., Brunet, J., Fritz, Ö., 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: an assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *For. Ecol. Manag.* 260, 939–947.
- Felton, A., Nilsson, U., Sonesson, J., Felton, A.M., Roberge, J.M., Ranius, T., Drössler, L., et al., 2016. Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. *Ambio* 45, 124–139.
- Forrester, D.I., Albrecht, A.T., 2014. Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *For. Ecol. Manag.* 328, 94–102.
- Forrester, D.I., Pretzsch, H., 2015. Tann Review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures. *For. Ecol. Manag.* 356, 41–53.
- Forrester, D.I., Bonal, D., Dawud, S., Gessler, A., Granier, A., Pollastri, M., Grossiord, C., 2016. Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. *J. Appl. Ecol.* 53, 1725–1734.
- Friedrich, S., Paul, C., Brandl, S., Bibet, P., Messeret, K., Knoke, T., 2019. Economic impact of growth effects in mixed stands of Norway spruce and European beech – A simulation based study. *For. Policy Econ.* 104, 65–80.
- Fritts, H.C., 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London.
- Füldner, K., 1995. Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv* 66, 235–606.
- Fürst, C., Vacek, H., Lorz, C., Magesch, F., Podrážský, V., Jančík, V., 2007. Meeting the challenges of process-oriented forest management. *For. Ecol. Manag.* 248, 1–5.
- Gallo, J., Baláš, M., Linda, R., Kuneš, I., 2017. Growth performance and resistance to near-ground late frosts of *Fagus sylvatica* L. plantation treated by a brassinosteroid compound. *J. For. Sci.* 63, 117–125.
- Gallo, J., Baláš, M., Linda, R., Kuneš, I., 2020. The effects of planting stock size and weeding on survival and growth of small leaved lime under drought-heat stress in the Czech Republic. *Austrian J. For. Sci.* 137, 43–66.
- Garnfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., et al., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications* 4, 1340.
- Gillman, L.N., Wright, S.D., Cusens, J., McBride, P.D., Malhi, Y., Whittaker, R.J., 2015. Latitude, productivity and species richness. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 107–117.
- Grace, J., Berninger, F., Nagy, L., 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Ann. Bot.* 90, 537–544.
- Griess, V.C., Knoke, T., 2011. Growth performance, windthrow, and insects: meta-analyses of parameters influencing performance of mixed-species stands in boreal and northern temperate biomes. *Can. J. For. Res.* 41, 1141–1159.
- Griess, V.C., Acevedo, R., Härdt, F., Standpendahl, K., Knoke, T., 2012. Does mixing tree species enhance stand resistance against natural hazards? A case study for spruce. *For. Ecol. Manag.* 267, 284–296.
- Griess, V.C., Knoke, T., 2013. Bioeconomic modeling of mixed Norway spruce-European beech stands: economic consequences of considering ecological effects. *Eur. J. For. Res.* 132, 511–522.
- Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruehlheide, H., Cheeko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finér, L., Pollastri, M., Scherer-Lorenzen, M., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 14812–14815.
- Grissino-Mayer, H.D., Holmes, R.L., Fritts, H.C. 1992. International tree-ring data bank program library: users manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, USA.
- Grossman, J.J., Cavender-Bares, J., Hobbie, S.E., Reich, P.B., Montgomery, R.A., 2017. Species richness and traits predict overyielding in stem growth in an early-successional tree diversity experiment. *Ecology* 98, 2601–2614.
- Gutsch, M., Lasch-Born, P., Suckow, F., Reyer, C.P.O., 2016. Evaluating the productivity of four main tree species in Germany under climate change with static reduced models. *Ann. For. Sci.* 73, 401–410.
- Hájek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Pransová, R., Linda, R., Bulásek, D., Králíček, I., 2020. Changes in diversity of protected spruce and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years. *Cent. Eur. J. For. Sci.* 66 first online.
- Hájek, et al., 1987. Rastové tabulky hlavních dřevin ČSSR. Příroda Bratislava 361.
- Hilms, T., Avgadić, A., Bartkowiak, L., Bielak, K., Binder, F., Bončina, A., Dobor, L., Forrester, D.I., Hobi, M., Ibrahimspahic, A., Jaworski, A., Klopke, M., Matović, B., Nagel, T., Petráš, R., Rio, M.D., Stajić, B., Uhl, E., Zlatanov, T., Tognetti, R., Pretzsch, H., 2019. The productivity of mixed mountain forests consisting of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Abies alba* across Europe. *Forestry* 92, 512–522.

- Hlásky, T., Mátyás, C., Seidl, R., Kulla, L., Merganičová, K., Trombik, J., Dobor, L., Barea, Z., Konópka, B., 2014. Climate change increases the drought risk in Central European forests: What are the options for adaptation? *Cent. Eur. For. J.* 60, 5–18.
- Jactel, H., Nicol, B.C., Branco, M., Gonzalez-Olabarria, J.R., Grodzki, W., Långström, B., Moreira, F., Netherer, S., et al., 2009. The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Ann. For. Sci.* 66, 1–18.
- Jactel, H., Gritti, E.S., Drossler, L., Forrester, D.I., Mason, W.L., Morin, X., Pretzsch, H., Castagnier, B., 2018. Positive biodiversity-productivity relationships in forests: climate matters. *Biol. Lett.* 14.
- Jaehne, S.C., Dohrenbusch, A., 1997. Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandsdiversität. *Forstwiss. Centralbl.* 116, 333–345.
- Jurásek, A., Vacek, S., 1987. Contribution to the problems of the frost cracks of the beech. *Opera Corcontica.* 24, 133–144.
- Klopič, M., Mina, M., Bugmann, H., Bončina, A., 2017. The prospects of silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in mixed mountain forests under various management strategies, climate change and high browsing pressure. *Eur. J. For. Res.* 136, 1071–1090.
- Knibbe, B., 2007. PASTA: personal analysis system for tree-ring research, Version 4.2. *SCIEM, Vienna, Austria.* 161.
- Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B., Mosandl, R., 2008. Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *Eur. J. For. Res.* 127, 89–101.
- Kolář, T., Čermák, P., Trnka, M., Zid, T., Rybníček, M., 2017. Temporal changes in the climate sensitivity of Norway spruce and European beech along an elevation gradient in Central Europe. *Agric. For. Meteorol.* 239, 24–33.
- Kölling, C., Zimmermann, L., 2007. Die Anfälligkeit der Wälder Deutschlands gegenüber dem Klimawandel. *Gefahrst. Reinhalt.* 67, 259–268.
- Koprowski, M., 2013. Spatial distribution of introduced Norway spruce growth in lowland Poland: The influence of changing climate and extreme weatherevents. *Quatern. Int.* 283, 139–146.
- Kraft, G., 1884. Beiträge zur Lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben. *Blindworth, Hannover, Germany.*
- Král, J., Vacek, S., Vacek, Z., Putalová, T., Bulušek, D., Štefančík, L., 2015. Structure, development and health status of spruce forests affected by air pollution in the western Krkonoše Mts. in 1979–2014. *Cent. Eur. For. J.* 61, 175–187.
- Král, J., Vacek, Z., Vacek, S., Remes, J., Bulušek, D., Král, J., Štefančík, L., Putalová, T., 2017. Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. *Dendrobiology.* 77, 119–137.
- Krejčí, F., Vacek, S., Bílek, L., Mikeška, M., Hejmanová, P., Vacek, Z., 2013. The effects of climatic conditions and forest site types on disintegration rates in *Picea abies* occurring at the Modrava Peat Bogs in the Šumava National Park. *Dendrobiology.* 70, 35–44.
- Leuschner, C., 2020. Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) – A review. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 4747, 125576.
- Lévesque, M., Rigling, A., Bugmann, H., Weber, P., Brang, P., 2014. Growth response of five co-occurring conifers to drought across a wide climatic gradient in Central Europe. *Agric. For. Meteorol.* 197, 1–12.
- Lévesque, M., Walther, L., Weber, P., 2016. Soil nutrients influence growth response of temperate tree species to drought. *J. Ecol.* 104, 377–387.
- Lin, H.T., Lam, T.Y., von Gadow, K., Kershaw Jr, J.A., 2020. Effects of nested plot designs on assessing stand attributes, species diversity, and spatial forest structures. *For. Ecol. Manag.* 457, 117658.
- Lindenmayer, B.D., Franklin, J.F., 2002. Conserving forest biodiversity: A comprehensive multiscaled approach. *Island Press, Washington.*
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., García-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M.J., Marchetti, M., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.* 259, 698–709.
- l'count(//sb:host[1]/child:*/sb:date)> Lindner, M., Fitzgerald, J.B., Zimmermann, N.E., Rey, C., Delzon, S., van der Maaten, E., et al., . Climate change and European forests: what do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *J. Environ. Manage.* 146, 69–83.
- Lüpke, B.v., 2004. Risikominimierung durch Mischwälder und naturnaher Waldbau: ein Spannungsfeld. *Forstarchiv* 75, 43–50.
- Margalef, R., 1958. Information theory in ecology. *General Systematics.* 3, 36–71.
- Matějka, K., Vacek, S., Podrázský, V., 2010. Development of forest soils in the Krkonoše Mts. in the period 1980–2009. *J. For. Sci.* 56, 485–504.
- Mikulénka, P., Prokšpíková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Šimon, J., Šimůnek, V., Hájek, V., 2020. Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* Mill. vs. *Picea abies* (L.) Karst. *Cent. Eur. For. J.* 66, 23–36.
- Milad, M., Schaich, H., Bürgi, M., Konold, W., 2011. Climate change and nature conservation in Central European forests: a review of consequences, concepts and challenges. *For. Ecol. Manag.* 261, 829–843.
- Mok, H.F., Arndt, S.K., Nitschke, C.R., 2011. Modelling the potential impact of climate variability and change on species regeneration potential in the temperate forests of South-Eastern Australia. *Glob. Chang. Biol.* 18, 1053–1072.
- Mölder, J., Leuschner, C., 2014. European beech grows better and is less drought sensitive in mixed than in pure stands: Tree neighbourhood effects on radial increment. *Trees Struct. Funct.* 28, 777–792.
- Moreno-Fernández, D., Cañellas, I., Alberdi, I., Montes, F., 2020. Improved stand structure characterization from nested plot designs in the Spanish National Forest Inventory. *Forestry.* cpaa031.
- 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.
- Nagel, T.A., Svoboda, M., Diaci, J., 2006. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *For. Ecol. Manag.* 226, 268–278.
- Neuner, S., Beinhöfer, B., Knoke, T., 2013. The optimal tree species composition for a private forest enterprise-applying the theory of portfolio selection. *Scand. J. For. Res.* 28, 38–48.
- Nijls, L., Roy, J., 2000. How important are species richness, species evenness and interspecific differences to productivity? A mathematical model. *Oikos.* 88, 57–66.
- Novák, J., Dušan, D., Šlodičák, M., Kacálek, D., 2017. Importance of the first thinning in young mixed Norway spruce and European beech stands. *J. For. Sci.* 63 (6), 254–262.
- Oberhuber, W., Kofler, W., Pfeifer, K., Seeber, A., Gruber, A., Wieser, G., 2008. Long-term changes in tree-ring-climate relationships at Mt. Patscherkofel (Tyrol, Austria) since the mid-1980s. *Trees* 22, 31–40.
- Oliver, C.D., Larson, B.C., 1996. Forest stand dynamics. *Wiley, New York.*
- Ott, E., Fehner, M., Frey, H.U., Lüscher, P., 1997. *Gebirgsnadelwälder: praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung.* Verlag Paul Haupt, Bern, Stuttgart, Wien.
- Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: From temperate to boreal forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 170–180.
- Paul, C., Brand, S., Friedrich, S., Falk, W., Härdt, F., Knoke, T., 2019. Climate change and mixed forests: how do altered survival probabilities impact economically desirable species proportions of Norway spruce and European beech? *Ann. For. Sci.* 76, 1–15.
- Pardos, M., del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo, F., et al., 2020. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. *For. Ecol. Manag.* 481, 118687.
- Petráš, R., Pajtk, J., 1991. Sústava česko-slovenských objemových tabulek dřevin. *Lesnický časopis.* 37, 49–56.
- Pielcher, P., Oberhuber, W., 2007. Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. *For. Ecol. Manag.* 242 (2–3), 688–699.
- Pielou, E.C., 1975. Ecological diversity. *Wiley, USA, New York,* p. 165.
- Podrázský, V., Vacek, Z., Kupka, I., Vacek, S., Třeščík, M., Cukor, J., 2018. Effects of silver fir (*Abies alba* Mill.) on the humus forms in Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) stands. *J. For. Sci.* 64, 245–250.
- Ponočná, T., Špyt, B., Kaczka, R., Büntgen, U., Trenč, V., 2016. Growth trends and climate responses of Norway spruce along elevational gradients in East-Central Europe. *Trees Struct. Funct.* 30, 1633–1646.
- Pretzsch, H., 2006. Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. *Allg. Forst Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge.* 61, 1158–1159.
- 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. *Eur. J. For. Res.* 128, 183–204.
- Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P.H., Kohlme, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zingge, A., 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Ann. For. Sci.* 67, 712.
- Pretzsch, H., Dieler, J., 2011. The dependency of the size-growth relationship of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] in forest stands on long-term site conditions, drought events, and ozone stress. *Trees.* 25, 355–369.
- Pretzsch, H., Dieler, J., Seifert, T., Rötzer, T., 2012a. Climate effects on productivity and resource-use efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] in stands with different spatial mixing patterns. *Trees.* 26, 1343–1360.
- Pretzsch, H., Matthew, C., Dieler, J., 2012b. Allometry of tree crown structure. In: Matyssek, R. (Ed.), *Growth and defense in plants, ecological studies* 220, chapter 13. Springer, Berlin, pp. 287–310.
- Pretzsch, H., Bidak, K., Bruchwald, A., Dieler, J., Dudzinska, M., Ehrhart, H.P., Jensen, A.M., Johannes, V.K., Kohlme, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zasada, M., Zingge, A., 2013a. Mischung und Produktivität von Waldbeständen. Ergebnisse langfristiger ertragskundlicher Versuche. *Allg. F. J.* 184, 177–196.
- Pretzsch, H., Schütze, G., 2016. Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *Eur. J. For. Res.* 135, 1–22.
- Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013b. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant. Biol.* 15, 483–495.
- Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *For. Ecol. Manag.* 327, 251–264.
- Pretzsch, H., Rötzer, T., Matyssek, R., Grams, T.E.E., Häberle, K.H., Pritsch, K., Kerner, R., Munch, J.C., 2014. Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] stands under drought: From reaction pattern to mechanism. *Trees Struct. Funct.* 28, 1305–1321.
- Pretzsch, H., 2016. Ertragsfaktoren-Korrekturfaktoren für Umwelt- und Mischungeffekte. *AFZ Der Wald.* 14, 47–50.
- Pretzsch, H., Biber, P., 2016. Tree species mixing can increase maximum stand density. *Can. J. For. Res.* 46, 1179–1193.
- Pretzsch, H., del Río, M., Schütze, G., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Cal, L., et al., 2016. Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *For. Ecol. Manag.* 373, 149–166.
- Pretzsch, H., Forrester, D.I., 2017. Stand dynamics of mixed-species stands compared with monocultures. In: *Mixed Species Forests.* Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 117–209.

- Pretzsch, H., Zenner, E.K., 2017. Toward managing mixed-species stands: from parametrization to prescription. *For. Ecosyst.* 4, 19.
- Pretzsch, H., Grams, T., Häberle, K.H., Pritsch, K., Bauder, T., Rötzer, T., 2020. Growth and mortality of Norway spruce and European beech in monospecific and mixed-species stands under natural episodic and experimentally extended drought. Results of the KROOF throughfall exclusion experiment. *Trees* 34, 957–970.
- Prokůpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Blažejová, J., Schwarz, O., Bulásek, D., 2020. Dynamics of natural regeneration of mountain forests after wind disturbance: model study for the Krkonoše Mts. (Czech Republic). *Zprávy lesnického výzkumu* 65, 72–81.
- Puškala, T., 2018. Effect of species composition on ecosystem services in European boreal forest. *J. For. Res.* 29, 261–272.
- Putalová, T., Vacek, Z., Vacek, S., Štefančík, I., Bulásek, 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. *Cent. Eur. For. J.* 65, 21–33.
- R Core Team, 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand density index for even-aged forests. *J. Agric. Res.* 46, 627–638.
- Remes, J., Bílek, L., Novák, J., Vacek, Z., Vacek, S., Putalová, T., Koubek, I., 2015. Diameter increment of beech in relation to social position of trees, climate characteristics and thinning intensity. *J. For. Sci.* 61, 456–464.
- Reyer, C.P., Bathgate, S., Blennow, K., Borges, J.G., Bugmann, H., Delzon, S., et al., 2017. Are forest disturbances amplifying or canceling out climate change-induced productivity changes in European forests? *Environ. Res. Lett.* 12, 034027.
- Richards, A.E., Forrester, D.I., Bauhus, J., Scherer-Lorenzen, M., 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiol.* 30, 1192–1208.
- Rigling, A., Bigler, C., Eilmann, B., Feldmeyer-Christe, E., Gimmi, U., Ginzler, C., Graf, U., Mayer, P., Vacchiano, G., Weber, P., Wohlgemuth, T., Zweifel, R., Dobbertin, M., 2013. Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Glob. Chang. Biol.* 19, 229–240.
- Rozas, V., Camarero, J.J., Sargileza-Barreda, G., Souto, M., García-González, I., 2015. Summer drought and ENSO-related distinctly drive *Fagus sylvatica* growth near the species range edge in northern Spain. *Agr. For. Meteorol.* 201, 153–164.
- Rugani, T., Diaei, J., Hladnik, D., 2013. Gap dynamics and structure of two old-growth beech forest remnants in Slovenia. *PLoS one* 8, e52641.
- Rybáček, M., Čermák, P., Žid, T., Kolář, T., 2010. Radial Growth and Health Condition of Norway Spruce (*Picea Abies* (L.) Karst.) Stands in Relation to Climate (Silesian Beskids, Czech Republic). *Geochronometria* 36, 9–16.
- Seidl, R., Schelhaas, M.J., Lexer, M.J., 2011. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Glob. Change Biol.* 17, 2842–2852.
- Seidl, R., Schelhaas, M.J., Rammer, W., Verkerke, P.J., 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nat. Clim. Change* 4, 806–810.
- 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., Rey, C.P.O., 2017. Forest disturbances under climate change. *Nat. Clim. Change* 7, 395–402.
- Shannon, C.E., 1948. A mathematical theory of communications. *Bell Syst. tech. j.* 27, 379–423.
- Sharma, R.P., Vacek, Z., Vacek, S., 2016. Individual tree crown width models for Norway spruce and European beech in Czech Republic. *For. Ecol. Manag.* 366, 208–220.
- Sharma, R.P., Vacek, Z., Vacek, S., 2017. Modelling tree crown-to-bore diameter ratio for Norway spruce and European beech. *Silva Fenn.* 51, 1740.
- Sharma, R.P., Štefančík, I., Vacek, Z., Vacek, S., 2019. Generalized Nonlinear Mixed-Effects Individual Tree Diameter Increment Models for Beech Forests in Slovakia. *Forests* 10, 451.
- Shumilov, O.I., Kasatkina, E.A., Mielikainen, K., Timonen, M., Kanatjev, A.G., 2011. Palaeovolcanos, Solar activity and pine tree-rings from the Kola Peninsula (northwestern Russia) over the last 560 years Palaeovolcanos. *Int. J. Environ. Res.* 5, 855–864.
- Schütz, J.P., 1999. The principle of functioning of mixed forest stands, experience of temperate Central European forest conditions. In: Olthoff, et al. (Ed.), *Management of mixed-species forest: silviculture and economics IBN Scientific Contributions*, vol. 15, Wageningen, pp. 219–234.
- 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. *Eur. J. For. Res.* 125, 291–302.
- Schweingruber, F.H., 1996. *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf, Switzerland, 609.
- Speer, J.H., 2010. *Fundamentals of tree-ring research*. James H. Speer, Geochronology. University of Arizona Press, Tucson.
- Spiecker, H., 2000. Growth of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) under changing environmental conditions in Europe. In: Klimo, E., Hager, H., Kulhavý (Eds.), *Spruce monocultures in Central Europe—problems and prospects*. EFI Proceedings, vol. 33, pp. 11–26.
- Spiecker, H., 2003. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *J. Environ. Manage.* 67, 55–65.
- Szwedziński, J., Czerwczak, M., 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe. *J. Veg. Sci.* 4, 469–476.
- Šeková, B., Šamonil, P., Janík, D., Adam, D., Král, K., Vrška, T., Hott, L., Unar, P., 2011. Spatial and volume patterns of an unmanaged submontane mixed forest in Central Europe: 160 years of spontaneous dynamics. *For. Ecol. Manag.* 262, 873–885.
- Šimánek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Králčík, I., Vančura, K., 2019. Growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) natural forests: Dendroclimatic study from Krkonoše National Park. *Cent. Eur. For. J.* 65, 92–102.
- Šimánek, V., Sharma, R.P., Vacek, Z., Vacek, S., Hlinová, I., 2020. Sunspot area as unexplored trend inside radial growth of European beech in Krkonoše Mountains: a forest science from different perspective. *Eur. J. For. Res.*
- Šmilauer, P., Lepš, J., 2014. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5*. Cambridge University Press.
- Štefančík, I., 2015. *Rast, štruktúra a produkcia bukových porastov s rozdielnym režimom výchovy*. Zvolen, NLC-LVÚ. 148.
- Tobner, C.M., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P.B., Williams, L., Messier, C., 2016. Functional identity drives overyielding in early tree communities. *Ecol. Lett.* 19, 638–647.
- Tolász, R., Miková, T., Valerianová, A., Voženík, V., 2007. Climate atlas of Czechia. Czech Hydrometeorological Institute, Prague, p. 256.
- Toth, D., Maitah, M., Maitah, K., Jarolínová, V., 2020. The impacts of calamity logging on the development of spruce wood prices in Czech forestry. *Forests* 11, 283.
- Torresan, C., Río, M.D., Hilmers, T., Notarangelo, M., Bielak, K., Binder, F., Boncina, A., Bosdaj, M., Forrester, D.I., Hobi, M.L., Nagel, T.A., Bartkowiak, L., Sitkova, Z., Zlatanov, T., Tognetti, R., Pretzsch, H., 2020. Importance of tree species size dominance and heterogeneity on the productivity of spruce-fir-beech mountain forest stands in Europe. *For. Ecol. Manag.* 457, 117716.
- Vacek, S., Vašina, V., Mareš, V., 1987. Analýza autochtonních smrkobukových porostů SPR V Bážkách. *Opera Corcontica* 24, 95–132.
- Vacek, S., 1996. Development of the health status of forest stands on PRP in the Krkonoše Mountains. In: *Proceedings of the international conference Monitoring, research and management of ecosystems in the Krkonoše National Park*. Opčno 15–17.4. 1996. Opčno, VÚLHM-VS, pp. 28–43.
- Vacek, S., Vacek, Z., Bílek, L., Nosková, I., Schwarz, O., 2010. Structure and development of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. *J. For. Sci.* 56, 518–530.
- Vacek, S., Hejman, M., 2012. Natural layering, foliation, fertility and plant species composition of a *Fagus sylvatica* stand above the alpine timberline in the Giant (Krkonoše) Mts. Czech Republic. *Eur. J. For. Res.* 131, 799–810.
- Vacek, S., Vacek, Z., Podrázský, V., Bílek, L., Bulásek, D., Štefančík, I., Remes, J., Šticha, V., Ambroz, R., 2014a. Structural Diversity of Autochthonous Beech Forests in Broumovské Stěny National Nature Reserve. *Czech Republic. Austrian J. For. Sci.* 131, 191–214.
- Vacek, S., Vacek, Z., Bílek, L., Hejmanová, P., Šticha, V., Remes, J., 2015a. The dynamics and structure of dead wood in natural spruce-beech forest stand a 40 year case study in the Krkonoše National Park. *Dendrobiology* 73, 21–32.
- Vacek, S., Bulásek, D., Vacek, Z., Bílek, L., Schwarz, O., Simon, J., Šticha, V., 2015b. The role of shelterwood cutting and protection against game browsing for the regeneration of silver fir. *Austrian J. For. Sci.* 132, 81–102.
- Vacek, S., Hlinová, I., Vacek, Z., Hejmanová, P., Podrázský, V., Král, J., Putalová, T., Moser, W.K., 2015c. Effects of air pollution and climatic factors on Norway spruce forests in the Orlík hory Mts. (Czech Republic). 1979–2014. *Eur. J. For. Res.* 134, 1127–1142.
- Vacek, S., Vacek, Z., Kalousková, I., Cukor, J., Bílek, L., Moser, W.K., Bulásek, D., Podrázský, V., Reháček, D., 2018. Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) stands on former agricultural land in the Sudetes-evaluation of ecological value and production potential. *Dendrobiology* 79, 61–76.
- Vacek, S., Prokůpková, A., Vacek, Z., Bulásek, D., Šimánek, V., Králčík, I., Pransová, R., Hájek, V., 2019a. Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe. *J. For. Sci.* 65, 331–345.
- Vacek, S., Vacek, Z., Ulbrichová, I., Remes, J., Podrázský, V., Vach, M., Bulásek, D., Král, J., Putalová, T., 2019b. The effects of fertilization on the health status, nutrition and growth of Norway spruce forests with yellowing symptoms. *Scand. J. For. Res.* 34, 267–281.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Král, J., Remes, J., Bulásek, D., Králčík, I., 2014b. Ungulate impact on natural regeneration in spruce-beech-fir stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlík Hory Mountains, case study from Central Sudetes. *Forests* 5, 2929–2946.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Remes, J., Štefančík, I., 2015d. Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology* 73, 33–45.
- Vacek, Z., 2017. Structure and dynamics of spruce-beech-fir forests in Nature Reserves of the Orlík hory Mts. in relation to ungulate game. *Cent. Eur. For. J.* 63, 23–34.
- Vacek, Z., Vacek, S., Slana, J., Bílek, L., Bulásek, D., Štefančík, I., Králčík, I., Vančura, K., 2019c. Adaptation of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. *Cent. Eur. For. J.* 65, 129–144.
- Vacek, Z., Vacek, S., Egen, D., Yildiz, O., Král, J., Gallo, J., 2020a. Effect of invasive *Rhododendron ponticum* L. on Natural Regeneration and Structure of *Fagus orientalis* Lipsky Forests in the Black Sea Region. *Forests* 11, 603.
- Vacek, Z., Vacek, S., Prokůpková, A., Bulásek, D., Podrázský, V., Hlinová, I., Putalová, T., Král, J., 2020b. Long-term effect of climate and air pollution on health status and growth of *Picea abies* (L.) Karst. peaty forests in the Black Triangle region. *Dendrobiology* 83, 1–19.
- Vacek, Z., Prokůpková, A., Vacek, S., Cukor, J., Bílek, L., Gallo, J., Bulásek, D., 2020c. Silviculture as a tool to support stability and diversity of forests under climate change: study from Krkonoše Mountains. *Cent. Eur. For. J.* 66, 116–129.
- Vacek, Z., Cukor, J., Linda, R., Vacek, S., Šimánek, V., Brichá, J., Gallo, J., Prokůpková, A., 2020d. Bark stripping, the crucial factor affecting stem rot development and timber production of Norway spruce forests in Central Europe. *For. Ecol. Manag.* 474, 118360.

- Valinger, E., Fridman, J., 2011. Factors affecting the probability of windthrow at stand level as a result of Gudrun winter storm in southern Sweden. *For. Ecol. Manag.* 262, 398–403.
- Vallet, P., Pérot, T., 2011. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *J. Veg. Sci.* 22, 932–942.
- van der Maaten-Theunissen, M., Bouriaud, O., 2012. Climate-growth relationships at different stem heights in silver fir and Norway spruce. *Can. J. For. Res.* 42 (5), 958–969.
- van der Maaten-Theunissen, M., Kahle, H.P., van der Maaten, E., 2013. Drought sensitivity of Norway spruce is higher than that of silver fir along an altitudinal gradient in southwestern Germany. *Ann. For. Sci.* 70, 185–193.
- Viewegh, J., Kusbach, A., Mikeska, M., 2003. Czech forest ecosystem classification. *J. For. Sci.* 49, 85–93.
- von Oheimb, G., Westphal, C., Tempel, H., Härdtle, W., 2005. Structural pattern of a near-natural beech (*Fagus sylvatica*) forest (Serrahn, northeast Germany). *For. Ecol. Manag.* 212, 253–263.
- Vorčák, J., Merganič, J., Saniga, M., 2006. Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora MNR in relation to altitude. *J. For. Sci.* 52, 399–409.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Guldberg, O.H., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395.
- Wickham, H., 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wijdeven, S.M.J., 2003. *Stand Dynamics in Fontainebleau. Dynamics in Beech Forest Structure and Composition over 17 Years in La Tillaie Forest Reserve, Fontainebleau, France*. Wageningen, Alterra, Green World Research 56.
- Yamaguchi, D.K., 1991. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Can. J. For. Res.* 21, 414–416.
- Zhang, Y., Chen, H.Y., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J. Ecol.* 100, 742–749.

5.2.2. Silviculture as a tool to support stability and diversity of forests under climatic change: study from Krkonoše Mountains

4. 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 climatic change: study from Krkonoše Mountains. *Central European Forestry Journal*, 66 (2): 116–129.

Hlavním cílem publikace bylo vytvoření vhodné adaptační strategie pro pěstování lesa jako reakci na stále větší negativní dopady globální klimatické změny na lesní porosty ve střední Evropě, konkrétně na příkladu v Krkonoších. Cílem bylo zhodnotit produkční potenciál, strukturu a diverzitu porostů na osmi experimentálních výzkumných plochách. Následně byly porovnány tři varianty managementu ve smíšených porostech ve věku 17–20 let pocházejících z přirozené obnovy: A) kontrolní varianta (porosty před probírkou), B) nově navržená probírka v kontextu adaptace na klimatickou změnu a C) simulační podúrovňová probírka. Nově navržená adaptační probírka vznikla ve spolupráci s pracovníky Katedry pěstování lesů (Fakulta lesnická a dřevařská, Česká zemědělská univerzita v Praze), Českou lesnickou společností, Výzkumným ústavem lesního hospodářství a myslivosti, Colloredo-Mannsfeld spol. s r.o. a lesy města Jilemnice. Pro nově navrženou adaptační probírku bylo vybráno 7 indikátorů podle důležitosti ve vztahu k mitigaci změny klimatu: druhové složení řešící změnu klimatu, zdravotní stav, druhová diverzita, strukturální diverzita, kvalita produkce, růstová tendence a ochrana půdy. Po provedení nově navržené adaptační probírky došlo k 32 % snížení počtu stromů na 3 256 stromů.ha⁻¹, a simulovaná podúrovňová probírka způsobila 36 % redukci hustoty porostu. Kruhová základna se ve variantě B snížila o 22 % a ve variantě C o 12 %. Po aplikaci adaptační probírky došlo k signifikatnímu zvýšení strukturní diverzity a druhové bohatosti, zatímco podúrovňová probírka jednoznačně vedla k poklesu tloušťkové diferenciace a celkové diverzity porostu, zahrnující vertikální a horizontální strukturu, druhovou diverzitu a korunovou diferenciaci. Z hlediska horizontální struktury a prostorového uspořádání se změnila z agregovaného na náhodné rozmístění, a to zejména po adaptační probírce. Nově navržená metoda strukturální adaptační probírky se zdá být ve zvoleném prostředí a obdobných porostních podmínkách vhodnější volbou ve srovnání s běžně prováděnou podúrovňovou probírkou. V budoucnu je však důležité se úzce zaměřit na spolupráci s lesnickými odborníky (přenos výzkumu do praxe), aby bylo možné najít optimální pěstební řešení přizpůsobené konkrétním podmínkám.

Silviculture as a tool to support stability and diversity of forests under climate change: study from Krkonoše Mountains

Zdeněk Vacek^{1*}, Anna Prokūpková¹, Stanislav Vacek¹, Jan Cukor^{1,2}, Lukáš Bílek¹, Josef Gallo¹, Daniel Bulušek¹

¹ Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, CZ – 165 00 Prague – Suchbát, Czech Republic

² Forestry and Game Management Research Institute, Strnady 136, CZ – 252 02 Jiloviště, Czech Republic

Abstract

In Europe, warming, droughts and the rise of extreme climate events have an increasing significant negative effect on forest stands. Therefore, it is necessary to create appropriate adaptation strategies of silviculture to mitigate the impacts of global climate change on forest ecosystems in Central Europe. The objectives of this paper were to evaluate stand production, structure and diversity on eight experimental research plots in the Krkonoše Mountains. Subsequently, three variants of management were compared in mixed stands at the age of 17 – 20 years originating from natural regeneration: A) control variant (stands before thinning), B) applied newly designed thinning in the context of climate change adaptation and C) simulative thinning from below. Number of trees decreased from 3,256 trees ha⁻¹ by 32% after adaptation thinning and by 36% after thinning from below. The basal area decreased in variant B by 22% and in variant C by 12%. Structural diversity and tree species richness increased after application of adaptation thinning, while decrease of diameter differentiation and total diversity was observed after thinning from below. Moreover, horizontal structure changed from aggregated spatial pattern to random distribution after the interventions, especially under adaptation thinning. The newly designed structuralizing adaptation thinning method seems to be a more suitable option in given habitat and stand conditions compared to the commonly performed thinning from below. In future, this issue will certainly require further close cooperation of forestry experts in order to arrive at optimal variants of solutions differentiated according to specific conditions.

Key words: thinning; forest adaptation; stand structure; timber production; Central Europe

Editor: Igor Štefančík

1. Introduction

Climate change substantially affects the geographical distribution of plant species worldwide (Bolte et al. 2010; Rigling et al. 2013; Scheffers et al. 2016). Most of the changes are associated with an increase in air temperature, decreasing rainfall during the growing season, and extreme climate events such as prolonged droughts, more frequent storms or uneven occurrence of precipitation (Allen et al. 2010; IPCC 2013; Spathelf et al. 2014). Global warming also increases the incidence of insect outbreaks, fungal pathogens and forest fires (Jönsson et al. 2009; Seidl et al. 2014; Bošela et al. 2018). These unfavourable conditions induce changes in tree species such as acclimatization and phenotypic plasticity, local adaptation, migration and mortality (Bussotti et al. 2015). For these reasons, forest ecosystem management deserves an increased attention (Knoke et al. 2008; Seidl et al. 2016; Dyderski et al. 2017).

The adaptation of forests to climate change is both a major challenge and a long-term task for European forestry (Lindner et al. 2010). Strategic decision-making in forest policy in Europe will have to rely on objective scientific knowledge with some uncertainty at local, regional and continental levels (Lindner et al. 2014; O'Connor et al. 2015). However, knowledge about the response of forest ecosystems to climate change is still insufficient or only partial (Pretzsch et al. 2014; Gazol et al. 2015). Forests of Central and Northern Europe are known to have increased their growth in the last century (Pretzsch et al. 2014). In contrast, many tree species suffer from drought stress at the southern edge of their current distribution in Europe and are likely to shift their span to the north and to higher altitudes (Rabasa et al. 2013; Saltré et al. 2014; Kozak & Parpan 2019). According to Hanewinkel et al. (2013), Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karts.), the most commercial tree species in Europe, will only find

*Corresponding author. Zdeněk Vacek, e-mail: vacekz@fd.czu.cz

appropriate conditions for growth in Central Europe at the highest elevations by the end of this century. Deciduous stands (beech and oak) should be dominant in Western, Central and Eastern Europe (Štefančík et al. 2018). Mainly Mediterranean oak species should be utilized in southern Europe (Moreno-Fernández et al. 2016). European beech (*Fagus sylvatica* L.), as ecologically and economically one of the most important native tree species in Europe, has experienced varied changes across the continent depending on the site quality and the altitudinal conditions of the environment (Piovesan et al. 2008; Aertsen et al. 2014; Podrázský et al. 2019). The situation was similar in the Czech Republic (Vinš et al. 1997) and in the study area of Krkonoše Mts., where it was originally an important dominant tree species (Vacek & Hejman 2012; Bulušek et al. 2016; Šimůnek et al. 2019). Bošela et al. (2016) report from the Carpathians in this respect that the increase of temperature in the growing season together with sufficient rainfall had a positive effect on the growth of beech. In contrast, Zimmermann et al. (2015) in Central Europe indicate the increasing temperature and intensity of droughts during the growing season as the main limiting factors for beech and warn against its cultivation in the area of interest.

The search for appropriate adaptive management practices in specific natural conditions should be based on structural and developmental knowledge of local natural forests in recent decades (Hemberet al. 2012; Bošela et al. 2016; Vacek et al. 2019b). It will ordinarily be a set of cultivation measures (especially thinning and regeneration cutting) known from the past, which must be tested in changing specific habitats and stand conditions. O'Hara (2015) states that forestry should consider a number of new facts and opportunities when seeking ways of adaptive management, especially from the point of view of climate, invasive organisms, pests and introduced tree species. In particular, the continuous cover forests absorb climate extremes most effectively, improves carbon sequestration and effectively manage water (Pokorný 2013). It is however a question what species, age, spatial and genetic structure should we seek for to secure the permanence of quantity, quality and safety of production.

For ecological stability and production safety, forests should be differentiated in terms of species, spatial and age structure (Brang et al. 2014). In case of quality and quantity of timber production, it will depend mainly on the composition and structure of the forest (Coomes et al. 2014; Vacek et al. 2014), which are highly dependent on management methods (Vacek et al. 2015a). In mountain locations, forests can be managed by shelterwood silvicultural system, but it can also be a selection or partial cutting method or combination of both (Gallo et al. 2020). At the same time, highly important question is how to optimize the tending of existing stands (Štefančík 2015). Bošela et al. (2016) showed that the ways of tending the beech stands significantly influence not only the

quality and quantity of production, but also their vitality. Beech trees in the lower stand layers have not responded to an increase in temperature, suggesting that vertically diversified forests could be more stable under the conditions of warming climate. Primicia et al. (2015), on the other hand, states that trees with a high level of competition, especially in the lower layers, may be very sensitive to drought-heat stress in the future, as beech is known to be a sensitive species to temperature extremes in the initial stage of growth (Gallo et al. 2017).

Adequate species composition and form of mixing also play an important role in forest management under the unfavorable conditions of changing climate (Neuner et al. 2013; Vitali et al. 2018; Vacek et al. 2019a). Mixed forests are much more effective at mitigating the negative impacts of changing environmental conditions, especially in the cases of growth and survival (Albert et al. 2015; Pukkala 2018) and can even be more productive under climate change (Podrázský et al. 2014; Lian et al. 2016). In addition, the selection of a suitable species composition has a significant effect on carbon sequestration (Andivia et al. 2016; Cukor et al. 2017). In this respect, mixed forests have been more frequently established in Europe over the last two decades (Bravo-Oviedo et al. 2014; Forrester & Pretzsch 2015; del Río et al. 2016; Metz et al. 2016; Pretzsch & Biber 2016) and it is necessary to obtain exact knowledge about their management (Fahlvik et al. 2005; Agestam et al. 2006; Hynynen et al. 2011; Novák et al. 2017). Knowledge of thinning in various stand mixtures is not yet sufficient (Štefančík & Kamenský 2006; Štefančík 2010; Prévost & Gauthier 2012; Dhar et al. 2015; Drössler et al. 2015), especially in terms of stand growth, stability and vitality. Based on the described changes, the forest management practices should be significantly changed in following decades.

The aims of the presented study conducted in mixed forest stands (age of 17 – 20 years) in the western Krkonoše Mountains were to: (1) design a new optimized structuralizing thinning intervention in support of stand stability and diversity in the context of climate change adaptation, (2) determine basic stand characteristics, timber volume, structure (diameter, height) and diversity (species, structural, total) of mixed stands in the study area and (3) compare the state of the forest stands A) before the tending intervention, B) immediately after the model application of the newly designed structuralizing thinning intervention and C) after the simulative performance of the thinning from below.

2. Material and methods

2.1. Study area

The research was conducted in the western part of the Krkonoše Mountains close to the village Končiny, north part of the Czech Republic (GPS: 50°42'45"N, 15°27'31"E; Fig. 1). The study site belongs to the protec-

tion zone of Krkonoše Mountains National Park at elevation of 581–597 m a.s.l. and slope of 12–19° with east to north-eastern exposure. Annual temperature of the locality is 7.2 °C, and the annual precipitation varies around 940 mm. The highest amount of precipitation is in July (113 mm), the lowest in October (52 mm; Fig. 1). The warmest month is in July (16.5 °C), the coldest month in January (−2.2 °C). The growing season lasts about 130 days ($T_{\text{max}} \geq 10$ °C) with an average temperature of 13.1 °C and a total precipitation of 530 mm. The average number of days with snow cover is 135 days and the number of days with precipitation ($P_{\text{max}} \geq 1$ mm) is 125 days. The study area is qualified as a humid continental climate zone, characterized by warm to hot, humid summers and cold to severely cold winters (Dfb) according to the Köppen climate classification (Köppen 1931). According to the detailed Quitt climate classification (Quitt 1971), the area can be classified in the cold climatic region (sub-region CH 6). The parent rock consists mainly of slate, phyllites and schist. Modal cambisol is the predominant soil type.

In the area, 8 experimental research plots (ERP) in two forest stands (4 ERP in each stand) were established. Both forest stands originated from natural regeneration. The first studied stand (ERP 1–4) was composed of European beech (*Fagus sylvatica* L.), Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), European ash (*Fraxinus excelsior* L.) and rowan (*Sorbus aucuparia* L.) of mean age 20 years. Second studied stand (ERP 5–8) was composed of main tree layer of silver birch (*Betula pendula* Roth.), rowan and beech of mean age 17 years under the standards of beech and silver fir (*Abies alba* Mill.) of mean age 51 years. In both stands Norway spruce (*Picea abies*

[L.] Karst.), European aspen (*Populus tremula* L.), wild cherry (*Prunus avium* L.) and goat willow (*Salix caprea* L.) were admixed tree species. Ash trees were weakened by *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) and attacks by *Hylesinus fraxini* (Panzer). In terms of phytocoenology, all ERP belonged to *Abieto-Fagetum acidophilum* (5K – Acidic Fir-Beech; Viewegh et al. 2003) and the alliance *Luzulo-Fagion sylvaticae* Lohmeyer et Tüxen in Tüxen 1954.

2.2. Data collection

Field-Map technology (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.) was used to determine the structure of the tree layer of mixed forest stands on 8 ERP of 12.5 × 12.5 m in 2019. The positions of all trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 4 cm were localized. The height of the live crown base and the crown projection were also measured in the tree layer, at least in 4 directions perpendicular to each other. Diameters of the tree layer were measured by a Mantax Blue metal calliper (Haglöf, Sweden) with an accuracy of 1 mm and heights were measured using a Vertex laser hypsometer (Haglöf, Sweden) with an accuracy of 0.1 m. According to the classification by Kraft (1884), the social position of the trees within a stand was assessed: 1 – predominant, 2 – dominant, 3 – co-dominant, 4 – sub-dominant, 5 – suppressed.

Subsequently, two thinning interventions were marked (trees selected for harvesting) in the stands on all the 8 ERP: (B) newly designed climate change adaptation thinning (hereinafter “adaptation thinning”) described in Table 1 and (C) thinning from below (harvested sub-dominant and suppressed trees) according to Kraft clas-

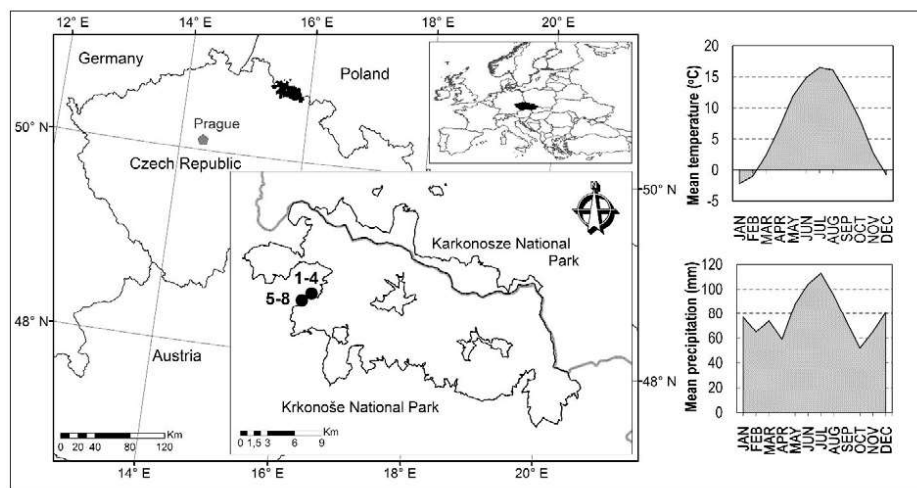


Fig. 1. Localization of mixed stands on experimental research plots Končiny 1–8 in Krkonoše Mountains National Park (protection zone) and mean monthly climatic values (1960–2018); map was made in software ArcGIS 10 (Esri).

sification with the support of natural tree species composition (preferentially spruce and beech at the expense of other tree species), which is applied in classical forest management on study site (Fig. 2); both tending methods were compared with the stands before the intervention (A). This new structuralizing adaptation thinning supporting admixed tree species was created in cooperation with the employees of Department of Silviculture, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences in Prague, Czech Forestry Society (the largest forestry professional association in the Czech Republic), Forestry and Game Management Research Institute, Colloredo-Mannsfeld spol. s.r.o. (the largest private forest owner in the Czech Republic) and Jilemnice municipality forests. A form with 10 indicators was cre-

ated by main author according to references (Slodičák & Novák 2007; Cordonnier et al. 2013; Pokorný 2013; Forest Europe 2015; Vacek et al. 2019a) and subsequently the experts in silvicultural field (15 academic and practical persons) numbered the indicators according to the importance from 1 (min.) – 10 (max.) in relation to mitigate climate change. In order to simplify this thinning variant, the 3 least rated indicators were excluded from the evaluation. Trees selected for harvesting were documented in Field-Map technology. From January to February 2020, adaptation thinning was applied on all 8 ERP and immediate stand changes were compared with the simulative thinning from below.

Table 1. Considered suitable objectives with description and relevance of the newly designed climate change adaptation thinning.

Order of importance	Indicators of thinning choice	Description
1	Species composition addressing climate change	adaptable tree species (for drought, climate extremes), shift of forest vegetation zones, optimal stand mixtures in terms of ecological criteria (valency, susceptibility to damage, tolerance and adaptability of tree species)
2	Health status	resistance, vitality, foliation, abiotic and biotic damage
3	Species diversity	species richness (number of tree species), heterogeneity and evenness
4	Structural diversity	diameter and height (age) differentiation, vertical canopy, horizontal structure
5	Quality of production	silvicultural potential, stem quality (straightness, defects), crown quality (length, regularity, deflection)
6	Increment	timber, growth tendencies; periodic, mean and value increment
7	Continuous soil protection	canopy conservation, area and distribution of crown projections

Note: The criteria in the table should be applied in close relation to specific habitat and stand conditions.

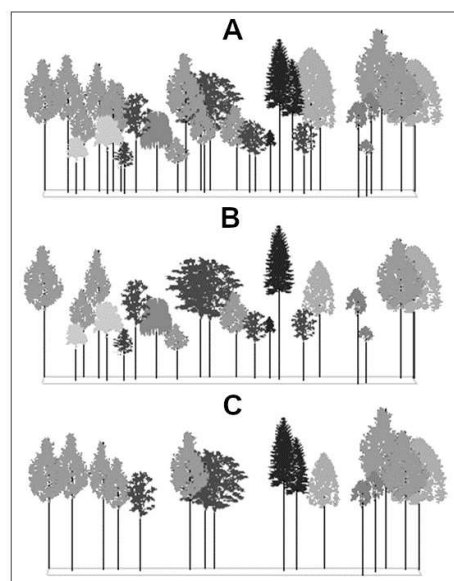


Fig. 2. Vertical schema of mixed forest stand A) before thinning, B) after application of the climate change adaptation thinning and C) thinning from below; figure was made in software SIBYLA Triquetra 10 (Fabrika & Pretzsch, TUZVO).

2.3. Data analysis

The basic structure, diversity and production characteristics of the tree layer were evaluated by the SIBYLA Triquetra 10 forest growth simulator (Fabrika & Ďurský 2005). The PointPro 2.1 (Zahradník & Puš, ČZU) program was used to calculate the characteristics of the horizontal layout of the individuals on the plots. For the evaluation of the spatial pattern, the following indicators were computed: index of non-randomness (Pielou 1959; Mountford 1961), aggregation index (Clark & Evans 1954), index of cluster size (David & Moore 1954) based on the 10 quadrats and Ripley L -function (Ripley 1981). The test of the significance of deviations from the values expected for the random arrangement of the points was made using Monte Carlo simulations. The mean values of L -function were estimated as arithmetic means from L -functions computed for 999 randomly generated point structures. Species and structural diversity were evaluated by species richness (Margalef 1958), species heterogeneity (Shannon 1948), species evenness (Pielou 1975), Arten-profile index (Pretzsch 2006), diameter and height differentiation (Füldner 1995), crown differentiation and total stand diversity (Jaehne & Dohrenbusch 1997; Table 2). Stand volume was calculated according to Petráš & Pajtik (1991). The relative stand density index (SDI; Reineke 1933) and the crown closure (CC; Crookston & Stage 1999) were observed for each plot.

Table 2. Overview of indices describing the stand diversity and their common interpretation.

Criterion	Quantifiers	Label	Reference	Evaluation
Species diversity	Richness	D (Mi)	Margalef (1958)	minimum $D = 0$; higher D = higher values
	Heterogeneity	H' (Si)	Shannon (1948)	minimum $H' = 0$; higher H' = higher values
	Evenness	E (Pii)	Pielou (1975)	range 0 – 1; minimum $E = 0$; maximum $E = 1$
Horizontal structure	Index	α (P&Mi)	Pielou (1959); Mountford (1961)	mean value $\alpha = 1$; aggregation $\alpha > 1$; regularity $\alpha < 1$
	of non-randomness			
	Aggregation index	R (C&Ei)	Clark & Evans (1954)	mean value $R = 1$; aggregation $R < 1$; regularity $R > 1$
Vertical structure	Index of cluster size	CS (D&Mi)	David & Moore (1954)	mean value $CS = 0$; aggregation $CS > 0$; regularity $CS < 0$
	Arten-profile index	A (Pri)	Pretsch (2006)	range 0 – 1; balanced vertical structure $A < 0.3$; selection forest $A > 0.9$
	Height dif.	TM_f (Fi)	Füldner (1995)	range 0 – 1; low $TM < 0.3$; very high differentiation $TM > 0.7$
Structure differentiation	Diameter dif.	TM_f (Fi)	Füldner (1995)	range 0 – 1; low $TM < 0.3$; very high differentiation $TM > 0.7$
Complex diversity	Stand diversity	B (J&Di)	Jachne & Dohrenbusch (1997)	monotonous structure $B < 4$; uneven structure $B = 6 - 8$; very diverse structure $B > 9$

Unconstrained principal component analysis (PCA) in Canoco 5 (Šmilauer & Lepš 2014) was used to analyze the relationships between stand structure, timber production and diversity of three variants of management. Data were log-transformed, centred and standardized before the analysis. The results of PCA were exported into the form of ordination diagram.

3. Results

3.1. Stand characteristics, structure and timber volume

Tree density ranged from 2,112 to 5,184 trees per ha⁻¹ before thinning (control variant A), after model adaptation thinning (variant B) number of trees was between 1,280 to 3,968 trees ha⁻¹ and after simulative thinning from below (variant C) it was from 1,408 to 3,008 trees ha⁻¹ (Table 3). Number of trees decreased from mean density of 3,256 trees ha⁻¹ by 32% after adaptation thinning (to 2,192 trees ha⁻¹) and by 36% after thinning from below (to 2,096 trees ha⁻¹). In variant A, basal area ranged

between 21.8 – 39.2 m² ha⁻¹ and stand volume reached 127 – 377 m³ ha⁻¹. After thinning interventions, stand volume decreased from 185 to 159 m³ ha⁻¹ in variant B (– 14%) and to 175 m³ ha⁻¹ in variant C (– 6%). The basal area decreased in variant B by 22% and in variant C by 12%. On the other hand, mean DBH increased by 8% after adaptation thinning, respectively by 16% after thinning from below. Similar positive trend after interventions was observed in stem volume and stand height. Mean height was higher in variant C (12.5 m) compared to variant A (10.8 m) and variant B (11.2 m). SDI decreased from 0.75 to 0.58 in variant B and to 0.63 in variant C. The highest differences among thinning variants were observed in tree density and mean height.

The diameter frequency on ERP 1–8 before thinning (variant A) showed visible left-skewed selection distribution, where beech dominated the overstorey and birch, beech and rowan mostly formed the understorey (Fig. 3 and 4). Sycamore was evenly represented across diameter classes. Rowan was observed only in diameter to 12 cm. Birch was dominant in all diameter classes to 20 cm. After adaptation thinning number of trees decreased in classes

Table 3. Basic stand characteristics on experimental research plots 1 – 8 in A) control variant (before thinning), B) after applied climate change adaptation thinning and C) after simulative thinning from below.

ERP	Type	dbh [cm]	h [m]	v [m ³]	f	N [trees ha ⁻¹]	BA [m ² ha ⁻¹]	V [m ³ ha ⁻¹]	HDR	CC [%]	SDI
1	A	11.9	10.3	0.069	0.596	3,520	39.2	242	87.3	99.2	0.91
	B	13.8	11.4	0.100	0.584	2,112	31.4	212	83.1	99.2	0.68
	C	14.0	12.2	0.099	0.527	2,432	37.2	241	87.4	98.7	0.82
2	A	10.0	9.4	0.038	0.519	3,712	29.2	142	94.1	99.4	0.77
	B	11.0	9.5	0.051	0.563	2,304	21.7	118	86.8	98.6	0.55
	C	11.9	10.8	0.058	0.482	1,920	21.1	112	91.4	98.1	0.53
3	A	9.1	10.0	0.031	0.475	4,096	26.4	127	110.3	99.4	0.75
	B	9.3	10.0	0.035	0.509	2,752	18.5	95	107.6	98.9	0.52
	C	10.4	11.4	0.044	0.452	2,880	24.3	126	110.0	99.1	0.66
4	A	11.7	10.8	0.070	0.601	2,368	25.2	166	92.5	99.2	0.65
	B	11.1	10.5	0.065	0.634	1,728	16.4	112	94.9	97.4	0.45
	C	13.4	12.3	0.097	0.557	1,664	23.3	162	92.2	98.7	0.55
5	A	12.5	12.0	0.067	0.455	2,624	31.8	177	96.4	99.4	0.77
	B	13.9	12.8	0.091	0.469	1,664	25.1	152	92.2	98.9	0.58
	C	14.0	13.5	0.091	0.435	1,792	27.4	163	96.6	99.2	0.63
6	A	8.4	11.4	0.021	0.332	5,184	28.7	109	136.3	99.5	0.85
	B	8.7	11.7	0.023	0.336	3,968	23.6	93	134.5	99.4	0.69
	C	9.5	12.9	0.029	0.312	3,008	21.2	86	136.5	99.2	0.61
7	A	14.1	11.5	0.155	0.861	2,432	37.8	377	81.8	99.2	0.78
	B	16.3	12.4	0.215	0.829	1,728	35.3	372	76.3	98.5	0.70
	C	16.8	13.5	0.226	0.755	1,664	36.5	376	80.4	98.7	0.73
8	A	11.5	11.1	0.067	0.575	2,112	21.8	141	96.9	98.7	0.52
	B	12.8	11.6	0.091	0.610	1,280	16.1	117	91.1	95.2	0.41
	C	13.7	13.2	0.099	0.508	1,408	20.5	139	96.5	97.7	0.49

Notes: dbh – mean quadratic diameter at breast height, h – mean height, v – mean tree volume, f – form factor, N – number of trees per hectare, BA – basal area, V – stand volume, HDR – height to diameter ratio, CC – canopy closure, SDI – stand density index; changes: ↘ – decrease, ↗ – increase.

from 4 to 16 cm, while the center of thinning interest for variant C ranged from 4 to 8 cm. After thinning, the highest decrease in tree numbers was observed in first class 4–6 cm in both variants – in variant B by 448 trees ha^{-1} (–34%) and especially in variant C by 960 trees ha^{-1} (–74%). In variant B, the percentage of harvested trees was evenly distributed across diameter classes, while for variant C the percentage of harvested trees rapidly decreased with increasing diameter. In variant B, the most frequent diameter class have been still 4–6 cm, while it was moved to class 6–8 cm in variant C.

3.2. Biodiversity of tree layer

Before thinning (variant A), the main tree species on ERP 1–8 was birch (39%), followed by beech (21%), sycamore (11%), rowan (11%) and ash (9%; Fig. 5). After adaptation thinning (variant B) the highest change was observed in decrease (by 5%) of ash share due to weakening of trees by pests (see Study area). Share of birch decreased by 4%, while share of sycamore increased by 3% and beech by 2%. Share of all other tree species also increased. In variant C (thinning from below), share of

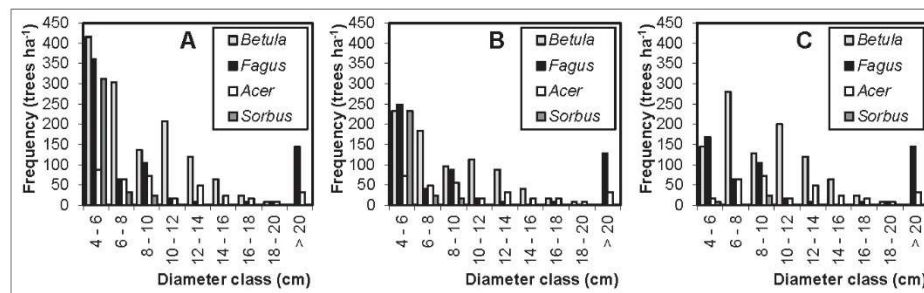


Fig. 3. Histogram of tree layer diameter structure according to main tree species in A) control variant (before thinning), B) after applied climate change adaptation thinning and C) after simulated thinning from below.

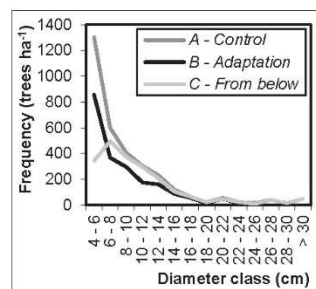


Fig. 4. Summary histogram of complete tree layer diameter structure in A) control variant (before thinning), B) after applied climate change adaptation thinning and C) after simulated thinning from below.

rowan decreased by 10% and willow by 4% due to their occurrence predominantly in the understory. On the other hand, an increase was observed in beech (by 2%) and especially in birch (by 8%). Higher mean species richness D was observed in variant B (0.573) and variant A (0.559) compared to variant C (0.346; Table 4). Together with species heterogeneity H' both indices showed high diversity compared to moderate diversity in variant C. No differences were observed in species evenness E among thinning variants indicating very high diversity (A = 0.721, B = 0.726, C = 0.736).

In terms of structural diversity, higher height differentiation TM_h was observed in stands after adaptation thinning (0.292) and in control variant (0.256) compared to thinning from below (0.212; Table 4). Similarly, lower diameter differentiation TM_d was observed in variant

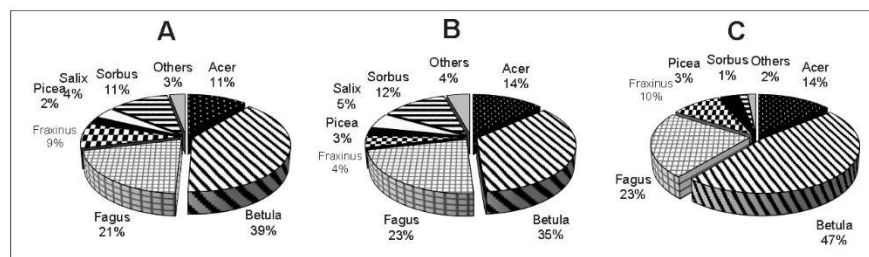


Fig. 5. Tree species composition in A) control variant (before thinning), B) after applied climate change adaptation thinning and C) after simulated thinning from below; others tree species include: *Prunus avium*, *Abies alba* and *Populus tremula*.

Table 4. Tree layer biodiversity on experimental research plots 1–8 in A) control variant (before thinning), B) after applied climate change adaptation thinning and C) after simulative thinning from below.

ERP	Type	D [Mi]	H' [Si]	E [Pi]	α^* [P&Mi]	R* [C&Ei]	CS* [D&Mi]	A [Pri]	TM _d [Fi]	TM _h [Fi]	B [J&Di]
1	A	0.490	0.576	0.824	1.602	1.006	0.189	0.692	0.371	0.309	7.846
	B	0.523 ↗	0.540 ↘	0.773 ↘	1.303 ↘	1.141 ↗	-0.031 ↘	0.591 ↘	0.390 ↗	0.287 ↘	7.596 ↘
	C	0.385 ↘	0.560 ↘	0.930 ↗	1.140 ↘	1.020 ↗	0.116 ↘	0.719 ↗	0.344 ↘	0.220 ↘	6.740 ↘
2	A	0.852	0.797	0.883	1.677 ^A	0.913 ^A	0.086	0.756	0.308	0.242	9.111
	B	0.904 ↗	0.802 ↗	0.888 ↗	1.568 ↘	0.979 ↗	-0.053 ↘	0.689 ↘	0.340 ↗	0.277 ↗	8.866 ↘
	C	0.661 ↘	0.625 ↘	0.803 ↘	1.198 ↘	1.082 ↗	-0.088 ↘	0.717 ↘	0.306 ↘	0.225 ↘	7.840 ↘
3	A	0.721	0.604	0.715	1.619 ^A	0.980	0.190	0.672	0.334	0.244	8.139
	B	0.631 ↘	0.566 ↘	0.727 ↗	1.221 ↘	0.935 ↘	-0.060 ↘	0.673 ↗	0.354 ↗	0.256 ↗	7.422
	C	0.502 ↘	0.589 ↘	0.843 ↗	1.561 ↘	0.987 ↗	-0.060 ↘	0.710 ↗	0.306 ↘	0.205 ↘	6.887 ↘
4	A	0.772	0.571	0.676	1.622	1.009	0.239	0.664	0.408	0.310	8.107
	B	0.805 ↗	0.624 ↗	0.738 ↗	0.845 ↘	1.129 ↗	-0.085 ↘	0.609 ↘	0.457 ↗	0.367 ↗	8.378 ↗
	C	0.539 ↘	0.495 ↘	0.708 ↗	2.073 ^A	0.893 ^A	0.165 ↘	0.673 ↗	0.396 ↗	0.249 ↗	7.105 ↘
5	A	0.254	0.420	0.880	1.364	1.085	0.042	0.793	0.384	0.259	6.193
	B	0.270 ↗	0.421 ↗	0.894 ↗	1.259 ↘	1.209 ↗	-0.525 ^B	0.761 ↘	0.406 ↗	0.261 ↗	5.866 ↘
	C	0.133 ↘	0.301 ↘	1.000 ↗	1.177 ↘	1.051 ↘	-0.215 ↘	0.786 ↗	0.344 ↗	0.229 ↗	4.356 ↘
6	A	0.351	0.334	0.555	1.549 ^A	0.962	0.239	0.551	0.261	0.197	5.787
	B	0.362 ↗	0.372 ↗	0.618 ↗	1.485 ↘	0.967 ↗	-0.185 ↘	0.558 ↗	0.238 ↗	0.183 ↘	5.533 ↘
	C	0.000 ↘	0.000 ↘	0.000 ↘	1.452 ↘	1.083 ↗	-0.210 ↘	0.495 ↘	0.210 ↘	0.117 ↘	3.310 ↘
7	A	0.513	0.497	0.711	1.192	1.133	-0.135	0.519	0.294	0.233	8.039
	B	0.537 ↗	0.502 ↗	0.714 ↗	0.809 ↘	1.296 ^B	-0.384 ^B	0.521 ↗	0.390 ↗	0.301 ↗	8.044 ↗
	C	0.270 ↘	0.472 ↗	0.989 ↗	1.535 ↗	1.021 ↗	-0.284 ↘	0.616 ↗	0.276 ↗	0.197 ↗	5.945 ↘
8	A	0.523	0.371	0.531	1.851 ^A	0.663 ^A	-0.334	0.510	0.324	0.267	6.924
	B	0.559 ↗	0.344 ↘	0.492 ↘	0.901 ↘	0.930 ↗	-0.559 ^B	0.459 ↘	0.501 ↗	0.417 ↗	6.492 ↘
	C	0.276 ↘	0.295 ↘	0.618 ↗	1.353 ↗	0.750 ↗	-0.348 ↘	0.546 ↗	0.335 ↗	0.254 ↗	6.039 ↘

Notes: D – species richness, H' – species heterogeneity, E – species evenness, α – index of non-randomness, R – aggregation index, CS – index of cluster size, A – Arten-profile index, TM_d – index of diameter differentiation, TM_h – index of height differentiation, B – stand diversity index; changes: ↘ – decrease, ↗ – increase;

* statistically significant ($\alpha=0.05$) for horizontal structure (^A – aggregation, ^B – regularity).

C (0.314) compared to variant B (0.383) and variant A (0.335). Structural differentiation was low to medium in all variants. No difference was found in vertical Arten-profile index A (A – 0.644, B – 0.606, C – 0.657) that showed high diversity. Complex diversity index B showed lower diversity in variant C (6.027) compared to other two variants (A – 7.518, B – 7.257).

Differences were observed also in horizontal structure. Index of non-randomness showed higher tendency to aggregation in stands before intervention compared to thinning variants. Similarly, other both indices showed the highest tendency to regular spatial pattern of trees in variant B. In the case of 5 ERP, horizontal structure moved from aggregated distribution to random, respectively from random to regular. Moreover, L-function showed shift from aggregated structure in variant A (from distance of 0.5 m) to prevailing random structure

in the other two variants, especially in adaptation thinning (Fig. 6).

3.3. Interactions between stand parameters, structure, diversity and management

The results of PCA are presented in an ordination diagram in Fig. 7. The first ordination axis explains 31.1% of data variability, the first two axes together explain 59.4% and the first four axes 84.7%. The x-axis illustrates the slenderness quotient (HDR) with crown closure (canopy) and the y-axis represents the mean stand height. Stand volume was positively correlated with mean diameter, tree volume and basal area, while these parameters were negatively correlated with tree density, HDR and index of non-randomness. Aggregation spatial pattern

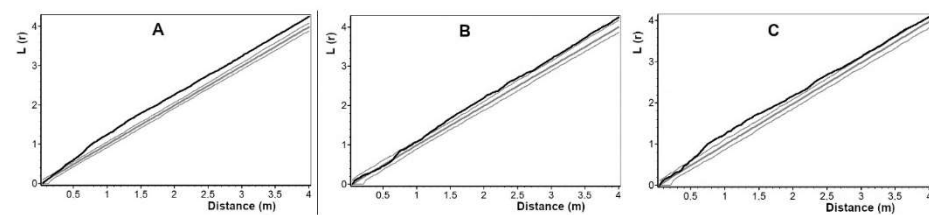


Fig. 6. Spatial pattern of tree layer on experimental research plots 1–8 expressed by L-function in A) control variant (before thinning), B) after applied climate change adaptation thinning and C) after simulative thinning from below; the black line represents the L-function for real distances of trees; the bold gray line represents the mean course for random spatial distribution and the two thinner central curves represent 95% interval of reliability; when the black line of tree distribution on the ERP is under (below) this interval, it indicates a tendency of trees toward aggregation (regular) distribution; graphs made in software PointPro 2.1 (Zahradník & Puš, ČZU).

was increasing with increasing number of trees. Indices of diversity were positively correlated to each other. Mean height and species richness are the highest explanatory variable in ordination diagram compared to low explanation in SDI and Arten-profile index. Differences among all parameters were remarkable for ERP as marks of each records were relatively distant one from another whereas marks symbolizing variants of thinning were closer to each other, especially for adaptation thinning (variant B) and control variant A (before thinning). Before thinning, forest stands were characterized by high number of trees with aggregated structure, stands after applied adaptation thinning (variant B) had higher diameter and high differentiation and species evenness and the highest stand height was typical for simulative thinning from below (variant C). Generally, type of thinning had the highest effect (expected differences between plots) on mean height, species, structure and total diversity.

strategy to cope with climate change (Jactel et al. 2009; Kolström et al. 2011; Bravo-Oviedo et al. 2014; Reims et al. 2015). Emphasis is at the same time placed on the variability of mixed forests corresponding to the given habitat and stand conditions (Seidl et al. 2011; Rio et al. 2016; Králíček et al. 2017; Vacek et al. 2017a; Mikulénka et al. 2020). Mixed forest tending is more complicated and require higher forestry expertise and qualification than tending of homogenous stands due to the need of consistently respecting the characteristics of tree species, inter- and intra-specific competition in close relation to habitat conditions (Slodičák & Novák 2007; Poleno et al. 2009; Švec et al. 2015; Slanař et al. 2017).

Our results suggest that 33% of the trees, 22% of the basal area and 12% of the stand volume was harvested from the original number of 2,112 to 5,184 trees ha⁻¹ in case of adaptation thinning, and it was 36% of the trees, 12% of the basal area and 6% of stand volume in case

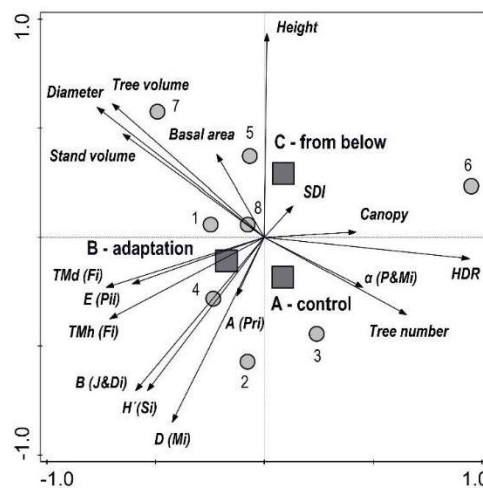


Fig. 7. Ordination diagram showing results of the PCA of relationships between variants of thinning (A – control before thinning, B – adaptation thinning, C – thinning from below), stand characteristics (Stand volume, Tree volume, Basal area, DBH, HDR, Height, Canopy, Tree number) and structural diversity (D , H' , E , A , TMd , TMh , α and B indices); Symbols indicate ● plots 1–8 and ■ variants of thinning (A, B, C).

4. Discussion

Climate change is currently one of the major challenges for the protection and management of forest ecosystems (Cotillas et al. 2009; Borys et al. 2016). It is therefore necessary to develop appropriate forestry strategies to mitigate the impact of global climate change on forest ecosystems (Chapin et al. 2001; Alvarez et al. 2016). In relation to ecological stability, it is then desirable to grow forests spatially, age and species differentiated (Brang et al. 2014). Promotion of mixed forests and species diversity is therefore often identified as a forest adaptation

of thinning from below. For comparison, slightly higher density (4,878 – 5,267 trees ha⁻¹) was found before the intervention in equally old (19 years) mixed spruce-beech stands in South Bohemia (Novák & Slodičák 2009). On the other hand, lower number of trees (1,566 – 2,240 trees ha⁻¹), such as stand volume (67 – 77 m³ ha⁻¹), was observed in mixed birch-dominated stands of age 20 years (Vacek et al. 2009). In parallel, there was an increase in average DBH by 8% and height by 4% for adaptation thinning and 16% in height and DBH for thinning from below. As in Waskiewicz et al. (2013),

the aim of the stand tending was to improve the stability of the stand and keep the desired species composition in the young mixture. In our case, similarly to Novák et al. (2017), it is a lower intensity of the intervention, however, the internal stability of the stands of studied mixtures has been demonstrably increased. In connection with the intensity of the intervention, Konôpka et al. (2008) showed that even with higher intensity of the intervention (40% of the removed basal area), the stability of the stand can be significantly increased.

More intensive opening of forest stands has a greater impact on habitat and stand conditions, as evidenced by many researches (Poleno 1993, 1994; Jaworski 2000; Štefančík 2006, 2015; Rio et al. 2016). These are primarily microclimatic and ecological conditions, which can have a significant impact on the stability, production, health and vitality of stands (Chroust 1997). In the context of major global climate change, a number of papers from the Mediterranean conditions cite, for example, Roig et al. (2005); Gea-Izquierdo et al. (2009); Guillemot et al. (2015); Rio et al. (2016), that stronger tending interventions improve the moisture conditions in the stand and consequently the growth of the stand can be increased compared to stands without any intervention. Wherefore, higher opening of the vegetation under adaptation thinning according should have a more favourable effect on microclimatic and ecological conditions in the monitored stands compared to the thinning from below as well as on the diversity and development of herb layer in relation to light availability (Axmannová et al. 2011; Hédli et al. 2017). It is also noted that the high intensity of tending leads to an increase in the vitality of dominant trees in the stand after severe drought-stress events (Misson et al. 2003; Kohler et al. 2010; Sohn et al. 2013). Also, Bošela et al. (2016) showed that methods of differentiated tending of beech stands significantly influenced their vitality in conditions of the Carpathians, where the average temperature in the growing season has been rising since 1950.

The level of stress from water deficit is strongly influenced also by the species composition of stands. Prior to tending interventions, the main species on the experimental plots were birch (39%), beech (21%), sycamore (11%), rowan (11%) and ash (9%). After adaptation thinning, the largest change in the species proportion was observed for ash as a result of damage by *Hylestinus fraxini* and *Hymenoscyphus fraxineus*, similarly to situation in other parts of the Krkonoše Mts. (Vacek et al. 2015b, 2017b). Furthermore, the prevailing proportion of birch trees decreased, while there was a percentage increase in beech, sycamore, willow, rowan and other admixed tree species (cherry, aspen, fir). In case of thinning from below, the proportion of birch, beech and sycamore increased on the expense of the proportion of rowan and willow due to minimal economic use. In

relation to tree species composition, researches showed a higher probability of drought stress in young spruce stands than in beech or other deciduous trees (Jelínek & Kantor 2001; Borken & Beese 2005; Novák & Slodičák 2009). From this point of view, this proposed thinning could be a suitable adaptation option to decrease the risk of drought stress in forest stands.

In terms of diversity, adaptation thinning caused a shift in horizontal structure from aggregated to random-to-regular spatial distribution of trees. Furthermore, there was an increase in the diameter and height differentiation of the stand and an increase in species richness compared to the thinning from below or control variant. Thinning from below caused significant overall decrease in diversity of the stand. Our simulative results are consistent with Fahlvik et al. (2015), Holmstrom et al. (2016) and Novák et al. (2017), who show a significant influence of stand tending in young mixed stands on their structure. It should be noted that both the type of tending and the mixing, including the horizontal and vertical structure of the stands, modify the use of aboveground and underground resources and affect the distribution of growth among the trees in the stand and thereby the way of competition (Pretzsch & Schütze 2014, 2015; Rio et al. 2014). More intensive tending intervention generally increases the growth capability of a stand and its vitality (Chroust 1997; Štefančík et al. 2018; Sharma et al. 2019). In case of adaptation thinning, we assumed that the new space created by tending intervention was necessary for the growth of promising future target trees, which will better resist the ongoing climate changes.

5. Conclusion

In this paper we tried to create a conceptual framework of the most important principles of stand tending, which take into account the negative effects of global climate change on forest stands on the example of Krkonoše Mts. The proposed thinning system offers various ways of management, especially in terms of optimizing ecological and economic criteria for selecting tree species. The results show that adaptation thinning seems to be a more suitable option in given habitat and stand conditions compared to the thinning from below. There was an increase in structural diversity and species richness in adaptation thinning which is heading to higher stability of forest stands. In addition, it is important to ensure that the proposed silvicultural measures can deliver the required social and environmental functions and services of forest ecosystems continuously and in the highest possible quantity and quality. As a next step, different thinning approaches for different climate scenarios and site conditions should be developed and tested in field conditions, in order to verify their validity and feasibility.

Acknowledgments

This study was supported by the Ministry of Agriculture of the Czech Republic (NAZV No. QK1920328) and by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences (IGA No. A02/19). We are grateful to two anonymous reviewers and editor for their constructive comments and valuable suggestions that helped improve the manuscript.

References

- Aertsen, W., Janssen, E., Kint, V., Bontemps, J.-D., Van Orshoven, J., Muys, B., 2014: Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. *Forest Ecology and Management*, 312:252–259.
- Agestam, E., Karlsson, M., Nilsson, U., 2006: Mixed forests as a part of sustainable forestry in southern Sweden. *Journal of Sustainable Forestry*, 21:101–117.
- Albert, M., Hansen, J., Nagel, J., Schmidt, M., Spellmann, H., 2015: Assessing risks and uncertainties in forest dynamics under different management scenarios and climate change. *Forest Ecosystems*, 2:7063.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M. et al., 2010: A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259:660–684.
- Alvarez, S., Ortiz, C., Díaz-Piñés, E., Rubio, A., 2016: Influence of tree species composition, thinning intensity and climate change on carbon sequestration in Mediterranean mountain forests: A case study using the CO₂ Fix model. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 21:1045–1058.
- Andivia, E., Rolo, V., Jonard, M., Formanek, P., Ponette, Q., 2016: Tree species identity mediates mechanisms of top soil carbon sequestration in a Norway spruce and European beech mixed forest. *Annals of Forest Science*, 73:437–447.
- Axmanová, I., Chytrý, M., Zelený, D., Ching-Feng, L., Vymazalová, M., Danihelka, J. et al., 2011: The species richness-productivity relationship in the herb layer of European deciduous forests. *Global Ecology and Biogeography*, 21:657–667.
- Bolte, A., Hilbrig, L., Grundmann, B., Kampf, F., Brunet, J., Roloff, A., 2010: Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *European Journal of Forest Research*, 129:261–276.
- Borken, W., Beese, F., 2005: Soil carbon dioxide efflux in pure and mixed stands of oak and beech following removal of organic horizons. *Canadian Journal of Forest Research*, 35:2756–2764.
- Borys, A., Suckow, F., Reyer, C., Gutsch, M., Lasch-Born, P., 2016: The impact of climate change under different thinning regimes on carbon sequestration in a German forest district. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 21:861–881.
- Bošela, M., Lukac, M., Castagneri, D., Sedmák, R., Biber, P., Carrer, M. et al., 2018: Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Science of the Total Environment*, 615:1460–1469.
- Bošela, M., Štefančík, I., Petráš, R., Vacek, S., 2016: The effects of climate warming on the growth of European beech forests depend critically on thinning strategy and site productivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 222:21–31.
- Brang, P., Spathelf, P., Larsen, J.B., Bauhus, J., Bončina, A. et al., 2014: Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry*, 87:492–503.
- Bravo-Oviedo, A., Pretzsch, H., Ammer, C., Andenmaten, E., Barbati, A., Barreiro, S. et al., 2014: European mixed forests: definition and research perspectives. *Forest Systems*, 23:518–533.
- Bulušek, D., Vacek, Z., Vacek, S., Král, J., Bílek, L., Králíček, I., 2016: Spatial pattern of relict beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *Journal of Forest Science*, 62:293–305.
- Bussotti, F., Pollastrini, M., Holland, V., Bruggemann, W., 2015: Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany*, 111:91–113.
- Chapin, F., Sala, O. E., Huber-Sannwald, E., 2001: *Global biodiversity in a changing environment*. Springer-Verlag, New York.
- Chroust, L., 1997: *Ekologie výchovy lesních porostů. Opolečno, VÚLHM VS*, 227 p.
- Clark, P. J., Evans, F. C., 1954: Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology*, 35:445–453.
- Coomes, D. A., Flores, O., Holdaway, R., Jucker, T., Lines, E. R., Vanderwel, M. C., 2014: Wood production response to climate change will depend critically on forest composition and structure. *Global Change Biology*, 20:3632–3645.
- Cotillas, M., Sabate, S., Gracia, C., Espelta, J. M., 2009: Growth response of mixed mediterranean oak coppices to rainfall reduction Could selective thinning have any influence on it? *Forest Ecology and Management*, 258:1677–1683.
- Cordonnier, T., Berger, F., Elkin, C., Lämås, T., Martinez, M., 2013: ARANGE Deliverable D2.2 Models and linker functions (indicators) for ecosystem services. 94 p.
- Crookston, N. L., Stage, A. R., 1999: Percent canopy cover and stand structure statistics from the Forest Vegetation Simulator. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-24. Ogden, UT. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 11 p.
- Cukor, J., Vacek, Z., Linda, R., Bílek, L., 2017: Carbon sequestration in soil following afforestation of former agricultural land in the Czech Republic. *Central European Forestry Journal*, 63:97–104.

- David, F. N., Moore, P. G., 1954: Notes on contagious distributions in plant populations. *Annals of Botany of London*, 18:47–53.
- Dhar, A., Wang, J. R., Hawkins, C. D. B., 2015: Interaction of trembling aspen and lodgepole pine in a young sub-boreal mixedwood stand in central British Columbia. *Open Journal of Forestry*, 5:129–138.
- Drössler, L., Övergaard, R., Ekö, P. M., Gemmel, P., Böhlenius, H., 2015: Early development of pure and mixed tree species plantations in Snogeholm, southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30:304–316.
- Dyderski, M. K., Paž, S., Frelich, L. E., Jagodziński, A. M., 2017: How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology*, 24:1150–1163.
- Fabrika, M., Ďurský, J., 2005: Stromové rastové simulátory. Zvolen, EFRA, 112 p.
- Fahrvik, N., Ågestam, E., Nilsson, U., Nystrom, K., 2005: Simulating the influence of initial stand structure on the development of young mixtures of Norway spruce and birch. *Forest Ecology and Management*, 213:297–311.
- Fahrvik, N., Ekö, P. M., Petersson, N., 2015: Effects of precommercial thinning strategies on stand structure and growth in a mixed even-aged stand of Scots pine, Norway spruce and birch in southern Sweden. *Silva Fennica*, 49:1–17.
- Forrester, D. I., Pretzsch, H., 2015: Tamm review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 356:41–53.
- Füldner, K., 1995: Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv*, 66:235–606.
- Gallo, J., Baláš, M., Linda, R., Kuneš, I., 2017: Growth performance and resistance to ground late frosts of *Fagus sylvatica* L. plantation treated with a brassinosteroid compound. *Journal of Forest Science*, 63:117–125.
- Gallo, J., Bílek, L., Šimůnek, V., Roig, S., Fernández, J. A. B., 2020: Uneven-aged silviculture of Scots pine in Bohemia and Central Spain: comparison study of stand reaction to transition and long-term selection management. *Journal of Forest Science*, 66:22–35.
- Gazol, A., Camarero, J. J., Gutierrez, E., Popa, I., Andreu-Hayles, L., Motta, R., Carrer, M., 2015: Distinct effects of climate warming on populations of silver fir (*Abies alba*) across Europe. *Journal of Biogeography*, 42:1150–1162.
- Gea-Izquierdo, G., Martín-Benito, D., Cherubini, P., Isabel, C., 2009: Climate-growth variability in *Quercus ilex* L. west Iberian open woodlands of different stand density. *Annals of Forest Science*, 66:802.
- Guillemot, J., Klein, E. K., Davi, H., Courbet, F., 2015: The effects of thinning intensity and tree size on the growth response to annual climate in *Cedrus atlantica*: a linear mixed modeling approach. *Annals of Forest Science*, 72:651–663.
- 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*, 3:203–207.
- Hédli, R., Šipoš, J., Chudomelová M., Unitek, D., 2017: Dynamics of herbaceous vegetation during four years of experimental coppice introduction. *Folia Geobotanica*, 52:83–99.
- Hember, R. A., Kurz, W. A., Metsaranta, J. M., Black, T. A., Guy, R. D., Coops, N. C., 2012: Accelerating regrowth of temperate-maritime forests due to environmental change. *Global Change Biology*, 18:2026–2040.
- Holmstrom, E., Hjelm, K., Karlsson, M., Nilsson, U., 2016: Scenario analysis of planting density and pre-commercial thinning: Will the mixed forest have a chance? *European Journal of Forest Research*, 135:885–895.
- Hynynen, J., Repola, J., Mielikäinen, K., 2011: The effects of species mixture on the growth and yield of mid-rotation mixed stands of Scots pine and silver birch. *Forest Ecology and Management*, 262:1174–1183.
- Jactel, H., Nicoll, B. C., Branco, M., Gonzalez-Olabarria, J. R., Grodzki, W., Långström, B. et al., 2009: The influences of foreststand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, 66:701.
- Jaehne, S. C., Dohrenbusch, A., 1997: Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 116:333–345.
- Jaworski, A., 2000: Zasady hodowli lasów górskich na podstawach ekologicznych. Warszawa.
- Jelínek, P., Kantor, P., 2001: Production potential and ecological stability of mixed forest stands in uplands – IV. A mixed spruce/pine stand in the forest type group 2S (fresh, nutrient-medium beech-oak stand). *Journal of Forest Science*, 47:529–544.
- Jönsson, A. M., Appelberg, G., Harding, S., Barring, L., 2009: Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology*, 15:486–499.
- Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B., Mosandl, R., 2008: Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research*, 127:89–101.
- Kohler, M., Sohn, J., Nägele, G., Bauhus, J., 2010: Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) be increased through thinning? *European Journal of Forest Research*, 129:1109–1118.
- Kolström, M., Lindner, M., Vilén, T., Maroschek, M., Seidl, R., Lexer, M. J. et al., 2011: Reviewing the science and implementation of climate change adaptation measures in European forestry. *Forests*, 2:961–982.
- Konôpka, J., Konôpka, B., Nikolov, C., 2008: Analysis of salvage timber felling according to injurious agents and forest regions. *Lesnícky časopis – Forestry Journal*, 54:107–126.

- Köppen, W., 1931: Grundriss der Klimakunde. (Zweite, verbesserte Auflage der Klimate der Erde.). Walter de Gruyter & Co., Berlin.
- Kozak, I., Parpan, T., 2019: Forecasting drying up of spruce forests in Transcarpathia (Ukraine) using the FORKOME model. *Journal of Forest Science*, 65:209–217.
- Kraft, G., 1884: Beiträge zur lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben. Klindworth, Hannover, Germany.
- Králíček, I., Vacek, Z., Vacek, S., Remeš, J., Bulušek, D., Král, J. et al., 2017: Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. *Dendrobiology*, 77:119–137.
- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G. et al., 2016: Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309): aaf8957.
- Lindner, M., Fitzgerald, J. B., Zimmermann, N. E., Rey, Ch., Delzon, S., der Maaten, E. et al., 2014: Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management*, 146:69–83.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Jordi Garcia-Gonzalo, J. et al., 2010: Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259:698–709.
- Margalef, R., 1958: Information theory in ecology. *General Systematics*, 3:36–71.
- Metz, J., Annighofer, P., Schall, P., Zimmermann, J., Kahl, T., Schulze, E. D., Ammer, C., 2016: Site adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Global Change Biology*, 22:903–920.
- Mikulénka, P., Prokúpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Simon, J. et al., 2020: Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* (Mill.) vs. *Picea abies* (L.) Karst. *Central European Forestry Journal*, 66:23–36.
- 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.
- Moreno-Fernández, D., Hernández, L., Sánchez-González, M., Cañellas, I., Montes, F., 2016: Space-time modeling of changes in the abundance and distribution of tree species. *Forest Ecology and Management*, 372:206–216.
- Mountford, M. D., 1961: On E. C. Pielou's index of non-randomness. *Journal of Ecology*, 49:271–275.
- Neuner, S., Beinhofer, B., Knoke, T., 2013: The optimal tree species composition for a private forest enterprise—applying the theory of portfolio selection. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 28:38–48.
- Novák, J., Dušek, D., Slodičák, M., Kacálek, D., 2017: Importance of the first thinning in young mixed Norway spruce and European beech stands. *Journal of Forest Science*, 63:254–262.
- Novák, J., Slodičák, M., 2009: Thinning experiment in the spruce and beech mixed stands on the locality naturally dominated by beech – growth, litter-fall and humus. *Journal of Forest Science*, 55:224–233.
- O'Hara, K. L., 2015: What is close-to-nature silviculture in a Changing world? *Forestry*, 89:1–6.
- O'Connor, M. I., Holding, J. M., Kappel, C. V., Duarte, C. M., Brander, K., Brown, C. J. et al., 2015: Strengthening confidence in climate change impact science. *Global Ecology and Biogeography*, 24:64–76.
- Petráš, R., Pajtík, J., 1991: Sústava česko-slovenských objemových tabuliek dřevín. *Lesnícky časopis*, 37:49–56.
- Pielou, E. C., 1959: The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *Journal of Ecology*, 47:607–613.
- Pielou, E. C., 1975: Ecological diversity. New York: Wiley, USA, 165 p.
- Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Maugeri, M., 2008: Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology*, 14:1265–1281.
- Podrázský, V., Zahradník, D., Remeš, J., 2014: Potential consequences of tree species and age structure changes of forests in the Czech Republic – review of forest inventory data. *Wood Research*, 59:483–490.
- Podrázský, V., 2019: State of beech pole stands established at the clear-cut and in the underplanting. *Journal of Forest Science*, 65:256–262.
- Pokorný, R., 2013: Pěstování lesů pod vlivem měnícího se klimatu. Brno, Lesnická a dřevařská fakulta, Mendelova univerzita v Brně, 39 p.
- Poleno, Z., 1993: Ekologicky orientované pěstování lesů I. *Lesnictví – Forestry*, 39:475–480.
- Poleno, Z., 1994: Ekologicky orientované pěstování lesů II. *Lesnictví – Forestry*, 40:65–72.
- Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Štefančík, I., Mikeska, M. et al., 2009: Pěstování lesů III. Praktické postupy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, 952 p.
- Pretzsch, H., 2006: Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald*, 61:1158–1159.
- Pretzsch, H., Biber, P., Schütze, G., Uhl, E., Rötzer, T., 2014: Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. *Nature Communications*, 5:4967.
- Pretzsch, H., Schütze, G., 2014: Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. *Forest Systems*, 23:560–572.
- Pretzsch, H., Schütze, G., 2015: Effect of tree species mixing on the size structure, density and yield forest stands. *European Journal of Forest Research*, 135:1–22.

- Pretzsch, H., Biber, P., 2016: Tree species mixing can increase maximum stand density. *Canadian Journal of Forest Research*, 46:1179–1193.
- Prévost, M., Gauthier, M.-M., 2012: Precommercial thinning increases growth of overstory aspen and under-story balsam fir in a boreal mixedwood stand. *Forest Ecology and Management*, 278:17–26.
- Primicia, I., Camarero, J. J., Janda, P., Čada, V., Morrissey, R. C., Trotsiuk, V. et al., 2015: Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate. *Forest Ecology and Management*, 354:77–86.
- Pukkala, T., 2018: Effect of species composition on ecosystem services in European boreal forest. *Journal of Forest Research*, 29:261–272.
- Quitt, E., 1971: Klimatické oblasti Československa. Academia, Praha, 73 p.
- Rabasa, S. G., Granda, E., Benavides, R., Kunstler, G., Espelta, J. M., Ogaya, R. et al., 2013: Disparity in elevational shifts of European trees in response to recent climate warming. *Global Change Biology*, 19:2490–2499.
- Reineke, L. H., 1933: Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research*, 46:627–638.
- 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*, 61:456–464.
- Rigling, A., Bigler, C., Eilmann, B., Feldmeyer-Christe, E., Gimmi, U., Ginzler, C. et al., 2013: Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Global Change Biology*, 19:229–240.
- Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A. et al., 2016: Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *European Journal of Forest Research*, 135:23–49.
- Ripley, B. D., 1981: *Spatial Statistics*. New York, John Wiley & Sons: 252.
- Roig, S., Río, M., Cañellas, I., Montero, G., 2005: Litter fall in Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. stands under different thinning regimes. *Forest Ecology and Management*, 206:179–190.
- Saltré, F., Duputié, A., Gaucherel, C., Chuine, I., 2014: How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. *Global Change Biology*, 21:897–910.
- Scheffers, B. R., Meester, L. D., Bridge, T. C. L., Hoffmann, A. A., Pandolfi, J. M., Corlett, R. T., Watson, J. E. M., 2016: The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354:aaf7671.
- Seidl, R., Aggestam, F., Rammer, W., Blennow, K., Wolfslehner, B., 2016: The sensitivity of current and future forest managers to climate-induced changes in ecological processes. *Ambio*, 45:430–441.
- Seidl, R., Rammer, W., Lexar, M., 2011: Climate change vulnerability of sustainable forest management in the Eastern Alps. *Climatic Change*, 106:225–254.
- Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Rammer, W., Verkerk, P. J., 2014: Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change*, 4:806–810.
- Shannon, C. E., 1948: A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal*, 27:379–423.
- Sharma, R. P., Štefančík, I., Vacek, Z., Vacek, S., 2019: Generalized Nonlinear Mixed-Effects Individual Tree Diameter Increment Models for Beech Forests in Slovakia. *Forests*, 10:451.
- Slanař, J., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Cukor, J., Štefančík, I. et al., 2017: Long-term transformation of submontane spruce-beech forests in the Jizerské hory Mts.: dynamics of natural regeneration. *Central European Forestry Journal*, 63:213–225.
- Slodičák, M., Novák, J., 2007: Výchova lesních porostů hlavních hospodářských dřevin. *Lesnický průvodce*, č. 4, Jíloviště – Strnady, VÚLHM, 46 p.
- Šmilauer, P., Lepš, J., 2014: *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5*. Cambridge university press, 361 p.
- Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Králíček, I., Vančura, K., 2019: Growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) natural forests: Dendroclimatic study from Krkonoše National Park. *Central European Forestry Journal*, 65:92–102.
- Švec, O., Bílek, L., Remeš, J., Vacek, Z., 2015: Analysis of operational approach during forest transformation in Klokočná Range, Central Bohemia. *Journal of Forest Science*, 61:148–155.
- Sohn, J. A., Gebhardt, T., Ammer, C., Bauhus, J., Häberle, K. H., Matyssek, R., Grams, T. E., 2013: Mitigation of drought by thinning: short-term and long-term effects on growth and physiological performance of Norway spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management* 308:188–197.
- Spathelf, P., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M., Campioli, M., Dobrowolska, D., 2014: Climate change impacts in European forests: the expert views of local observers. *Annals of Forest Science*, 71:131–137.
- Štefančík, I., 2006: Changes in tree species composition, stand structure, qualitative and quantitative production of mixed spruce, fir and beech stand on Stará Pila research plot. *Journal of Forest Science*, 52:74–91.
- Štefančík, I., Kamenský, M., 2006: Natural change of tree species composition in mixed spruce, fir and beech stands under conditions of climate change. *Lesnický časopis – Forestry Journal*, 52:61–73.
- Štefančík, I., 2010: Vplyv výchovy a poškodenia snehom na zmeny drevinového zloženia, porastovej výstavby, kvalitatívnej a kvantitatívnej produkcie zmiešanej smrekovej dlovo-bukovej žrdoviny na výskumnej ploche Stará pila. *Lesnícky časopis – Forestry Journal*, 56:129–154.

- Štefančík, I., 2015: Rast, štruktúra a produkcia bukových porastov s rozdielnym režimom výchovy. Zvolen, NLC, 148 p.
- Štefančík, I., Vacek, S., Podrázský, V., 2018: The most significant results of long-term research on silviculture experiments focusing on spruce and beech in the territory of the former Czechoslovakia. Central European Forestry Journal, 64:180–194.
- Štefančík, I., Vacek, Z., Sharma, R. P., Vacek, S., Rösslová, M., 2018: Effect of thinning regimes on growth and development of crop trees in *Fagus sylvatica* stands of Central Europe over fifty years. Dendrobiology, 79:141–155.
- Vacek, S., Simon, J. et al., 2009: Zakládání a stabilizace lesních porostů na bývalých zemědělských degradovaných půdách. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, 792 p.
- Vacek, S., Hejčman, M., 2012: Natural layering, foliation, fertility and plant species composition of a *Fagus sylvatica* stand above the alpine timberline in the Giant (Krkonoše) Mts., Czech Republic. European Journal of Forest Research, 131:799–810.
- Vacek, S., Vacek, Z., Podrázský, V., Bílek, L., Bulušek, D., Štefančík, I., 2014: Structural Diversity of Autochthonous Beech Forests in Broumovské Stěny National Nature Reserve, Czech Republic. Austrian Journal of Forest Science, 131:191–214.
- Vacek, S., Vacek, Z., Bulušek, D., Bílek, L., Schwarz, O., Simon, J., Štícha, V., 2015a: The role of shelterwood cutting and protection against game browsing for the regeneration of silver fir. Austrian Journal of Forest Science, 132:81–102.
- Vacek, S., Vacek, Z., Bulušek, D., Putalová, T., Sarginci, M., Schwarz, O. et al., 2015b: European Ash (*Fraxinus excelsior* L.) Dieback: Disintegrating forest in the mountain protected areas, Czech Republic. Austrian Journal of Forest Science, 4:203–223.
- Vacek, S., Černý, T., Vacek, Z., Podrázský, V., Mikeska, M., Králíček, I., 2017a: Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe. Forest Ecology and Management, 398:75–90.
- Vacek, S., Prokúpková, A., Vacek, Z., Bulušek, D., Šimůnek, V., Králíček, I. et al., 2019b: Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe. Journal of Forest Science, 65:331–345.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Podrázský, V., Remeš, J., Král, J., Putalová, T., 2017b: Effect of fungal pathogens and climatic factors on production, biodiversity and health status of ash mountain forests. Dendrobiology, 77:1755–1315.
- Vacek, Z., Vacek, S., Slanař, J., Bílek, L., Bulušek, D., Štefančík, I. et al., 2019a: 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.
- Viewegh, J., Kusbach, A., Mikeska, M., 2003: Czech forest ecosystem classification. Journal of Forest Science, 49:74–82.
- Vinš, B. et al., 1997: Impacts of a Potential Climate Change on Forests of the Czech Republic. Národní klimatický program, 23. ČHMÚ, 142 p.
- Vitali, V., Forrester, D. I., Bauhus, J., 2018: Know your neighbours: drought response of Norway Spruce, Silver Fir and Douglas Fir in mixed forests depends on species identity and diversity of tree neighbourhoods. Ecosystems, 21:1215–1229.
- Waskiewicz, J., Kenefic, L., Weiskittel, A., Seymour, R., 2013: Species mixture effects in northern red oak-eastern white pine stands in Maine, USA. Forest Ecology and Management, 298:71–81.
- Zimmermann, J., Hauck, M., Dulamsuren, C., Leuschner, C., 2015: Climate Warming-Related Growth Decline Affects *Fagus sylvatica*, But Not Other Broad-Leaved Tree Species in Central European Mixed Forests. Ecosystems, 1:560–572.

Other sources

- Forest Europe, 2015: Madrid Ministerial Declaration: 25 years together promoting Sustainable Forest Management in Europe. 7th Conference Ministerial Forest Europe, Madrid.
- IPCC, 2013: Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, New York: Cambridge University Press.

5.3. Tematický okruh III – Vliv klimatických faktorů na růst

5.3.1. Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* (Mill.) vs. *Picea abies* (L.) Karst.

5. MIKULENKA P., PROKÚPKOVÁ A., VACEK Z., VACEK S., BULUŠEK D., SIMON J., ŠIMŮNEK V., HÁJEK V. (2020): Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* (Mill.) vs. *Picea abies* (L.) Karst. Central European Forestry Journal, 66 (1): 23–36.

Smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.) a jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.) jsou hlavními dřevinami střední Evropy, které jsou v současnosti velmi ohrožené v důsledku působení klimatických změn, jako je zvyšující se teplota, nerovnoměrné rozložení srážek, dlouhodobé periody sucha, frekventovanější větrné disturbance a intenzivnější extrémní události. Na druhou stranu nesmíme zapomínat na sekundární biotické škůdce, zejména kůrovce a houbové patogeny. Tento výzkum byl zaměřen na analýzu vlivu klimatických faktorů a znečištění ovzduší na radiální růst jedle bělokoré a smrku ztepilého ve smíšených různověkých porostech (56–146 let) v Chráněné krajinné oblasti Jeseníky (LS Janovice, stanoviště 5K a 5O). Cílem bylo komplexně zhodnotit diverzitu, strukturu a produkci těchto porostů a zároveň určit interakce mezi radiálním růstem jedle a smrku s koncentracemi znečišťujících látek v ovzduší (SO₂, NO_x, troposférický ozon) a klimatickými faktory (srážky, teplota). Pro stanovení struktury lesa a produkce byla použita technologie Field-Map (IFER). Pro analýzu radiálního růstu bylo na 5 trvalých výzkumných plochách odebráno celkem 100 vývrtů ve výšce 1,3 m pomocí Presslerova nebozezu. Výsledky ukázaly, že koncentrace SO₂ a NO_x měly negativní vliv na radiální růst jedle, zatímco radiální růst smrku byl více negativně ovlivněn troposférickým ozonem (AOT40F). Jedle vykazovala signifikantně vyšší variabilitu radiálního růstu a byla citlivější na vliv klimatických faktorů ve srovnání se smrkem. Na druhou stranu, jedle se ukázala jako poměrně adaptabilní dřevinou, která dobře regenerovala po odeznění stresových faktorů, jako je imisní zátěž, napadení korovnicí kavkazskou (*Dreyfusia nordmannianae* Eckst.) nebo poškození mrazem. Limitujícím faktorem pro radiální růst byly v této studované horské oblasti nízké teploty, zejména u jedle. Jedle byla značně citlivá na pozdní mrazy, zatímco smrk na zimní vysychání a jarní sucha, zejména v synergii s imisní zátěží. Závěrem lze konstatovat, že přestárlé kmenoviny byly výrazněji negativně ovlivněny imisní zátěží a klimatickými extrémy ve srovnání s mladými porosty i porosty středního věku (tyčoviny, dospívající kmenoviny).

Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* Mill. vs. *Picea abies* (L.) Karst.

Petr Mikulenk¹, Anna Prokůpková², Zdeněk Vacek^{2*}, Stanislav Vacek²,
Daniel Bulušek², Jaroslav Simon¹, Václav Šimůnek², Vojtěch Hájek²

¹ Mendel University Brno, Faculty of Forestry and Wood Technology, Zemědělská 1/1665, CZ – 613 00 Brno, Czech Republic

² Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129,
CZ – 165 21 Prague 6 – Suchbát, Czech Republic

Abstract

Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) are main tree species of Central Europe that are currently highly vulnerable in times of global climate change. The research deals with the effect of climate and air pollution on radial growth of silver fir and Norway spruce in mixed age-varied (56 – 146 years) forests in the Jeseníky Protected Landscape Area, the Czech Republic. The objectives were to evaluate biodiversity, structure and production, specifically interaction of radial growth of fir and spruce to air pollution (SO₂, NO_x, tropospheric ozone) and climatic factors (precipitation, air temperature). Concentration of SO₂ and NO_x had negative effect on radial growth of fir, while radial growth of spruce was more negatively influenced by tropospheric ozone. Fir showed higher variability in radial growth and was more sensitive to climatic factors compared to spruce. On the other hand, fir was relatively adaptable tree species that regenerated very well when the pressure of stress factors subsided (air pollution load, Caucasian bark beetle, frost damage). Low temperature was a limiting factor of radial growth in the study mountainous area, especially for fir. Fir was significantly sensitive to late frost, respectively, spruce to winter desiccation and spring droughts with synergism of air pollution load. Generally, older forest stands were more negatively influenced by air pollution load and climatic extremes compared to young trees.

Key words: silver fir; Norway spruce; tree-ring dating; stand structure; biodiversity; Central Europe

Editor: Bohdan Konôpka

1. Introduction

Silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) are the most productive of native European coniferous tree species (Korpel et al. 1982). Silver fir is a tree species currently growing in Central and Southern Europe (Korpel et al. 1982). Its range is relatively small, rather local, more or less coinciding with the distribution of mountain massifs and zones. Fir is predominantly a mountain species that, in the northern part of its area, descends to the hills or, marginally, lowlands (Hejný & Slavík 1997). In warm climate areas it moves to higher altitudes (Musil & Hamerník 2007). It is a species of oceanic climate with mild winters and with demands for sufficient moisture during the year (Bernadzki 2008). Silver fir suffers from strong winter frosts. Long-lasting low temperatures result in the formation of false heart (Úradníček et al. 2001). In the Czech Republic, fir concentrates in lower mountain areas. Its optimum is on gleyed and waterlogged soils at 500–900

m a.s.l. (Hejný & Slavík 1997). Particular attention has been paid to the importance of fir in silviculture and to the consequences of its decreasing numbers in Europe since the 16th century (Cramer 1984; Larsen 1986). In the course of the last century, the reduction in numbers continued in many places (Gömöry et al. 2004) and today, both natural and anthropogenic stresses often contribute to the mortality of fir individuals (Bošela et al. 2014). In spite of that, fir and fir-mixed forests make up an important part of the central and south-eastern European landscape (EEA 2006; Bošela et al. 2018). On the other hand, Norway spruce has a continuous distribution in Northern Europe and islet in the mountains of Central and Southern Europe (Auders & Spicer 2012; Farjon & Filer 2013). In the Czech Republic, spruce occurs in the Hercynian-Carpathian region, where it grows in almost all the mountains at 700–1350 m a.s.l. (Úradníček et al. 2009). Spruce grows predominantly on poor soils of podzol and cambisol (Binkley & Fisher 2013), where, how-

*Corresponding author. Zdeněk Vacek, e-mail: vacek@fd.czu.cz

ever, nitrogen deposition has increased forest growth in recent decades (Viet et al. 2013; Meunier et al., 2016). Spruce is very sensitive to air pollution (especially SO_2) and droughts (Godek et al. 2015; Vacek et al. 2017, 2019). Significant disturbances in spruce stands are also caused by windstorms and bark beetle outbreaks (Čada et al. 2013; Vacek et al. 2015), especially in the context of the advancing global climate change (Hanewinkel et al. 2013).

Global climate change puts pressure on forest ecosystems (Bonan 2008; Usbeck et al. 2010; Čater & Diaci 2017), with tree growth most affected by rising temperatures and drought (Frank et al. 2015; Hartmann et al. 2015). In general, these factors make trees more vulnerable to forest insects and pathogens (Choat et al. 2012; Anderegg et al. 2013). Consequently, a number of studies supply evidence that climatic factors also significantly affect the growth of silver fir (Gentilesca & Todaro 2008; Koprowski 2013). In many areas, withering of firs is directly ascribed to climate change (Hanewinkel et al. 2013; Boettger et al. 2014; Konôpková et al. 2018). Accordingly, some authors suggest that fir can achieve greater productivity in mixed stands (Toigo et al. 2015) and also that fir growth sensitivity to summer droughts is lower in mixed stands (Metz et al. 2016; Vitali et al. 2017).

In relation to climate variability, changes in the radial growth of trees and in the sequence of phenological features and their ecological species amplitude occur, whereas these changes are affecting the dynamics of the communities (Rita et al. 2014). Climate change, however, also indirectly contributes to more frequent dry seasons that are consistent with a potential 4–27% reduction in precipitation in Europe (Ripullone et al. 2009), primarily in summer (Gao & Giorgi 2008). In particular, warm summers and repeated drought significantly affect the health of fir and spruce (Büntgen et al. 2014; Gazol et al. 2015; Konôpková et al. 2018). The largest decline in fir growth has been recorded in the southern part of its area (Battipaglia et al. 2009; Cailleret & Davi 2010). Hand in hand with the anticipated increase in climatic extremes (Couvou & Rahmstorf 2012; Kogan et al. 2013) species diversity of forest ecosystems is expected to alter in many places (McDowell & Allen 2015). This is in line with the fact that climate warming leads to shifts in species areas in response to a change in their climate optimum, with major impacts at the margins of the species areas (Davis et al. 2005; Lenoir et al. 2009; Hernández et al. 2019). From this point of view, fir is supposed to be one of the species that will replace spruce in many places because fir is more resistant to drought than spruce (Vitali et al. 2018).

Changing climate conditions will, in the future, call for emphasis on responsible, close-to-nature management based on detailed knowledge of species-specific growth responses, climate change-induced stimuli (Bolte et al. 2009; Elliott et al. 2015). Growth responses should then be investigated through annual ring increments

of individuals, as annual tree-rings provide detailed retrospective information on tree growth under previous conditions of ecosystem environments (Altman et al. 2017; Sohar et al. 2017) and reliably reflect the link between growth, climatic and extreme climatic phenomena (Gazol et al. 2016; Bhuyan et al. 2017). The specific environmental conditions are usually reflected in the annual rings' width (Koprowski 2013). Some factors, such as frost or summer drought, may have an immediate effect on the ring width, while other factors such as winter drying may affect the rings with delay because growth tissues are relatively calm during winter months (Putalová et al. 2019). The effect of different environmental factors therefore causes different annual ring widths and structures that systematically alter the tree's growth dynamics (Fritts 1976; Cukor et al. 2019a, b).

In addition to climate, air pollution also has a significant impact on radial growth (Elling et al. 2009; Diaci 2011; Boettger et al. 2014; Bošela et al. 2014), as fir was considered one of the species most sensitive to air pollution (Wentzel 1980; Ulrich 1981). A strong air pollutant load, in particular, decreases the ring width significantly (Sander & Eckstein 2001; Wilczyński 2006). However, other environmental stimuli, especially insect pests, fungal pathogens etc., also influence the variability of the ring width (Schweingruber 1996). A decline of the fir during the period of air pollution ecological disasters was often associated with the damage of fir stands caused by the Caucasian fir gall aphid (*Dreyfusia nordmannianae*) and the balsam woolly aphid (*Dreyfusia piceae*) – (Mrkva 1994). Pathogenic infections also contributed to the deterioration of fir health (Brill et al. 1981; Blaschke 1982). These environmental stimuli usually manifest and pass too quickly to be a reliable indicator of forest ecosystem degradation (Godek et al. 2015). However, temporal weather anomalies within growth trends can be separated, as they are similar in all stands of the same species in the area, whether air-polluted or not; it is similar in the case of biotic pests (Ferretti et al. 2002; Sensula et al. 2015). In recent years, increased regeneration and recovery of fir growth trend has been observed in a number of places where pollution has been reduced (Elling et al. 2009; Hauck et al. 2012).

This paper evaluates the effect of climate and air pollution on the radial growth of fir and spruce mixed age-varied forest stands cultivated by close-to-nature methods in the Jeseníky Mts. The objectives were 1) to determine structure, biodiversity and production parameters of fir-spruce mixed forest stands, 2) to compare the dynamics of radial growth of fir and spruce and their differences, 3) to describe the effect of air pollution load (SO_2 , NO_x , tropospheric ozone), climatic factors (temperature, precipitation) and pathogenic infections on growth of both the study tree species and 4) to estimate the relationship between climate, air pollution and radial growth of fir and spruce.

2. Material and methods

2.1. Study area

The area of interest is located in the Jeseníky Protected Landscape Area, in the east part of the Czech Republic. The study site belongs to the gene reserve of GZ 160-3 Hofwald silver fir and is located at the foothills of the Hrubý Jeseník mountain range on 136.4 ha at an altitude of 625–725 m a.s.l. The area serves for protection and reproduction of gene diversity of an important population of silver fir. The silver fir stands are richly structured, belonging to special-purpose forests and managed in the selection and shelterwood system. The annual temperature of the locality is 6.4 °C, and the annual precipitation varies around 705 mm. The vegetation period lasts 130 days. The geological base consists mainly of phyllites, partially quartzites and sediments. Mesotrophic cambisols are the predominant soil type, with sporadic pseudogleys and gleys.

Tree species composition include 40 % silver fir and 20 % Norway spruce. European beech (*Fagus sylvatica* L.), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), European white birch (*Betula pendula* Roth.) and European larch (*Larix decidua* Mill.) are admixed, with black alder (*Alnus glutinosa* [L.] Gaertn.) on soils affected by water. The communities belong to the association *Luzulo-Alnetum albae* Oberdorfer 1957. Localization of permanent research plots (PRP) is shown in Fig. 1 and a summary of the PRP basic data is given in Table 1.

2.2. Data collection

Field-Map technology (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.) was used to determine the structure of the tree layer of mixed forest stands on five PRP of 50 × 50 m (0.25 ha) in 2018. The positions of all trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 7 cm were localized. The height of the live crown base and the crown diameter were also measured in the tree layer, at least in 4 directions perpendicular to each other. Diameters of the tree layer were measured by a Mantax Blue metal calliper (Haglöf, Sweden) with an accuracy of 1 mm and heights

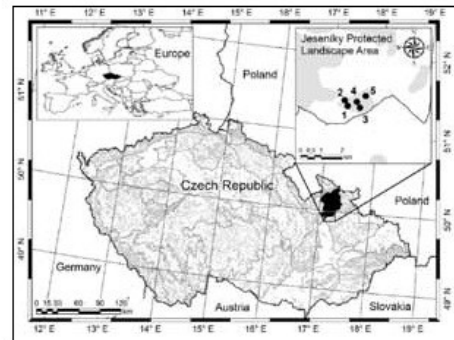


Fig. 1. Localization of mixed stands of silver fir and Norway spruce on permanent research plots Janovice 1–5 in the Jeseníky Protected Landscape Area; grey colour indicates forest cover.

were measured using a Vertex laser hypsometer (Haglöf, Sweden) with an accuracy of 0.1 m.

Data for radial growth analysis was obtained by taking cores at a height of 1.3 m by a Pressler borer (Mora, Sweden) from 20 live dominant and co-dominant fir and spruce trees. The core samples were randomly (RNG function in Excel) taken from trees in upslope/downslope direction in spring 2019. Annual ring widths were measured with an accuracy of 0.01 mm by an Olympus binocular microscope on the LINTAB measuring table and recorded with TsapWin software (Rinntech).

2.3. Data analysis

The basic structure, diversity and production characteristics of the tree layer were evaluated by the SIBYLA 5.1. forest growth simulator (Fabrika & Ďureký 2005). The stand volume was calculated according to Petráš & Pajtlík (1991). The relative stand density index (SDI; Reineke 1933), the crown closure (CC; Crookston & Stage 1999) and the crown projection area (CPA) were observed for each plot. The maximum SDI value was derived from the model of the yield tables (Halaj et al.

Table 1. Overview of the basic site and stand characteristics of the permanent research plots in 2018 according to Forest Management Plan.

PRP	GPS	Altitude [m]	Exposition	Slope [°]	Forest site type	Geology	Soils	Tree species proportion [%]	Age [y]	Stand volume [m ³ ha ⁻¹]
1	49°56.638'N 17°13.515'E	695	SE	7	SK	phyllite	cambisol	AA 20, PA 50, LD 25, RB 5	146	639
2	49°56.632'N 17°13.408'E	710	E	3	SK	quartzite	cambisol	AA 15, PA 60, LD 24, RB 1	139	605
3	49°56.573'N 17°13.817'E	660	SE	3	SO	sediment	gleyzol	AA 45, PA 50, AG 5	56	387
4	49°56.604'N 17°13.785'E	670	SE	3	SO	sediment	gleyzol	AA 30, PA 65, AG 5	60	398
5	49°56.701'N 17°13.930'E	675	SE	4	SK	sediment	cambisol	AA 40, PA 60	85	501

Notes: forest site type: SO – *Regio-Alnetum varci laurum* on mesotrophic soils, SK – *Alnus-Regio-Alnetum varci laurum*, tree species: AA – silver fir (*Abies balsamica* Mill.), PA – Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.), LD – European larch (*Larix decidua* Mill.), RB – European beech (*Fagus sylvatica* L.), AG – black alder (*Alnus glutinosa* [L.] Gaertn.).

1987). Periodic annual increment (PAI) was derived for a period of 5 years. Diversity was evaluated by species richness (Margalef 1958), species heterogeneity (Shannon 1948), species evenness (Pielou 1975), Arten-profile index (Pretzsch 2006), diameter and height differentiation (Füldner 1995), crown differentiation and total stand diversity (Jaehne & Dohrenbusch 1997; Table 2).

In order to date the core samples (16–20 analysed samples per tree species on each PRP) and eliminate the errors associated with an occurrence of missing tree-rings, each incremental series was cross-dated using the PAST4 statistical tests (Knibbe 2007) and subsequently subjected to visual inspection according to Yamaguchi (1991). If a missing ring was found, a ring of 0.01 mm width was inserted in its place. A 100-year spline in PRP 1 and 2, 50-year spline in PRP 3 and 4, and 70-year spline in PRP 5 were used to eliminate the age trend. Detrending was made in R, in the DplR package. The main dendrochronological character indices were calculated, as described by methodology according to Bunn & Mikko (2018), focusing on characterising each plot and tree species separately. The expressed population signal (EPS) was calculated for detrended data sets that indicates the reliability of a chronology as a fraction of the joint variance of a theoretically infinite tree population, signal to noise ratio (SNR) that evaluates the signal strength of the chronology and R-bar inter-series correlation (Fritts 1976).

The analysis of negative pointer years characterizing extreme low radial growth was done according to Schweingruber (1996). For each tree the pointer year was tested as an extremely narrow tree-ring that does not reach 40% of the increment average from the four preceding years. The occurrence of the negative year was proved if such a strong reduction in increment occurred at least in 20% of trees on the PRP.

Data from air pollution monitoring stations and meteorological stations were used to derive air pollutant and climatic factors. An analysis of air pollution situation by SO_2 , NO_x and the tropospheric ozone mean and maximum concentrations in the growing season was performed using available data from the Košetice station (1993–2017; 532 m a.s.l.; GPS 49.5735N 15.0803E). Tropospheric ozone concentration for forest was characterized by exposure index AOT40F (Werner & Spranger 1996). Climatic factors (air temperature and precipitation) conditions were evaluated on the basis of data from the Světlá Hora meteorological station covering the years (1970–2018; 628 m a.s.l.; GPS 50.9448N, 17.2295E).

The development of air temperature and precipitation conditions was studied on the basis of a mean annual air temperature, air temperature in (non-) growing season, air temperature in individual months, annual sum of precipitation, sum of precipitation in (non-) growing season and sum of precipitation in individual months.

The standardized (detrended) tree-ring index series from the PRP were correlated by the Pearson correlation coefficient with the climate data (precipitation, air temperatures) and air pollution data (SO_2 , NO_x and tropospheric ozone concentrations) in the Statistica 12 (StatSoft, Tulsa). The DendroClim software (Biondi & Waikul 2004) was used to model radial growth depending on climate monthly characteristics. Unconstrained principal component analysis (PCA) in Canoco 5 (Šmilauer & Lepš 2014) was used to analyse relationships between growth of fir and spruce on the PRPs, climatic factors and air pollution data in 1993–2017. Data were log-transformed, centred and standardized before the analysis.

3. Results

3.1. Structure and biodiversity of the stands

The number of live trees ranged between 336–816 trees ha^{-1} with the stand density index of 0.62–0.88 in 2018 (Table 3). The mean basal area was in range of 43.4–53.3 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$. The stand volume ranged from 486 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ (PRP 3) to 594 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ (PRP 5). Fir had the largest stand volume (74.2 and 54.6%) on two PRP (3 and 4), and spruce (65.9, 60.2 and 68.0%) on three PRP (1, 2 and 5). European larch occurred only on two PRP and its share was marginal (2.2 and 4.3%). The periodic annual increment was 7.7–10.8 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ and the mean annual increment varied between 8.1–9.9 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{y}^{-1}$.

In terms of species diversity, species richness was low (D 0.157–0.298), species heterogeneity ranged from low to medium (H' 0.256–0.354) and species evenness shows moderate to very high species diversity (E 0.588–0.968; Table 4). The vertical structure was relatively variable (A 0.428–0.675), ranging from moderately diversified (PRP 1, 2, 4, 5), consisting of two storeys, up to a substantially diversified spatial structure (PRP 3) which consists of 3 storeys. Füldner's index of height (TM_h 0.132–0.532) and diameter (TM_d 0.252–0.580) differentiation points to stands with mostly low (PRP 1, 3, 4, 5) to medium (PRP 2) structural differentiation. In terms of total stand

Table 2. Overview of indices describing the stand diversity and their common interpretation.

Criterion	Quantifiers	Label	Reference	Evaluation
Species diversity	Richness	D (Mai)	Margalef (1958)	minimum D = 0, higher D = higher values
	Heterogeneity	H' (Si)	Shannon (1948)	minimum H' = 0, higher H' = higher values
	Evenness	E (Pii)	Pielou (1975)	range 0–1; minimum E = 0, maximum E = 1
Vertical diversity	Arten-profile index	A (Pri)	Pretzsch (2006)	range 0–1; balanced vertical structure A < 0.3; selection forest A > 0.9
Structure differentiation	Diameter dif.	TM_d (Fi)	Füldner (1995)	range 0–1; low TM_d < 0.3; very high differentiation TM_d > 0.7
	Height dif.	TM_h (Fi)		
	Crown dif.	K (J&Di)	Jaehne & Dohrenbusch (1997)	low K < 1; very high differentiation K > 3
Complex diversity	Stand diversity	B (J&Di)	Jaehne & Dohrenbusch (1997)	monotonous structure B < 4; uneven structure B = 6–8; very diverse structure B > 9

Table 3. Structural and production characteristics on permanent research plots 1–5 in 2018.

PRP	Age [y]	dbh [cm]	h [m]	v [m ³]	N [trees ha ⁻¹]	BA [m ² ha ⁻¹]	V [m ³ ha ⁻¹]	PAI [m ³ ha ⁻¹ y ⁻¹]	MAI [m ³ ha ⁻¹ y ⁻¹]	CC [%]	CPA [ha]	SDI
<i>Abies alba</i>												
1	146	22.0	11.78	0.465	352	13.1	164	2.6	2.73	44.8	0.59	0.25
2	139	38.8	23.74	1.563	144	16.6	225	3.5	3.75	32.4	0.39	0.26
3	56	32.4	23.75	0.902	400	33.0	361	7.5	6.02	70.1	1.21	0.54
4	60	27.4	21.20	0.599	480	28.3	288	7.1	4.80	78.9	1.55	0.49
5	85	41.3	29.41	1.692	112	15.0	189	3.7	3.15	50.2	0.70	0.22
<i>Picea abies</i>												
1	146	43.6	30.20	1.901	192	28.5	365	4.1	6.08	49.3	0.68	0.38
2	139	42.5	27.62	1.768	192	26.8	340	4.2	5.67	48.8	0.67	0.37
3	56	30.3	23.24	0.710	176	12.7	125	1.9	2.08	39.7	0.51	0.20
4	60	30.8	23.22	0.711	320	23.8	228	3.3	3.80	65.6	1.07	0.37
5	85	38.5	27.14	1.330	304	35.2	404	4.1	6.73	75.8	1.42	0.50
All tree layer												
1	146	30.5	17.96	0.911	608	43.9	554	6.8	9.23	77.4	1.49	0.68
2	139	40.7	25.96	1.680	336	43.4	565	7.7	9.42	65.4	1.06	0.62
3	56	31.8	23.59	0.843	576	45.6	486	9.4	8.10	82.0	1.71	0.73
4	60	28.9	22.08	0.646	816	53.3	527	10.8	8.78	93.2	2.69	0.88
5	85	39.3	27.75	1.428	416	50.2	594	7.6	9.90	88.0	2.12	0.72

Notes: Age – mean stand age, dbh – mean quadratic diameter at breast height, h – mean height, v – mean tree volume, N – number of trees per hectare, BA – basal area, V – stand volume, PAI – periodic annual increment, MAI – mean annual increment, CC – canopy closure, CPA – crown projection area, SDI – stand density index.

Table 4. Biodiversity of tree layer on permanent research plots 1–5 in 2018.

PRP	D (Mai)	H' (Si)	E (Pii)	A (Pri)	TM _d (Fi)	TM _h (Fi)	K (J&Di)	B (J&Di)
1	0.157	0.354	0.588	0.531	0.300	0.256	1.983	7.320
2	0.298	0.289	0.960	0.488	0.580	0.532	1.720	5.630
3	0.166	0.256	0.850	0.675	0.291	0.176	0.805	3.917
4	0.172	0.342	0.717	0.551	0.300	0.183	0.938	5.236
5	0.161	0.265	0.880	0.428	0.252	0.132	0.784	3.506

Notes: D – species richness index, H' – species heterogeneity index (entropy), E – species evenness index, A – Arten-profile index, TM_d – diameter differentiation index, TM_h – height differentiation index, K – crown differentiation index, B – total diversity index.

diversity, PRP 3 and 5 show monotonous structure (B 3.506–3.917), PRP 2 and 4 even structure (B 5.236–5.630) and PRP 1 shows uneven structure (B = 7.630). The crown differentiation ranges from fairly low (PRP 3–5) to moderate (PRP 1 and 2). Generally high biodiversity was on older (139–146 y) mature forest stands on PRP 1–2 compared to younger stands (56–85 y) on PRP 3–5.

signal value shows a high number in PRP 4 (0.944 and 0.903), but EPS was significant (significant EPS level is 0.850) in both tree species on all PRP except fir on PRP 2 (0.849). SNR value shows that best chronology (without noise) was in fir on PRP 3 and 4 (16.938 and 11.353). The highest SNR noise was described in fir on the oldest PRP 1 and 2 (3.078 and 5.260). First-order autocorrelation shows values ranging from 0.654 to 0.844 and R-bar from 0.241 to 0.504.

3.2. Tree-ring characteristics

Characteristics of dendrochronology analysis are numerically described in Table 5 that shows basic indicators. Average tree-ring width was the lowest on PRP 1 in spruce (1.63 mm $\pm$ 0.69 SD) and on PRP 2 in fir (1.63 mm $\pm$ 0.98 SD) on the oldest PRP, while the highest increment was on PRP 3 in spruce (3.84 mm $\pm$ 1.39 SD). Generally, the higher radial growth was in spruce compared to fir (except PRP 1). Expression population

3.3. Dynamics of radial growth of fir and spruce

Significant negative years with low radial increment were observed in older stands on PRP 1, 2 and 5 and in one case on PRP 3 (Table 6). Significant decrease in radial growth was observed especially in fir (3–5 significant years) compared to spruce (1–3 significant years). On

Table 5. Characteristics of the tree-ring chronologies of fir and spruce on permanent research plots 1–5.

PRP	Species	No. of trees	SD	Mean [mm]	ar1	R-bar	EPS	SNR
1	SP	18	0.69	1.63	0.762	0.311	0.879	7.265
	AA	17	0.97	1.69	0.835	0.267	0.859	5.260
2	SP	18	0.89	1.75	0.784	0.329	0.889	8.001
	AA	16	0.98	1.63	0.844	0.241	0.849	3.078
3	SP	20	1.39	3.84	0.723	0.288	0.854	5.830
	AA	20	1.29	3.60	0.654	0.405	0.919	11.353
4	SP	19	1.38	3.32	0.773	0.354	0.903	9.302
	AA	20	1.17	2.89	0.731	0.504	0.944	16.938
5	SP	17	1.23	2.93	0.752	0.380	0.894	8.449
	AA	20	1.31	2.65	0.814	0.367	0.899	8.895

Notes: No. of trees – number of analyzed samples, SD – standard deviation, ar1 – first-order autocorrelation, R-bar – inter-series correlation, EPS – expression population signal, SNR – signal-to-noise ratio.

PRP 1, 2 and 5, the radial dynamics of fir showed decrease caused by the Caucasian fir gall aphid in synergism with air pollution in 1970–1982 (Fig. 2). Significant negative years with low radial increment of fir in 1929, 1933, 1956, 1962 and 1996 were caused by cold years, when the assimilation apparatus was damaged by late frosts. In 1996, the mean coldest temperature from January to March was measured (-5.3°C in 1996, mean -1.5°C).

Table 6. Significant negative pointer years characterizing extreme low radial growth of fir and spruce on permanent research plots 1–5.

Negative pointer years	Silver fir	Norway spruce
PRP 1	1929, 1956, 1962, 1996	1948, 1993
PRP 2	1929, 1933, 1956, 1972, 1996	1980, 1993, 2004
PRP 3	—	1965
PRP 4	—	—
PRP 5	1962, 1979, 1996	—

In spruce, significant negative year 1993 was characterized by the synergism of the highest max. SO_2 concentration ($140 \mu\text{g m}^{-3}$, mean $38 \mu\text{g m}^{-3}$) in the observed period and a lack of precipitation (28 mm, mean 52 mm) on the beginning of growing season (March–May). More significant winter desiccation also occurred in the early spring of 1948 and in 1992–1995. Reduced increment in spruce in 2004 was caused by low precipitation in the growing season. In the study period, several increases in radial growth were observed due to favourable climatic conditions, but also because of silviculture intervention, especially in younger forest stands. For example, on PRP 4 due to strong competition, thinning of $34 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ was carried out in 2006 and the radial increment subsequently increased (Fig. 2).

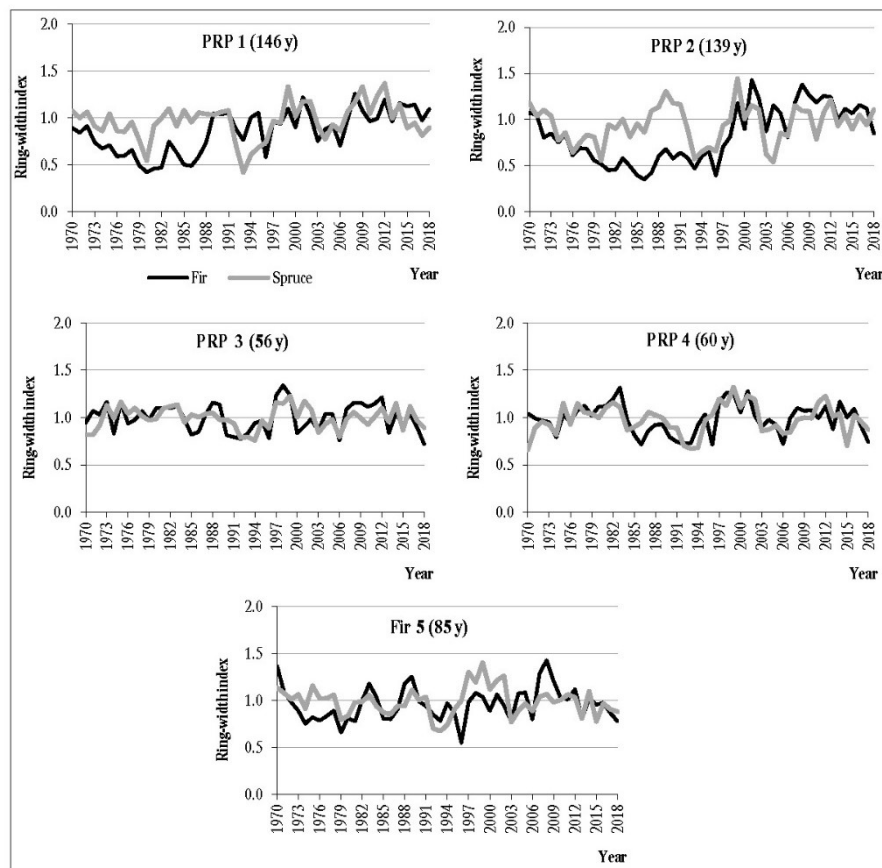


Fig. 2. Standardized mean chronology of silver fir (black line) and Norway spruce (gray line) in 1970–2018 expressed by the tree-ring index on permanent research plots 1–5 (the number of samples in 1970 – PRP 3: spruce 50% and fir 75%; PRP 4: spruce 58% and fir 75%; PRP 1, 2 and 5 100% of spruce and fir; in 1978 100% of samples on PRP 1–5).

Generally, the higher variability in radial growth was observed in fir (± 0.20 SD) in 1970–2018, while the standardized mean site chronology of spruce was relatively more balanced (± 0.16 SD) with partial fluctuations (Fig. 2). Since 1993 the comparable situation in growth variability (± 0.18 SD) has been observed in both tree species. The variability of radial growth was increasing with age of trees, while the highest fluctuation was on PRP 1 and 2 (136–146 y; ± 0.23 SD) and the lowest on PRP 3 and 4 (56–60 y; ± 0.14 SD).

3.4. Effect of climatic factors on radial growth of fir and spruce

Climatic analyses in relation to radial growth showed several significant ($\alpha = 0.05\%$; $r = -0.34$ – 0.36) months in 1970–2018 (Fig. 3). Radial growth of fir was more sensitive to monthly temperature and precipitation compared to spruce. To be precise, on the oldest PRP 1, fir was the most sensitive to climatic factors (8 significant months) from all variants (PRP and tree species). The air temperature had significant effect on radial growth of fir

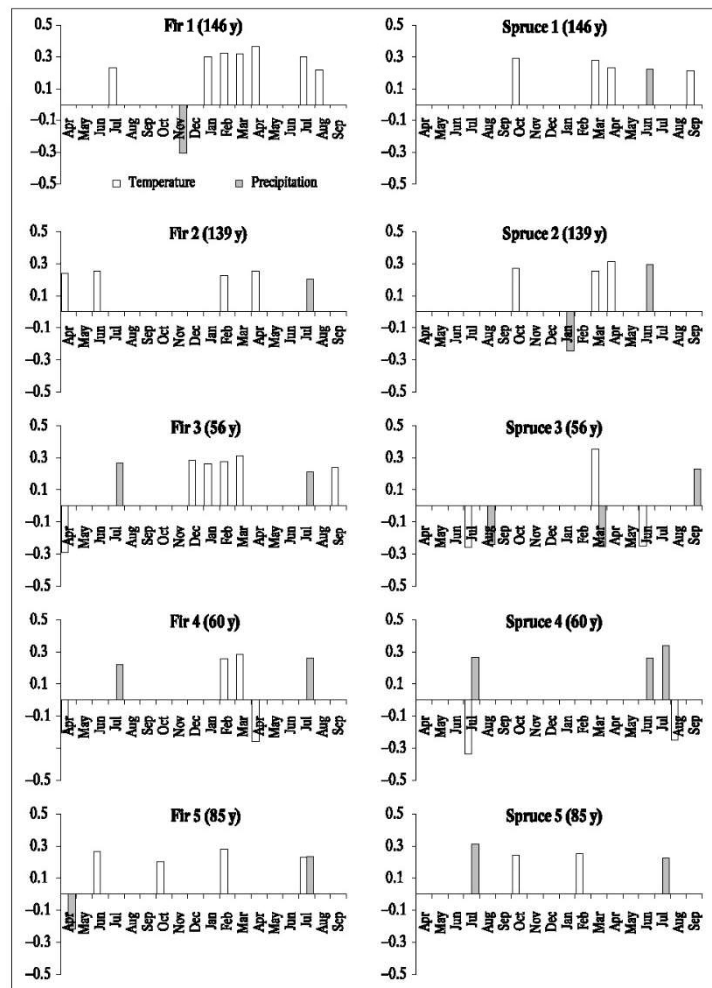


Fig. 3. Correlation coefficients of the standardized tree-ring index chronology of silver fir (left) and Norway spruce (right) with the monthly air temperature (white colour) and precipitation (grey colour) from April to December of the preceding years (capital letters) and from January to September of the current year (lower case) on permanent research plots 1–5 in 1970–2018. Only correlation coefficients of statistically significant values are presented ($\alpha = 0.05\%$).

compared to low impact of precipitation. The effect of air temperature was prevalently positive on all PRP, while in spruce on PRP 3 and 4 the effect of temperature was negative. July (in precipitation) together with February, March and April (in air temperature) were the most significant months in relation to climate-sensitive on radial growth of fir.

In spruce, climate sensitivity of diameter increment was similar on all PRP (4–6 significant months) compared to high variability in fir (5–8 significant months). In younger forest stands, the effect of precipitation was prevailing or equable, while radial growth of spruce in older stands was more affected by air temperature. Diameter increment of spruce was positively correlated especially with the precipitation in June and with air temperature in October of the previous year and March of the current year (Fig. 3).

3.5. Interactions between radial growth, air pollution and climate

Maximum and mean SO_2 concentrations had significant negative effect on fir and spruce radial growth in the oldest stands on PRP 1 and 2 and in fir on PRP 5 ($p < 0.05$ – 0.001 ; Table 7). The highest effect of SO_2 concentration was observed in fir ($p < 0.01$) compared to spruce ($p < 0.05$). NO_x concentrations were in significant negative correlation with fir radial growth on PRP 1, 2 and 4 ($p < 0.05$ – 0.01), while no significant effect was observed in spruce. The mean AOT40F had a similarly negative effect on fir and spruce radial growth, especially on PRP 1 and 2. Conversely, maximum value of exposure index was in significant negatively correlation with spruce growth on all PRP ($p < 0.05$ – 0.01), while in fir it was observed only on two PRP. Generally, SO_2 and NO_x concentrations had higher effect on fir radial growth, while spruce diameter increment was more influenced by tropospheric ozone. The effect of air temperature on fir and spruce radial growth was significant. The highest effect on radial growth ($p < 0.001$) was exerted by mean

annual air temperature of the current year, especially in fir. On the other hand, precipitation did not have any significant effect on the fir radial growth stands ($p > 0.05$) compared to two (on PRP 4 and 5) significant correlations ($p < 0.05$) with a sum of precipitation in the growing season of the current year.

The results of PCA are represented in an ordination diagram in Fig. 4. The first ordination axis explains 43.3% of data variability, the first two axes together explain 59.4% and the first four axes 75.2%. The x-axis illustrates the mean radial growth of fir stands along with ozone exposure index (AOT40F) and the second y-axis represents the sum of precipitation in the current year and in the growing season. SO_2 and NO_x concentrations (mean annual and maximum) were negatively correlated with radial growth of fir and spruce PRP 1 and 2, while ozone exposure index had prevailing negative effect on radial growth of spruce and silver fir on PRP 1 and 2. In relation to air pollution, SO_2 concentrations contribute greatly to the explained variability by the first principal component. On the other hand, precipitation, in terms of climatic factors, contributes less to the explained variability compared to air temperature, especially low effect of precipitation in the non-growing season was observed. Overall, the effect of air temperature on diameter increment was more significant in fir compared to spruce. Conversely, precipitation had higher effect on radial growth in spruce, both especially in the growing season in younger forest stands.

4. Discussion

On the European scale, increased forest ecosystem increment has been apparent since the 1970s, having been often attributed to rising air temperatures in combination with increased nitrogen deposition and increasing atmospheric CO_2 (De Vries et al. 2006; Bontemps et al. 2011). In the Czech Republic, however, the increment of stands has also been significantly limited by a number of negative factors during this period (Putalová et al. 2019;

Table 7. Correlation matrix describing interactions between radial growth of fir and spruce (on permanent research plots 1–5 and summary), precipitation and air temperature (1970–2018) and concentrations of SO_2 , NO_x and AOT40F (1993–2017). Significant correlations are designated by * ($p < 0.05$) and ** ($p < 0.01$).

RWI	SO_2 mean	SO_2 max	NO_x mean	NO_x max	AOT40F mean	AOT40F max	Temp ActAnn	Temp ActVeg	Prec ActAnn	Prec ActVeg
Fir1	-0.49*	-0.51**	-0.52**	-0.33	-0.58**	-0.35	0.61**	0.43*	-0.18	-0.01
Fir2	-0.87**	-0.83**	-0.26	-0.51**	-0.57**	-0.58**	0.42*	0.26	-0.14	-0.03
Fir3	-0.17	-0.20	0.02	-0.19	-0.22	-0.32	0.02	-0.05	0.06	0.13
Fir4	-0.35	-0.39	-0.22	-0.41*	-0.39	-0.39	0.14	-0.04	0.16	0.22
Fir5	-0.47*	-0.50*	-0.20	-0.20	-0.42*	-0.31	0.34*	0.17	0.01	0.12
FirΦ	-0.62**	-0.63**	-0.28	-0.41	-0.50*	-0.47*	0.45**	0.25	-0.07	0.09
Spruce1	-0.65**	-0.60**	-0.03	-0.37	-0.56**	-0.65**	0.23	0.21	-0.05	0.08
Spruce2	-0.54**	-0.48*	-0.20	-0.18	-0.51**	-0.47*	0.40**	0.35*	-0.07	0.06
Spruce3	-0.31	-0.29	-0.15	-0.22	-0.45*	-0.56**	0.04	-0.12	0.15	0.23
Spruce4	-0.21	-0.17	-0.04	-0.26	-0.34	-0.56**	-0.06	-0.09	0.17	0.29*
Spruce5	-0.17	-0.14	-0.07	-0.24	-0.26	-0.51**	0.07	-0.08	0.18	0.34*
SpruceΦ	-0.45*	-0.40*	-0.09	-0.28	-0.48*	-0.61**	0.19	0.10	0.07	0.22

Notes: SO_2 (NO_x) mean – mean annual SO_2 (NO_x) concentration, SO_2 (NO_x) max – maximum SO_2 (NO_x) concentrations, mean (max) AOT40F – ozone exposure index, TempActAnn – mean annual air temperature of the current year, TempActVeg – mean air temperature in the growing season of the current year, PrecActAnn – annual sum of precipitation of current year, PrecActVeg – sum of precipitation in the growing season of the current year.

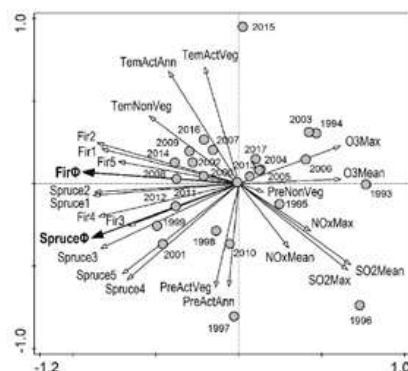


Fig. 4. Ordination diagram of PCA showing relationships between climate data (Tem – mean air temperature, Pre – sum of precipitation, Act – current year, Veg – growing season, NonVeg – non-growing season), ozone exposure index AOT40F and SO_2 and NO_x concentration (mean – mean annual concentration, max – maximum concentration) and tree-ring width for fir and spruce on permanent research plots 1–5 and on average (6); codes 6–10 indicate years 1993–2017.

Vacek et al. 2019). Our results clearly confirm this effect of various negative factors, both biotic and abiotic, on the radial increment of fir and spruce on the studied plots. Climatic factors showed considerable variability over the studied period: the increment at the beginning of the period was influenced by cold or frost damage, while at the end of the period, the effect of higher air temperatures and lower precipitation totals was more prominent, which is, essentially, in line with the climate change. Other climate change research led to similar results (Hanewinkel et al. 2013; Konopková et al. 2018). Specifically, fir was affected not only by the climate but also by the Caucasian fir gall aphid and air pollution in our conditions. This confirms greater variability in radial growth in fir on the study PRP compared to spruce. Although after year 1993, the fir showed significant increase and stabilization in radial growth. Overall, fir proved to be significantly more sensitive to NO_x and SO_2 concentrations in comparison to spruce, especially in older forest stands. On the other hand, spruce was more sensitive to the ozone exposure index. Generally, older stands were more sensitive to the air pollution load, climatic factors and changes in comparison to younger forest, in which radial growth is more influenced by tree competition and silvicultural intervention.

The mixing of tree species in forest stands also plays an important role (Vacek et al. 2019). Vitali et al. (2017) reported lower growth sensitivity to summer droughts in mixed stands. Mins et al. (2018), in turn, documented that the increment of spruce and fir trees is higher when growing together in a mixed stand rather than in monocultures. Similar results are also reported by Toigo et al. (2015). Forrester et al. (2013) then give reasons for better

increment in mixed stands compared to monocultures by more efficient use of underground resources rather than the above-ground. Also, in the case of mixed stands, a better litter ratio and the mineral nutrient cycle in general may be a positive factor (Block 1997; Augusto et al. 2002). In the case of mixing fir and spruce, the positive effects are justified by their ability to create different root systems (Forrester & Albrecht 2014). It can thus be assumed that the variability of increment on the PRP studied in this work was reduced due to mixing. This statement can also be supported by results from monoculture stands where the variability of increment is more diverse (Putalová et al. 2019). On the other hand, the positive effect of mixing on increment strongly depends on climatic and habitat conditions (Huber et al. 2014). However, the effect of climate change may not be negative in alpine areas or at high altitudes (Bolte et al. 2010; Di Filippo et al. 2012).

Climate change effects also depend on tree species (Rötzer et al. 2017; Vacek et al. 2018). Pretzsch et al. (2013) documented that spruce, unlike beech, reacts to drought by a more pronounced decrease in increment. However, when comparing the increment of spruce and fir, our results do not confirm such development unambiguously. On the other hand, it is necessary to admit that a number of various factors affected the studied areas and, thus, it is hard to single out and quantify solely the influence of drought on the increment. Accordingly, the effect of the air temperature and precipitation in the individual months on the increment of individual tree species is also highly differentiated. However, it is clear from the results that climate data have a significant effect on the increment, which corresponds to the results of correlation analyses of numerous other works, e.g. Dittmar et al. (2003), Friedrichs et al. (2009) or Hårdt et al. (2013). On the basis of long-term research, Vitali et al. (2018) confirm positive correlation of lower-altitude increment with summer precipitation and negative correlation with summer air temperatures, both for spruce and for fir; this study, though, does not bring significant higher-altitude correlation neither for spruce nor for fir. In the study area (660–710 m a.s.l.) air temperature had prevalently positive significant effect on radial growth, especially in the first quarter of the year and more in fir compared to spruce.

Relatively significant differentiation of our results can be explained both by the microhabitat conditions and the different type of root systems. Trees may also manifest different incremental responses in the context of a species-specific form of water management strategy, where isohydric species such as spruce close their stomata in dry seasons to maintain a consistent minimum water leaf potential to prevent high water losses and water balance disruption in the plant (del Río et al. 2014). However, this reaction may result in reduced photosynthetic activity and overall reduction in increment (Klein 2014; Roman et al. 2015). Also, different drought adaptation strategies vary from species to species, and can generate better main-

tenance of osmoregulatory and hydrological functions (O'Brien et al. 2014). Moreover, the mixing of deciduous and indeciduous tree species can lead to better growth by diversifying sources from the environment, which can ultimately lead to stress reduction (Pretzsch et al. 2014). In our case, for example, spruce and fir trees can benefit from greater amounts of light and water through larch crown leakage in spring and winter, when larches do not have needles. Rötzer et al. (2017b) describe an illustrative example of such profitable relationship between spruce and beech. Last but not least, a different type of root system also contributes to increased resource efficiency in stands (Dănescu et al. 2016). Higher spring air temperatures are also favoured by the fir as they reduce late frosts to which fir is sensitive (Lebourgeois et al. 2010) and accelerate the onset of cambial activity (Gričar & Čufar 2008; Swidrak et al. 2014). Similarly, in our study, high air temperature in February and March significantly positively influenced radial growth of fir. Moreover, June and July (the period when a great part of radial increment is produced) were confirmed as significant months in the Jeseníky Mts., such as in other mountain spruce forests (Král et al. 2015; Králíček et al. 2017). Mild winter conditions may also improve the increment (Harrington et al. 2010). Conversely, correlation between the increment of fir and precipitation at medium and higher altitudes is generally not as significant as the air temperature (Roland et al. 1999; Carrer et al. 2010). On the study PRP, low air temperature was a significant limiting factor of radial growth of firs compared to low correlation with precipitation. Significantly higher effect of precipitation on diameter increment was observed in spruce because of higher altitude optimum for its growth.

5. Conclusion

The study of radial growth in mixed age-varied fir-spruce forest stands in the Jeseníky Mts. Protected Landscape Area documents higher growth variability and sensitivity to climatic factors and air pollution (SO_2 and NO_x concentrations) in fir compared to spruce. A significant reduction in the radial increment of fir in the late 1970s and early 1980s was induced by air pollution in synergism with Caucasian fir gall aphid infestation, late frosts and winter desiccation. Impact of numerous negative factors is clearly seen on the increment in not only fir, but also in spruce. In spruce, it is primarily the impact of air pollution (especially max. tropospheric ozone concentrations) and drought. On the other hand, fir is a very flexible tree species that regenerates well when the stress factors impact subsides (air pollution, climatic extremes, pathogens). It is therefore a perspective stabilizing tree species, which, even in the face of global climate change, plays an important role in forest ecosystems. What matters is its ability to be an important soil improving tree species and a productive part of various mixed forest stand with sun-

tolerant, semi shadow- and shadow-tolerant tree species. A support of fir in suitable habitats is further enhanced by the large-scale decline of spruce, not only in the Czech Republic but also in all Central Europe.

Acknowledgments

This study was supported by the Ministry of Agriculture of the Czech Republic (NAZV No. QK11910292) and by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences (IGA No. A02/19). We are grateful to two anonymous reviewers and editor-in-chief for their constructive comments and valuable suggestions that helped improve the manuscript.

References

- Altman, J., Fibich, P., Santruckova, H., Dolezal, J., Stepanek, P., Kopacek, J. et al., 2017: Environmental factors exert strong control over the climate-growth relationships of *Picea abies* in Central Europe. *Science of the Total Environment*, 609:506–516.
- Anderegg, W. R., Kane, J. M., Anderegg, L. D., 2013: Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change*, 3:30–36.
- Auders, A. G., Spicer, D. P., 2012: Royal Horticultural Society Encyclopedia of Conifers: A Comprehensive Guide to Cultivars and Species. Royal Horticultural Society, 1507 p.
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., Rothe, A., 2002: Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Sciences*, 59:233–253.
- Battipaglia, G., M. Saurer, P. Cherubini, Siegwolf R. T. W., Cotrufo M. F., 2009: Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and a non-native (*Picea abies* [L.] Karst.) species co-occurring at a drysite in Southern Italy. *Forest Ecology and Management*, 257:820–828.
- Bernadzki, E., 2008: Jodla pospolita – ekologia, zagrożenia, hodowla. PWRiL, Warszawa, p. 7–9.
- Bhuyan, U., Zang, C., Menzel, A., 2017: Different responses of multispecies tree ring growth to various drought indices across Europe. *Dendrochronologia*, 44:1–8.
- Binkley D., Fisher, R. F., 2013: Ecology and Management of Forest Soils. 4th Edn. Chichester: Wiley-Blackwell, 347 p.
- Biondi, F., Waikul, K., 2004: Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. *Computers & Geosciences*, 30:303–311.
- Blaschke, H., 1982: Schadbild und Ätiologie des Tan-nensterbens: III. Das Vorkommen einer Phytophthora-Fäule an Feinwurzeln der Weißtanne (*Abies alba* Mill.). *European Journal of Forest Pathology*, 12:232–238.

- Block, J., 1997: Disposition rheinland-pfälzischer Waldbodensubstrate gegenüber Versauerung. In: Ministerium für Umwelt und Forsten Rheinland-Pfalz: Waldschäden. Boden- und Wasserversauerung durch Luftschadstoffe in Rheinland-Pfalz, Mainz, p. 16–27.
- Boettger, T., Haupt, M., Friedrich, M., Waterhouse, J. S., 2014: Reduced climate sensitivity of carbon, oxygen and hydrogen stable isotope ratios in tree-ring cellulose of silver fir (*Abies alba* Mill.) influenced by background SO₂ in Franconia (Germany, Central Europe). *Environmental Pollution*, 185:281–294.
- Bohte, A., Ammer, C., Löf, M., Madsen, P., Nabuurs, G.-J., Schall, P. et al., 2009: Adaptive forest management in central Europe: climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 24:473–482.
- Bohte, A., Hilbrig, L., Grundmann, B., Kampf, F., Brunet, J., Roloff, A., 2010: Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern-Swedish spruce-beech forest. *European Journal of Forest Research*, 129:261–276.
- Bonan, G. B., 2008: Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320:1444–1449.
- Bontemps, J. D., Hervé, J. C., Leban, J. M., Dhôte, J. F., 2011: Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. *Trees – Structural and Function*, 25:237–251.
- Bošela, M., Petráš, R., Sitková, Z., Privitzer, T., Pajtk, J., Hlavatá, H. et al., 2014: Possible causes of the recent rapid increase in the radial increment of silver fir in the Western Carpathians. *Environmental Pollution*, 184:211–221.
- Bošela, M., Lukac, M., Castagneri, D., Sedmák, R., Biber, P., Carrer, M. et al., 2018: Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Science of the Total Environment*, 615:1460–1469.
- Brill, H., Bock, E., Bauch, J., 1981: Über die Bedeutung von Mikroorganismen im Holz von *Abies alba* Mill. für das Tannensterben. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 100:195–206.
- Büntgen, U., Tegel, W., Kaplan, J. O., Schaub, M., Hagedorn, F., Bürgi, M. et al., 2014: Placing unprecedented recent fir growth in a European-wide and Holocene-long context. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12:100–106.
- Bunn, A., Mikko, K., 2018: Chronology Building in dplR. CRAN - R Project, 13 p.
- Cailleret, M., Davi, H., 2010: Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, 25:265–276.
- Carrer, M., Motta, R., Nola, P., 2010: Significant mean and extreme climate sensitivity of Norway spruce and silver fir at mid-elevation mesic sites in the Alps. *PLoS One*, 7: e50755.
- Coumou, D., Rahmstorf, S., 2012: A decade of weather extremes. *Nature Climate Change*, 2:491–496.
- Cramer, H. H., 1984: On the Predisposition to Disorders of Middle European Forests. In: *Pantzenschutz-Nachrichten Bayer*, 37, p. 97–207.
- Cukor, J., Vacek, Z., Linda, R., Vacek, S., Marada, P., Šimůnek, V. et al., 2019a: Effects of bark stripping on timber production and structure of Norway spruce forests in relation to climatic factors. *Forests*, 10:320.
- Cukor, J., Vacek, Z., Linda, R., Sharma, R. P., Vacek, S., 2019b: 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:e0221082.
- Crookston, N. L., Stage, A. R., 1999: Percent canopy cover and stand structure statistics from the Forest Vegetation Simulator. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-24. Ogden, UT. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 11 p.
- Čada, V., Svoboda, M., Janda, P., 2013: Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 295:59–68.
- Čater, M., Diaci, J., 2017: Divergent response of European beech, silver fir and Norway spruce advance regeneration to increased light levels following natural disturbance. *Forest Ecology and Management*, 399:206–212.
- Dănescu, A., Albrecht, A. T., Bauhus, J., 2016: Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, 182:319–333.
- Davis, M. B., Shaw, R. G., Etterson, J. R., 2005: Evolutionary responses to a changing climate. *Ecology*, 86:1704–1714.
- De Vries, W., Reinds, G. J., Gundersen, P., Sterba, H., 2006: The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration in European forests and forest soils. *Global Change Biology*, 12:1151–1173.
- del Río, M., Schütze, G., Pretzsch, H., 2014: Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, 16:166–176.
- Di Filippo, A., Biondi, F., Maugeri, M., Schirone, B., Piovesan, G., 2012: Bioclimate and growth history affect beech lifespan in the Italian Alps and Apennines. *Global Change Biology*, 18:960–972.
- Diaci, J., 2011: Silver fir decline in mixed old-growth forests in Slovenia: an interaction of air pollution, changing forest matrix and climate. In: Moldoveanu, A. (ed.): *Air Pollution – New Developments*. InTech, p. 263–274.
- Dittmar, C., Zech, W., Elling, W., 2003: Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, 173:63–78.

- EEA, 2006: European forest types: categories and types for sustainable forest management reporting and policy. EEA Technical Report No 9/2006 (Copenhagen), 114 p.
- Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., Rötzer, T., 2009: Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management*, 257:1175–1187.
- Elliott, K. J., Miniati, C. F., Pederson, N., Laseter, S. H., 2015: Forest tree growth response to hydroclimate variability in the southern Appalachians. *Global Change Biology*, 21:4627–4641.
- Fabrika, M., Ďurský, J., 2005: Stromové rastové simulátory. Zvolen, EFRA, 112 p.
- Farjon, A., Filer, D., 2013: An Atlas of the World's Conifers: An Analysis of their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status, Brill, 524 p.
- Ferretti, M., Innes, J. L., Jalkanen, R., Saurer, M., Schäffer, J., Spiecker, H. et al., 2002: Air pollution and environmental chemistry – what role for tree-ring studies? *Dendrochronologia*, 20:159–174.
- Forrester, D. I., Kohnle, U., Albrecht, A. T., Bausch, J., 2013: Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest Ecology and Management*, 304:233–242.
- Forrester, D. I., Albrecht, A. T., 2014: Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, 328:94–102.
- Frank, D., Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, D., Mahecha, M. D. et al., 2015: Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Global Change Biology*, 21:2861–2880.
- Friedrichs, D. A., Trouet, V., Büntgen, U., Frank, D. C., Esper, J., Neuwirth, B. et al., 2009: Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees*, 23:729–739.
- Fritts, H. C., 1976: Tree Ring and Climate. Academic Press, New York, 576 p.
- Füldner, K., 1995: Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv*, 66:235–606.
- Gao, X., Giorgi, F., 2008: Increased aridity in the Mediterranean region under green-house gas forcing estimated from high resolution regional climate projections. *Global Planetary Change*, 62:195–209.
- Gazol, A., Camarero, J. J., Gutiérrez, E., Popa, I., Andreu-Hayles, L., Motta, R. et al., 2015: Distinct effects of climate warming on populations of silver fir (*Abies alba*) across Europe. *Journal of Biogeography*, 42:1150–1162.
- Gazol, A., Camarero, J. J., Anderegg, W. R. L., Vicente-Serrano, S. M., 2016: Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. *Global Ecology and Biogeography*, 26:166–176.
- Gentilesca, T., Todaro, L., 2008: Crescita radiale e risposte climatiche dell'abete bianco (*Abies alba* Mill.) in Basilicata. *Forest@-Journal of Silviculture and Forest Ecology*, 5:47–56.
- Godek, M., Sobik, M., Błaś, M., Polkowska, Ż., Owczarek, P., Bokwa, A., 2015: Tree rings as an indicator of atmospheric pollutant deposition to subalpine spruce forests in the Sudetes (Southern Poland). *Atmospheric Research*, 151:259–268.
- Gömöry, D., Longauer, R., Liepelt, S., Ballian, D., Brus, R., Kraigher, H. et al., 2004: Variation patterns of mitochondrial DNA of *Abies alba* Mill. in suture zones of postglacial migration in Europe. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 73:203–206.
- Grčar, J., Čufar, K., 2008: Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought. *Russian Journal of Plant Physiology*, 55:538–543.
- Halaj, J. et al., 1987: Rastové tabuľky hlavných drevín ČSSR. Bratislava, Príroda, 361 p.
- 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*, 3:203–207.
- Härdtle, W., Niemeyer, T., Assmann, T., Baiboks, S., Fichtner, A., Friedrich, U. et al., 2013: Long-term trends in tree-ring width and isotope signatures ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) of *Fagus sylvatica* L. on soils with contrasting water supply. *Ecosystems*, 16:1413–1428.
- Harrington, C. A., Gould, P. J., St. Clair, J. B., 2010: Modeling the effects of winter environment on dormancy release of Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 259:798–808.
- Hartmann, H., Adams, H. D., Anderegg, W. R., Jansen, S., Zeppel, M. J., 2015: Research frontiers in drought-induced tree mortality: crossing scales and disciplines. *New Phytologist*, 205:965–969.
- Hauck, M., Zimmermann, J., Jacob, M., Dulamsuren, C., Bade, C., Ahrends, B. et al., 2012: Rapid recovery of stem increment in Norway spruce at reduced SO_2 levels in the Harz Mountains, Germany. *Environmental Pollution*, 164:132–141.
- Hejný, S., Slavík, B. (eds.), 1997: Květena České republiky. 1. díl, Praha, Academia, 557 p.
- Hernández, L., Camarero, J. J., Gil-Peregrín, E., Sánchez, M. A. S., Cañellas, I., Montes, F., 2019: Biotic factors and increasing aridity shape the altitudinal shifts of marginal Pyrenean silver fir populations in Europe. *Forest Ecology and Management*, 432:558–567.
- Huber, M. O., Sterba, H., Bernhard, L., 2014: Site conditions and definition of compositional proportion modify mixture effects in *Picea abies*–*Abies alba* stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 44:1281–1291.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R. et al., 2012: Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491:752–755.

- Jaehne, S. C., Dohrenbusch, A., 1997: Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 116:333–345.
- Klein, T., 2014: The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. Functional Ecology, 28: 1313–1320.
- Knibbe, B., 2007: PAST4: personal analysis system for treering research, Version 4.2. SCIEM, Vienna.
- Kogan, F., Adamenko, T., Guo, W., 2013: Global and regional drought dynamics in the climate warming era. Remote Sensing Letters, 4:364–372.
- Konôpková, A., Kurjak, D., Kmet, J., Klumpp, R., Longauer, R., Ditmarová, L. et al., 2018: Differences in photochemistry and response to heat stress between silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances. Trees – Structure and Function, 32:73–86.
- Koprowski, M., 2013: Spatial distribution of introduced Norway spruce growth in lowland Poland: The influence of changing climate and extreme weather events. Quaternary International, 283:139–146.
- Korpeš, S., Paule, L., Laffers, A., 1982: Genetics and breeding of the silver fir (*Abies alba* Mill.). Annal Forestry, 9:151–184.
- Král, J., Vacek, S., Vacek, Z., Putalová, T., Bulušek, D., Štefančík, I., 2015: Structure, development and health status of spruce forests affected by air pollution in the western Krkonoše Mts. in 1979–2014. Lesnický časopis – Forestry Journal, 61:175–187.
- Králíček, I., Vacek, Z., Vacek, S., Remeš, J., Bulušek, D., Král, J. et al., 2017: Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. Dendrobiology, 77:119–137.
- Larsen, J. B., 1986: Das Tannensterben: eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). Forstwissenschaftliches Centralblatt, 105:381–396.
- Lebourgeois, F., Rathgeber, C. B. K., Ulrich, E., 2010: Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). Journal of Growing Science, 21:364–376.
- Lenoir, et al., 2009: Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986–2006). Ecography, 32:765–777.
- Margalef, R., 1958: Information theory in ecology. General Systematics, 3:36–71.
- McDowell, N. G., Allen, C. D., 2015: Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. Nature Climate Change, 5:669–672.
- Metz, J., Annighöfer, P., Schall, P., Zimmermann, J., Kahl, T., Schulze, E. D. et al., 2016: Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. Global Change Biology, 22:903–920.
- Meunier, C. L., Gundale, M. J., Sanchez, I. S., Liess, A., 2016: Impact of nitrogen deposition on forest and lake food webs in nitrogen-limited environments. Global Change Biology, 22:164–179.
- Mina, M., del Río, M., Huber, M. O., Thürig, E., Rohner, B., 2018: The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. Journal of Growing Science, 29:775–787.
- Mrkva, R., 1994: Korovnice kavkazská (*Dreyfusianordmannianae* Eckstein), obrana proti ní a její podíl na ústupu jedle. Lesnictví – Forestry, 40:361–370.
- Musil, I., Hamerník, J., 2007: Jehličnaté dřeviny. Přehled nahosemenných i výtrusných dřevin, Lesnická dendrologie 1, Praha, Academia, 352 p.
- O'Brien, M. J., Leuzinger, S., Philipson, C. D., Tay, J., Hector, A., 2014: Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. Nature Climate Change, 4:710.
- Petráš, R., Pajtík, J., 1991: Systava česko-slovenských objemových tabuliek dřevín. Lesnícky časopis, 37:49–56.
- Pielou, E. C., 1975: Ecological diversity. New York: Wiley, USA, 165 p.
- Pretzsch, H., 2006: Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald, 61:1158–1159.
- Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013: Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by interspecific facilitation. Plant Biology, 15:483–495.
- Pretzsch, H., Rötzer, T., Matyssek, R., Grams, T. E. E., Häberle, K. H., Pritsch, K. et al., 2014: Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech *Fagus sylvatica* [L.] stands under drought: from reaction pattern to mechanism. Trees, 28:1305–1321.
- 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, 65:21–33.
- Reineke, L. H., 1933: Perfecting a stand-density index for even-aged forests. Journal of Agricultural Research, 46:627–638.
- Ripullone, F., Borghetti, M., Raddi, S., Vicinelli, E., Baraldi, R., Guerrieri et al., 2009: Physiological and structural changes in response to altered precipitation regimes in a Mediterranean macchia ecosystem. Trees, 23:823–834.
- Rita, A., Gentilesca, T., Ripullone, F., Todaro, L., Borghetti, M., 2014: Differential climate–growth relationships in *Abies alba* Mill. and *Fagus sylvatica* L. in Mediterranean mountain forests. Dendrochronologia, 32:220–229.
- Rolland, C., Michalet, R., Desplanque, C., Petetin, A., Aimé, S., 1999: Ecological requirements of *Abies alba* in the French alps derived from dendro-ecological analysis. Journal of Growing Science, 10:297–306.

- Roman, D. T., Novick, K. A., Brzostek, E. R., Dragoni, D., Rahman, F., Phillips, R. P., 2015: The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. *Oecologia*, 179:641.
- Rötzer, T., Biber, P., Moser, A., Schäfer, C., Pretzsch, H., 2017a: Stem and root diameter growth of European beech and Norway spruce under extreme drought. *Forest Ecology and Management*, 406:184–195.
- Rötzer, T., Häberle, K. H., Kallenbach, C., Matyssek, R., Pretzsch, H., 2017b: Tree species and size drive water consumption of beech/spruce forests (*Fagus sylvatica*/*Picea abies*) – a simulation study highlighting growth under water limitation. *Plant Soil*, 418:337–356.
- Sander, C., Eckstein, D., 2001: Foliation of spruce in the Giant Mts. and its coherence with growth and climate over the last 100 years. *Annals of Forest Science*, 58:155–164.
- Sensula, B., Wilczyński, S., Opała, M., 2015: Tree Growth and Climate Relationship: Dynamics of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Growing in the Near-Source Region of the Combined Heat and Power Plant During the Development of the Pro-Ecological Strategy in Poland. *Water, Air, & Soil Pollution*, 226:220.
- Shannon, C. E., 1948: A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal*, 27:379–423.
- Schweingruber, F. H., 1996: Tree Rings and Environment Dendroecology. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf, 609 p.
- Sohar, K., Altman, J., Lehečková, E., Doležal, J., 2017: Growth–climate relationships of Himalayan conifers along elevational and latitudinal gradients. *International Journal of Climatology*, 37:2593–2605.
- Swidrak, I., Gruber, A., Oberhuber, W., 2014: Xylem and phloem phenology in co-occurring conifers exposed to drought. *Trees*, 28:1161–1171.
- Šmilauer, P., Lepš, J., 2014: Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5. Cambridge university press, 361 p.
- Toigo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.-D., Piedallu, C., Courbaud, B., 2015: Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, 103:502–512.
- Ulrich, B., 1981: Eine ökosystemare Hypothese über die Ursachen des Tannensterbens (*Abies alba* Mill.). *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 100:228–236.
- Úradníček, L., Maděra, P., Kolibáčová, S., Koblížek, J., Šefl, J., 2001: Dřeviny České republiky. Písek, Matice lesnická, 333 p.
- Úradníček, L., Madera, P., Tichá, S., Koblížek, J., 2009: Dřeviny České republiky. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy, 367 p.
- Usbeck, T., Wohlgemuth, T., Dobbertin, M., Pfister, C., Bürgi, A., Rebetez, M., 2010: Increasing storm damage to forests in Switzerland from 1858 to 2007. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150:47–55.
- Vacek, S., Hůnová, I., Vacek, Z., Hejčmanová, P., Podrázský, V., Král, J. et al., 2015: Effects of air pollution and climatic factors on Norway spruce forests in the Orlické hory Mts. (Czech Republic), 1979–2014. *European Journal of Forest Research*, 134:1127–1142.
- Vacek, S., Černý, T., Vacek, Z., Podrázský, V., Mikeska, M., Králíček, I., 2017: Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 398:75–90.
- Vacek, S., Vacek, Z., Kalousková, I., Cukor, J., Bílek, L., Moser, W. K. et al., 2018: Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) stands on former agricultural land in the Sudetes-evaluation of ecological value and production potential. *Dendrobiology*, 79:61–76.
- Vacek, S., Vacek, Z., Ulbrichová, I., Remeš, J., Podrázský, V., Vach, M. et al., 2019: The Effects of Fertilization on the Health Status, Nutrition and Growth of Norway Spruce Forests with Yellowing Symptoms. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 34:1–49.
- Vacek, Z., Vacek, S., Slanař, J., Bílek, L., Bulušek, D., Štefančík, I. et al., 2019: Adaptation of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. *Central European Forestry Journal*, 65:129–144.
- Viet, H. D., Kwak, J. H., Lee, K. S., Lim, S. S., Matsushima, M., Chang, S. X. et al., 2013: Foliar chemistry and tree ring $\delta^{13}\text{C}$ of *Pinus densiflora* in relation to tree growth along a soil pH gradient. *Plant and Soil*, 363:101–112.
- Vitali, V., Büntgen, U., Bauhus, J., 2017: Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global change biology*, 23:5108–5119.
- Vitali, V., Büntgen, U., Bauhus, J., 2018: Seasonality matters – The effects of past and projected seasonal climate change on the growth of native and exotic conifer species in Central Europe. *Dendrochronologia*, 48:1–9.
- Wentzel, K. F., 1980: Weissitanne = immissionsempfindlichste einheimische Baumart. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 35:373–374.
- Werner, B., Spranger, T. (ed.), 1996: Manual on Methodologies and Criteria for Mapping Critical Levels/Loads and Geographical Areas where they are Exceeded, UN ECE CLRTAP. Berlin, UBA, 204 p.
- Wilczyński, S., 2006: The variation of tree-ring widths of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) affected by air pollution. *European Journal of Forest Research*, 125:213–219.
- Yamaguchi, D. K., 1991: A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal Forest Research*, 21:414–416.

5.3.2. Silver fir tree-ring fluctuations decrease from north to south latitude—total solar irradiance and NAO are indicated as the main influencing factors

6. ŠIMŮNEK V., PROKŮPKOVÁ A., VACEK Z., VACEK S., CUKOR J., REMEŠ J., HÁJEK V., D'ANDREA G., ŠÁLEK M., NOLA P., PERICOLO O., HOLZBACHOVÁ Š., RIPULLONE F. (2023): Silver fir tree-ring fluctuations decrease from north to south latitude—solar cycle and NAO are indicated as main drivers. *Forest Ecosystems*, 10: 100150.

Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.) je dřevinou rostoucí od střední Evropy až do mediteránu. Reakce této dřeviny na klimatické změny posledních let není z hlediska vlivu zeměpisné šířky komplexně prozkoumána. Tato studie popisuje radiální růst jedle bělokoré v blízkosti 16. poledníku na trvalých výzkumných plochách od jejího severního výskytu v České republice (CZ), přes Chorvatsko (HR), až po nejjižnější rozšíření na jihu Itálie (IT). Celkem 9 výzkumných ploch (3 plochy pro každý stát) se nachází ve výškovém gradientu od 670 (CZ) do 1324 (IT) m n. m. Cílem výzkumu je detailní analýza dynamiky a cykličnosti radiálního růstu ve vztahu ke klimatickým faktorům (teploty, srážky), severoatlantické oscilaci (NAO) a celkového slunečního záření (TSI), včetně určení vlivu zeměpisné šířky. Zkoumané smíšené jedlové porosty ve věku 60–75 let dosahují porostní zásoby 227–398 m³.ha⁻¹. Výsledky ukazují, že klíčovým faktorem ovlivňující růst zájmové dřeviny jsou NAO a TSI indexy, zejména ve vegetačním období (květen až září). Měsíční teploty ovlivňují radiální růst na začátku vegetačního období, přitom nedostatek srážek v průběhu léta je zásadním limitujícím faktorem pro růst jedle, zejména v červenci. Největší cykly v radiálním růstu jedle byly zaznamenány v nejseverněji položených výzkumných plochách v ČR (Jeseníky, Orlické hory) a poté se cyklické výkyvy směrem na jih postupně snižují. Cyklický růst signifikantně souvisí se slunečním zářením, který své korelace a kross-korelace snižuje od severu na jih. Opačný trend byl zjištěn u variability radiálního růstu. Sezonní NAO index je korelován signifikantně napříč všemi výzkumnými plochami okolo poledníku, kdy v ČR a Chorvatsku má negativní vliv na radiální růst a v Itálii má opačný pozitivní vliv. Závěrem, lze konstatovat, že vliv sezonního NAO a TSI indexu je v radiálním růstu jedle bělokoré nejvíce promítnut, a to vše doprovází větší cykličnost růstu ve střední Evropě než v podmínkách italského mediteránu. Tato studie může pomoci v pochopení signifikantního vlivu zeměpisné šířky a cyklických událostí, které ovlivňují radiální růst jedle napříč Evropou a může tak pomoci lépe pochopit vliv klimatické změny v posledních letech a změnu areálu distribuce této dříve relativně hojně zastoupené dřeviny.



Silver fir tree-ring fluctuations decrease from north to south latitude—total solar irradiance and NAO are indicated as the main influencing factors

Václav Šimůnek^{a,*}, Anna Prokůpková^a, Zdeněk Vacek^a, Stanislav Vacek^a, Jan Cukor^{a,b}, Jiří Remeš^a, Vojtěch Hájek^a, Giuseppe D'Andrea^a, Martin Šálek^{b,c,g}, Paola Nola^d, Osvaldo Pericolo^d, Šárka Holzbachová^e, Francesco Ripullone^f

^a Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, CZ—165 00, Prague 6, Suchbát, Czech Republic

^b Forestry and Game Management Research Institute, v.v.i., Srnady 136, 252 02, Jíloví, Czech Republic

^c Czech Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Biology, Kvetná 8, 603 65, Brno, Czech Republic

^d Department of Earth and Environmental Sciences, University of Pavia, Via S. Epifanio 14, I-27100, Pavia, Italy

^e Forests of the Czech Republic, SOE, Přemyslova 1106/19, Nový Hradec Králové, 500 08, Hradec Králové, Czech Republic

^f School of Agricultural, Forestry and Environmental Sciences, University of Basilicata, Viale dell'Ateneo Lucano 10, I-85100, Potenza, Italy

^g Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, CZ—165 00, Prague, Suchbát, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Abies alba Mill.

Tree-rings

Solar cycle

North Atlantic oscillation

Precipitation

Temperature

ABSTRACT

Silver fir (*Abies alba* Mill.) is a flexible European tree species, mainly vegetating within the mountainous regions of Europe, but its growth responses across its latitudinal and longitudinal range have not yet been satisfactorily verified under changing environmental conditions. This study describes the tree-ring increment of silver fir in research plots across a latitudinal gradient from the northern range in Czechia (CZ), through Croatia (HR) to the southernmost range in Italy (IT). The research aims to analyze in detail the dynamics and cyclicity of the ring-width index (RWI) and how it relates to climatic factors (temperature and precipitation), the North Atlantic Oscillation (NAO), and total solar irradiance (TSI), including the determination of latitude. The results show that the main drivers affecting fir growth are the seasonal NAO index and TSI. Monthly temperatures affect RWI early in the vegetation season, while lack of precipitation during the summer is a limiting factor for fir growth, especially in July. Seasonal temperatures and temperatures in June and July negatively impact, while seasonal precipitation totals in the same months positively influence the RWI in all research plots across meridian. The longest growth cycles in fir RWI were recorded in the northernmost studied plots in CZ. These cyclical fluctuations recede approaching the south. The cyclic increase in RWI is related to the TSI, which decreases its effect from north to south. The TSI's effects vary, positively impacting CZ but negatively influencing HR while remaining relatively neutral in IT. On the other hand, seasonal NAO tends to negatively affect silver fir growth in HR and CZ but has a mildly positive effect in IT. In conclusion, the TSI and the influence of the seasonal NAO index are prevalent in the fir RWI and are accompanied by a greater cyclicity of RWI in Central Europe (temperature optimum) than in the Italian Mediterranean region, where this tree species is limited by climatic conditions, especially lack of precipitation.

1. Introduction

The natural distribution of silver fir (*Abies alba* Mill.) is in Central and Southern Europe, with the core areas of its distribution located in areas with relatively high precipitation during the growing season (Konnert and Bergmann, 1995; Volarik and Hédli, 2013; Gazol et al., 2015). The silver fir distribution in the Mediterranean area is limited by climate change, where the tree species is retreating to higher mountainous areas

during the recent years. Due to increase in average temperatures, climate change allows for the expansion of this tree species to North-Eastern Europe, provided that precipitation is sufficient (Anić et al., 2009; Ruosch et al., 2016; Vitasse et al., 2019). Currently, fir is experiencing an increase in economic importance, making it an alternative to spruce in the restoration of monocultures in Central Europe during climate change (Vacek et al., 2023; Bosela et al., 2019; Mikulenska et al., 2020). At lower latitudes, fir distribution is limited mainly by insufficient precipitation

* Corresponding author.

E-mail address: simunekv@fd.czu.cz (V. Šimůnek).

<https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100150>

Received 24 July 2023; Received in revised form 15 November 2023; Accepted 15 November 2023

2197-5620/© 2023 The Authors. Publishing services by Elsevier B.V. on behalf of KeAi Communications Co. Ltd. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

(Pinto et al., 2008; Podrázský et al., 2018), which can be compensated by higher soil water content and abundant atmospheric moisture in valleys or localities with adequate ground moisture (Vitasse et al., 2019). However, fir does not tolerate permanently waterlogged habitats (Kučeravá et al., 2013). The other aspects determining its northern limit of distribution and growth in mountainous areas are low temperatures and spring frosts (Maxime and Hendrik, 2011; Gazol et al., 2019).

Silver fir expands to new habitats much slower than European beech (*Fagus sylvatica* L.) (Magri, 2008) or Norway spruce (*Picea abies* L.) Karst.) (Caudullo et al., 2016; Tinner and Lotter, 2006). It is tolerant to shading and can grow at an older age after the canopy opens (Kučeravá et al., 2013). Compared to beech, it tolerates frosts better but not droughts (Maxime and Hendrik, 2011). The expansion of fir was previously limited by the impact of the air pollution calamity in the late 20th century when acid rain reduced fir stands in mountainous areas in Central Europe (Vacek et al., 2023; Kolář et al., 2015; Mikulénka et al., 2020). Ultimately, the natural regeneration of fir is strongly limited by wildfire-induced damage (Volařík and Hédli, 2013; Slanař et al., 2017; Vacek, 2017).

Climate change negatively affects the growth of forest tree species, the so-called divergence between drought and precipitation distribution in Europe (Stagge et al., 2017; Vacek et al., 2023). Among other things, this is caused by rising air temperatures, which are also reflected in more frequent and longer dry periods (Saffioti et al., 2016; Kelebek et al., 2021; Ossó et al., 2022). The climate of Europe is significantly influenced by the North Atlantic Oscillation (NAO) and divergent wind patterns, but these vary with climate change and may affect climatic conditions differently along latitudinal gradients. In particular, the NAO at the beginning of the vegetation season slightly influences temperatures of the summer (Kjellström et al., 2013).

The NAO has been linked to both precipitation and the influence of the airflow on dry seasons (Tsanis and Tapoglou, 2019). Precipitation totals in Central and Southern Europe are significantly influenced by NAO and are also significantly related to the solar cycle (Laurenz et al., 2019). Solar cycles influence European temperatures and indirectly affect NAO as well (Bice et al., 2012). The sunspot number cycle is associated with the cloud formation (and properties) in the atmosphere, which is also caused by cosmic ray ionization, and thus indirectly related to the cooling or warming of the planet (Jayaraman et al., 1998; Ilaywood and Boucher, 2000; Maghrabi and Kudela, 2019). The solar cycle can also affect jet streams, making them either direct or blocked, resulting in irregularities in the NAO over the solar cycle (Hall et al., 2015; Ma et al., 2018).

The circulation of NAO is determined by a positive or negative phase. A negative phase can bring cooler weather with less precipitation to Central Europe and warmer weather with more precipitation to the Mediterranean region. Conversely, the positive phase of NAO can cause warmer wet weather in Central Europe and cooler dry weather in the Mediterranean (Vicente-Serrano et al., 2011; Yao and Luo, 2014; Steirou et al., 2017; Tatli and Montes, 2019).

Recently, there has been a continuous increase in air temperature in the northern hemisphere which is dissipated by the NAO flow, especially in winter and pre-spring. Conversely, in summer and autumn, the impact of NAO on temperature evolution is less prominent (Iles and Hegerl, 2017). When NAO is blocked, significant frost often occurs during the winter period, and conversely, high temperature extremes develop during a positive NAO (Diao et al., 2015). However, overall, NAO appears to influence the pattern of precipitation more than temperature (Kjellström et al., 2013; Lüdecke et al., 2020).

The influence of the NAO and the solar cycle is also reflected in the annual growth of trees. Across Europe, there may be different responses between NAO and tree-ring analyses, but the relationship is not spatially regular and is often associated with other indirect effects of local climate and seasonal tree growth (St. George, 2014). However, NAO can have a considerable indirect influence on tree-ring increment, primarily during February, when precipitation can affect future groundwater levels at the

site (Akhmetzyanov et al., 2023). For example, European beech tree-ring increment in central Italy shows minimal variation and association with NAO (Piovesan et al., 2008). In Central Europe, however, there have been changes in tree-ring increment responses to the NAO over the last century, with the 20th century showing different trends than the 19th century (St. George, 2014). The circulation of NAO is immediately affected, but also up to three years in the solar cycle retroactively, causing jet streams to be blocked again (Gray et al., 2016). Therefore, the solar cycle may also be reflected in the tree-ring growth in Europe. It appears, for example, in tree rings in Russia (Shumilov et al., 2011; Kasatkina et al., 2019), Portugal (Dorotović et al., 2014), Bulgaria (Komitov, 2021), or even Central and Southern Europe (Surový et al., 2008; Šimůnek et al., 2021b).

The total solar irradiance (TSI) represents the amount of solar energy received at the top of the Earth's atmosphere (Lean et al., 2005). The sunspot cycle manifests in the TSI, which causes the oscillation deviations with solar cycle (Lean et al., 1995; Kopp et al., 2016). For the global surface temperature anomaly, the TSI and cloud covers have played a significant role (Singh and Bhargawa, 2020). The TSI is a part of the influence from the solar cycle and solar forcing from Top-down (theory working on direct solar radiation and UV influence) and Bottom-up mechanisms (indirect solar effect on the air circulation mechanisms), while these kinds of forcing do not amplify direct forcing by a large amount.

Two primary theories, the Top-down and Bottom-up mechanisms, attempt to explain how solar cycles affect climate patterns. The Top-down mechanism emphasizes the role of solar radiation, particularly total solar irradiance (TSI), in directly impacting atmospheric processes. The variability in TSI influences the Earth's energy budget, affecting temperature and weather patterns. Numerous studies have explored the relationship between TSI and climate parameters (Wang et al., 2005; Gray et al., 2010).

On the other hand, the Bottom-up mechanism focuses on the indirect influence of solar activity on climate through modulating atmospheric circulation patterns. The NAO is a key component in this theory, representing the fluctuations in atmospheric pressure over the North Atlantic region. NAO phases, as highlighted in works, are associated with distinct climate patterns in Europe (Hurrell, 1995; Jones et al., 1997). Solar-induced changes in atmospheric circulation, as proposed by the Bottom-up mechanism, can impact regional climates and subsequently influence tree growth, as observed in dendrochronological studies (Esper et al., 2002; Büntgen et al., 2012).

The interplay between TSI, NAO, and the solar cycle is complex and interconnected. TSI acts as a direct driver in the Top-down mechanism, influencing temperature and weather, while NAO, in the Bottom-up mechanism, reflects the solar-induced changes in atmospheric circulation that contribute to regional climate variations.

The influence of the NAO and the TSI in relation to the solar cycle has not been considered in the most recent scientific works regarding the analysis of tree-ring increment in the Central European region in context to southern European region. Therefore, the main objective of this paper is to describe the factors influencing the tree-ring growth of silver fir in a geographical gradient of sites lying on the 16th meridian from Central Europe to the south of the Apennine Peninsula. The study evaluates the period from 1990 to 2021, in which the most intense changes in air temperatures occurred, creating divergence in the sensitivity of the tree-ring data to climate (St. George, 2014) and in the response of tree species to altitude to warmer air temperatures (Di Filippo et al., 2007; Tumajer et al., 2017), while this time period also excludes the effect of the air pollution effect in the Czech republic sites (Kolář et al., 2015; Putalová et al., 2019; Mikulénka et al., 2020). The aims of this study are (i) to determine the influence of climatic factors (temperature and precipitation), NAO, and TSI on the tree-ring growth of silver fir across the geographical latitudinal gradient of distribution and (ii) to analyze the cyclical characteristics and fluctuations of the tree-ring increment of silver fir from Central to Southern Europe.

2. Methods

2.1. Study area

The study area is located across the European distribution of silver fir—from Czechia (CZ) in the north, through Croatia (HR) to the southern edge of the distribution in Italy (IT) (Fig. 1). Research plots were established in mountainous areas (660–1,334 m a.s.l.) with natural presence of silver fir with a mean age of 60–74 years, with admixed Norway spruce and European beech. The research plots are located near the 16th meridian focusing on the occurrence of fir in those forest environments. Three mountain ranges were selected for the study, with three research sites chosen in each mountain range to capture the growth variability in the areas studied. In Czechia, the northernmost study sites are located in the Hrubý Jeseník Mountains. In Croatia, the Medvednica Mountains, which is in the middle of its natural range, and in Italy, the plots are located in the Lucanian Apennines in the southernmost part of the fir's range (see Table 1). Typologically, the communities belong to the association *Luzulo-Abiete-tum albae* and *Vaccinio vitis-idaeae-Abietetum albae* Oberdorfer 1957.

The precipitation and temperature conditions are different for each of the states, characterized by the meteorological station. Detailed climatic conditions of the research plots are described in Table 2. In Czechia, the research plots, according to the Köppen classification, are located in the

Dfb humid continental climate, characterized by hot summers and cold winters. In Croatia, the research plots are in the Cfa humid subtropical climate, characterized by humid summers and cool to mild winters. Italian research plots are located in Csb, a warm-summer Mediterranean climate characterized by a dry-summer climate (Köppen, 1936). The duration of the growing season spans from 120 to 140 days.

2.2. Data collection

For dendrochronological analysis of the samples, silver fir increment cores were obtained using the Pressler auger (Haglöf, Långsele, Västernorrland, Sweden) at a height of 1.3 m above the ground, perpendicular to the trunk axis. Structurally homogeneous fir stands with a full stem density were selected for sampling. Samples were collected in 50 m × 50 m research plots from randomly selected (RNG function, Excel) healthy dominant and co-dominant trees according to the Kraft classification (Kraft, 1884), as the significant growth response (compared to sub-dominant and suppressed trees, Remes et al., 2015). The average diameter of the evaluated trees at breast height was at least DBH > 20 cm. All tree heights on the research plots were measured with a Laser Vertex hypsometer (Haglöf, Långsele, Västernorrland, Sweden) with an accuracy of 0.1 m. The DBH of all trees was measured using a Mantax Blue metal caliper (Haglöf, Långsele, Västernorrland, Sweden) with tool accuracy of 1 mm. A total of 315 dendrochronological samples were

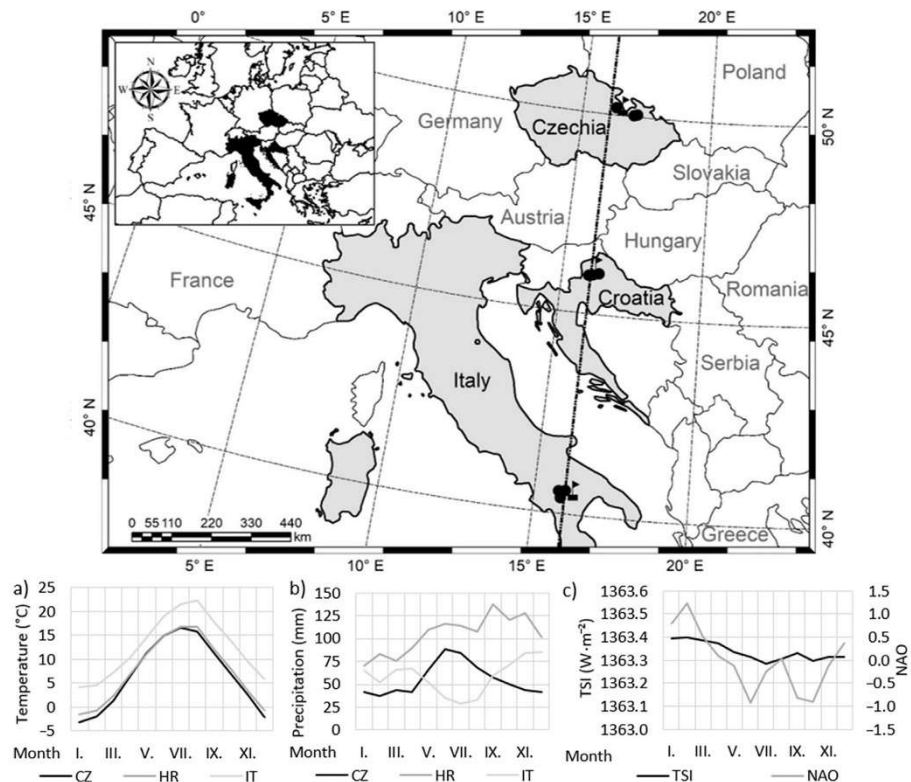


Fig. 1. Location of research plots (upper figure) in Czechia, Croatia, and Italy with the meteorological stations used for dendrochronological analyses (black flags) with the 16-meridian highlighted. Meteorological and data indicators (down part) used in the research describes average monthly average value in calendar year in 1990–2021: (a) monthly temperature; (b) monthly precipitation; (c) monthly TSI number and NAO.

Table 1

Basic site and stand characteristics of silver fir research plots.

Plot name	Location	Altitude (m a.s.l.)	Exposure	Slope (%)	Mean (m)	Mean (cm)	Volume (m ³ ·ha ⁻¹)	Soil type	Climate class
CZ_1	50°22'40"N 16°21'41"E	790	S	10	21.2	25.8	346	Cambisols	Dfb
CZ_2	49°56'34"N 17°13'49"E	660	SE	3	23.6	31.8	387	Gleysol	Dfb
CZ_3	49°56'36"N 17°13'47"E	670	SE	3	22.1	28.9	398	Gleysol	Dfb
HR_1	45°54'30"N 15°58'33"E	923	E	4	19.4	28.4	246	Cambisols	Cfa
HR_2	45°54'17"N 15°58'09"E	978	SE	2	22.6	32.2	361	Cambisols	Cfa
HR_3	45°55'03"N 15°58'49"E	876	SE	2	21.4	28.7	227	Cambisols	Cfa
IT_1	40°42'03"N 15°43'50"E	944	NW	10	18.7	23.0	220	Cambisols	Csb
IT_2	40°30'42"N 15°46'01"E	1,324	NE	9	21.8	27.4	288	Cambisols	Csb
IT_3	40°24'09"N 15°56'57"E	1,158	N	9	25.4	28.1	289	Cambisols	Csb

Notes: climate classification according to Köppen (1936): Cfa – humid subtropical climate, Csb – Warm-summer Mediterranean climate, Dfb – warm-summer humid continental climate.

Table 2

Basic site stand characteristics of silver fir plots.

Plot	Met. station name	GPS of met. station	Station altitude (m a.s.l.)	Distance to plot (km)	Seasonal period (range)	Annual temp. (°C)	Seasonal temp. (°C)	Annual prec. (mm)	Seasonal prec. (mm)
CZ_1	Svetlá Hora	50°02'46"N	593	82.3	May–September	6.6	13.9	661	363
CZ_2		17°23'50"E		15.5					
CZ_3				15.3					
HR_1	Puntjarka	45°54'28.8"N	988	0.6	May–September	7.4	14.3	1255	585
HR_2		15°58'04.8"E		0.2					
HR_3				1.5					
IT_1	Potenza	40°37'47.9"N	720	9.8	May–September	12.5	18.9	695	209
IT_2		15°48'00.2"E		13.4					
IT_3				28.3					

Notes: Met.—meteorological; Temp.—mean year air temperature; Prec.—annual precipitation.

collected, out of which 289 samples were selected for further dendro-chronological analyses.

Tree-ring width was measured on all the increment cores using a LINTAB measuring table equipped with an Olympus microscope. The measuring table has a precision of 0.01 mm, and the TSAP-Win software was utilized to record the chronologies of each tree-ring width. (Rinntech, 2010). Subsequent cross-dating of the measured tree-ring cores was carried out using Cdendro software (Cybis Elektronik & Data AB, Sweden). The cross-correlation index (CC) for measured tree-ring sample was greater than $C > 25$ compared to the other samples (Larsson, 2013).

Monthly air temperature and precipitation data for Czechia were obtained from the Czech Hydrometeorological Institute, Prague (CHMÚ, 2022). Monthly air temperature and precipitation data from Croatia were provided by the Croatian Meteorological and Hydrological Service (DHMZ, 2022). Monthly air temperature and precipitation data from Italy were provided by the Italian Civil Protection Authority, Region Basilicata (PCRB, 2022). The TSI data were taken from the Solar Influences Data Analysis Center from Royal Observatory of Belgium, Brussels (Dewitte and Nevens, 2016; Dewitte et al., 2022; Royal Observatory of Belgium, 2023). Data on annual and monthly NAO index are calculated from Gibraltar and SW Iceland and were taken from the Climatic Research Unit, University of East Anglia (Jones et al., 1997; CRU-UEA, 2022). Fig. 2 shows the primary precipitation, temperature, TSI, and NAO data, used in this study. This figure also indicates the range between monthly seasonal and of seasonal precipitation to temperature on the plots in CZ, HR and IT.

2.3. Data analysis

Silver fir dendrochronological data were processed in R software (Team R Core, 2022) using the “dplR” package (Bunn, 2008, 2010). The detrending of each tree-ring chronology was conducted by fitting a

negative exponential curve with interleaved splines using the “dplR” package instructions (Bunn et al., 2018). This detrending eliminates the age-related trend while retaining low-frequency climate signals (Fritts, 1976; Cook et al., 1990). From detrended tree ring curves, an average tree-ring series was calculated, like a robust mean from individual measured samples, which builds a mean value chronology. An expressed population signal (EPS) was computed for the detrended tree-ring data. The EPS indicates the reliability of a chronology by measuring the proportion of the combined variance within the hypothetical infinite tree population. To ensure data suitability for climate comparison, a significant EPS threshold of $\text{EPS} > 0.85$ was applied (Bunn et al., 2018). We computed various indices to assess the characteristics of the chronology, including the signal-to-noise ratio (SNR) that measures the signal strength, inter-series correlations (R -bar) indicating the relationships between series, and the first-order autocorrelation (Ar1) capturing the temporal dependencies within the series (Fritts, 1976; Wigley et al., 1984). The EPS, SNR, R -bar, and Ar1 indices were computed using the guidelines provided in the “dplR” instructions (Bunn and Korpela, 2018a). These indices are based from known fundamental principles in dendrochronology (Fritts, 1976; Cook et al., 1990; Speer, 2010). A description of the dendrochronological characteristics is provided in Table 3.

Spectral analyses of the data were performed using Statistica 13 software (StatSoft, 2013). The calculation was performed using the “Single Fourier (Spectral) Analysis” function, using the “Periodogram” plot by “Period” output. In addition, correlation coefficients and cross-correlations were calculated using this software, with the threshold for statistically significant correlation results set at standard $p < 0.05$. A wavelet plot was also created using the “signal” and “dplR” software packages for silver fir dendrochronological data for the period 1990 to 2021 (Ligges et al., 2015; Bunn et al., 2018).

Precipitation and temperature analyses are characterized by the

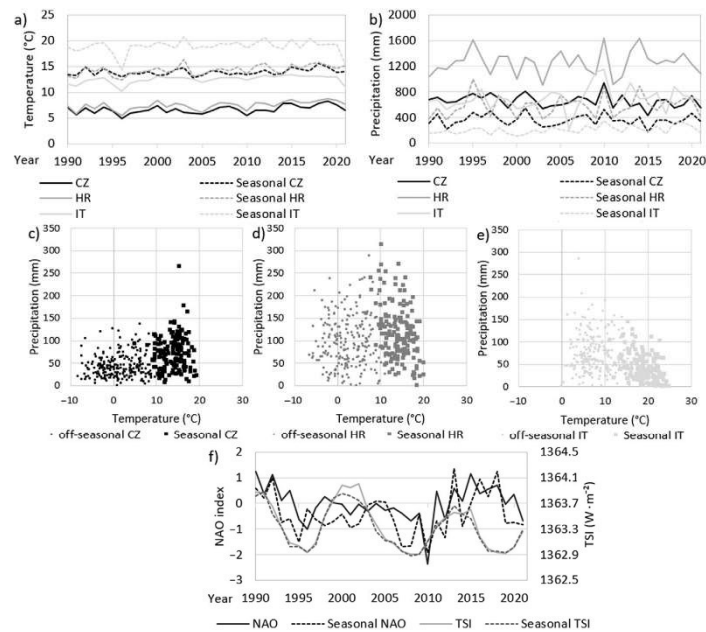


Fig. 2. Institutional or open access data (1990–2021) used in this study: (a) Temperature and seasonal temperature of utilized meteorological stations; (b) Precipitation and seasonal precipitation from the participating meteorological stations; monthly precipitation to temperature in point graph for seasonal and off-seasonal monthly data for plot (c) CZ, (d) HR and (e) IT; (f) NAO index and TSI data.

Table 3

Characteristics of tree-ring chronologies for silver fir for research plots in 1990–2021.

Plot name	No. trees	Mean RW (mm)	SD RW	Mean min-max (mm)	Age min-max	Ar1	R-bar	ESP	SNR
CZ_1	30	2.37	1.09	1.40–4.57	47–76	0.77	0.44	0.96	22.97
CZ_2	32	3.34	1.25	1.94–4.85	42–68	0.67	0.45	0.96	24.98
CZ_3	35	3.28	1.18	2.24–4.96	41–63	0.69	0.45	0.97	29.13
HR_1	33	2.12	1.21	1.42–3.21	51–76	0.70	0.27	0.91	9.52
HR_2	31	2.17	1.26	1.35–2.99	54–75	0.80	0.30	0.91	10.43
HR_3	31	2.21	1.86	1.33–3.18	51–73	0.74	0.30	0.91	10.43
IT_1	33	2.92	1.42	1.85–4.59	38–71	0.71	0.24	0.91	10.61
IT_2	29	3.08	1.76	2.06–4.15	38–66	0.75	0.25	0.90	9.41
IT_3	35	2.33	2.33	1.74–3.40	42–75	0.67	0.41	0.95	18.69

Notes: No. trees—number of trees; Mean RW—mean ring width in mm; SD RW—standard deviation from ring width in mm; Mean min-max—average ring width increment of the smallest and largest of core sample in the plot; Age min-max—age range of youngest and oldest sample tree; Ar1—first order autocorrelation; R-bar—inter-series correlation; ESP—expressed population signal; SNR—signal-to-noise ratio.

nearest climate station for each state (Table 2). The data used for analyses were transformed into yearly sampled (annual interval) data series. The precipitation, temperature and NAO datasets were performed from monthly dataset intervals into the yearly intervals. The monthly data sets were separated into the more detailed factors. The TSI data were acquired as daily records and were converted into monthly values by taking the arithmetic average of all days within a month. We used classical annual data, which represent the arithmetic average the 12 months in the year, and this method was applied to calculate temperature, TSI, and NAO. Precipitation was calculated as the total sum for each of the 12 months in the year. These annual indicators used in our study are described in the results as temperature, precipitation, NAO, and TSI.

The monthly period from May to September was used to calculate the yearly interval seasonal data. Seasonal temperature, seasonal TSI, and seasonal NAO were calculated as the arithmetic mean of the monthly values for those seasonal months. To calculate seasonal precipitation,

sums of monthly precipitation totals for the given seasonal periods were used. This seasonal window was intentional to minimize variability in the beginnings and ends of the growing season. Seasonal data evaluated in this time window reflect the actual vegetation period common to all research plots.

The data named as P10–C4 indicates the data interval between the months of October of the previous year to April of the current year while this interval describes cumulative effect in the off-season period. The data named as C6–7 indicates the data interval between the months of June to July in the current year while this data shows the strongest effects during the vegetation period.

The principal component analysis (PCA) was performed in the CANOCO 5 program (Šmilauer and Lepš, 2014) to evaluate the relationships between the radial width index, air temperature, precipitation, total solar irradiance and North Atlantic oscillation for Czechia, Croatia, Italy and all countries together in period 1990–2021. Prior to analysis, the data

was standardized, centralized and logarithmized. The results of PCA were presented in a species and environmental variables diagram.

DendroClim 2002 software was used to analyze monthly correlations between the detrended RWI (ring-width index) and temperature, precipitation, NAO index, and TSI. This software was applied to analyze the response and correlation functions during the months from May of the previous relative vegetation season to September of the current relative vegetation season (Biondi and Waikul, 2004). This software operates with RWI (in annual intervals) and compares it with individual monthly data, which are used once per year interval. Through this step, the software creates an average curve for a given month, allowing for a comparable annual interval of RWI with the yearly interval of that month. The advantage of these monthly correlations is that they describe the course of RWI throughout the year, which may be useful in depicting the influence of our studied factors. The benefit of this analysis is that it illustrates how RWI behaves concerning the solar cycle and NAO in monthly intervals, concurrently describing the impact of precipitation and temperature on RWI from the previous growing season to the.

3. Results

3.1. Silver fir tree rings in relation to NAO, TSI and climate

The research plots show different growth of silver fir in the context of latitude over the study period from 1990 to 2021 (Fig. 3). The tree-ring analyses in CZ show a cyclical skewing of the tree-ring series in all research plots, and this skewing is visually replicated in the TSI data (Fig. 3a). However, the similarity to the NAO waveform is smaller in the CZ plots than for the TSI (Fig. 3d). The fluctuations with the TSI during solar cycle are lower in the HR research plots (Fig. 3b), but the waveform of the tree-ring growth reflects the course of the NAO better (Fig. 3e). Research plots in HR are much less cyclic and form shorter fluctuations that vary from year to year. Research plots in IT show the least similarity to the course of the seasonal NAO and TSI (Fig. 3c, f). Regarding fir growth fluctuations, the tree-ring analyses are most balanced in IT and do not show considerable variation among the RWIs.

In terms of NAO indicators, the RWI of research plots in the PCA (Fig. 4a, b, c) indicates that the seasonal NAO index has the highest link with plots in CZ, HR, and IT. High connections of the RWI were also observed with the seasonal NAO for all plots in the overall PCA (Fig. 4d). The influence of NAO C6-7 on the RWI was less pronounced than that of

the seasonal NAO. Conversely, the annual NAO had the least impact among the NAO factors.

According to the PCA, all factors of TSI (annual TSI, seasonal TSI, TSI C6-7, and TSI P10-C4) showed the highest link with RWI in research plots in CZ, followed by HR. However, plots in IT exhibited the weakest relationship with TSI indicators and RWI. Consequently, the significance of TSI diminishes in research plots from north to south. In Fig. 4d, representing the overall PCA, TSI emerges as the most influential indicator. Additionally, this figure illustrates that research plots in CZ followed the solar cycle, while plots in HR exhibited an antiphase relationship with the solar cycle according to RWI. Plots in IT did not show a clear link to TSI, and their response to studied factors appeared more random. However, the RWI of plots in IT was more closely related to seasonal temperature and precipitation in C6-7, with precipitation in C6-7 and seasonal precipitation emerging as more significant factors compared to TSI in Italian plots.

In almost all countries (Fig. 4a, b, c), seasonal precipitation and precipitation in C6-7 positively associate with RWI, while seasonal temperature and temperature in C6-7 consistently exhibit a negative correspondence. Therefore, temperature during the season consistently emerges as a negative factor for the radial growth of silver fir in all countries.

The RWI tree-ring series are also often influenced by monthly temperature, precipitation, TSI, or NAO, according to the recorded data. Thus, there may be a significant correlation with the RWI data that most influences the tree-ring increment, but often is a combination of several factors (Fig. 5). This graph is intended to demonstrate how the RWI behaves during the pre-growing season and the current growing season against studied factors. The highest observed correlations ($p < 0.05$) between RWI and monthly data were observed for TSI in HR, specifically for HR_1, HR_2, and HR_3. The TSI in HR correlates with RWI in almost all months, with correlations having similar negative results for the current relative and previous vegetation season. Furthermore, many correlations were observed in the CZ research plots. The significant results were recorded in the research plot CZ_1. Research plot CZ_2 recorded the most results during the current vegetation season from June to September, and CZ_3 had a significant result in July and August of the current year. Research plots in IT observed the least values between TSI and RWI. Correlations (positive) were only found for plot IT_2 in September of the current year, and plot IT_3 was correlated (negative) in August of the current year.

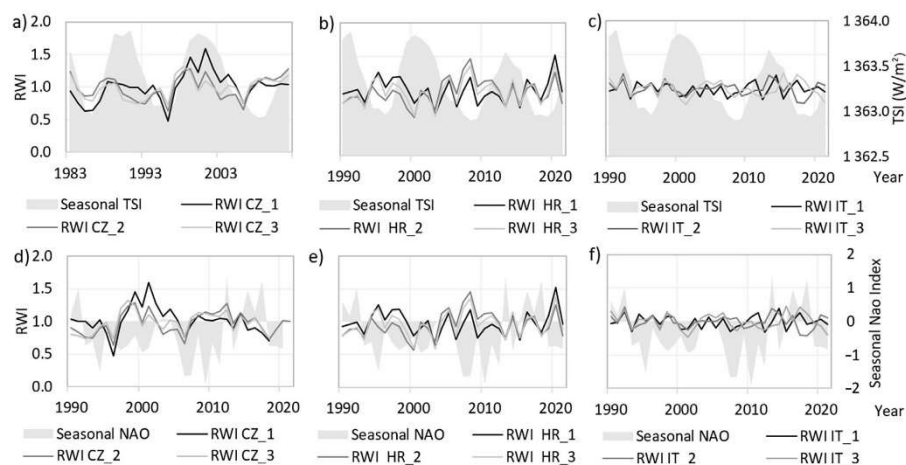


Fig. 3. Ring-width index (RWI) of silver fir on research plots in 1990–2021 compared with TSI number and NAO index: RWI and TSI in research plots in (a) Czechia, (b) Croatia, (c) Italy; RWI and NAO index in (d) Czechia, (e) Croatia, (f) Italy.

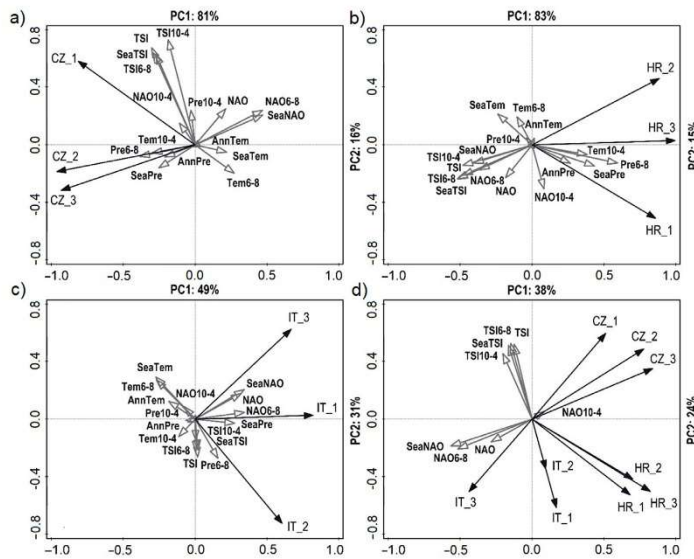


Fig. 4. Ordination diagram showing results of the principal component analysis of relationships between the radial width index (RWI), temperature (TemAnn—annual temperature, TemSea—seasonal temperature, Tem6-8—temperature from June to August of the current year, Tem10-4—temperature from October of the previous year to April of the current year), precipitation (PreAnn—annual precipitation, PreSea—seasonal precipitation, Pre6-8—precipitation from June to August of the current year, Pre10-4—precipitation from October of the previous year to April of the current year), total solar irradiance (TSI, TSI6-8—total solar irradiance from June to August of the current year, TSI10-4—total solar irradiance from October of the previous year to April of the current year) and North Atlantic oscillation (NAO, NAO6-8—North Atlantic oscillation from June to August of the current year, NAO10-4—North Atlantic oscillation from October of the previous year to April of the current year) for three research plots in Czechia (a), Croatia (b), Italy (c) and all countries (d) in period 1990–2021.

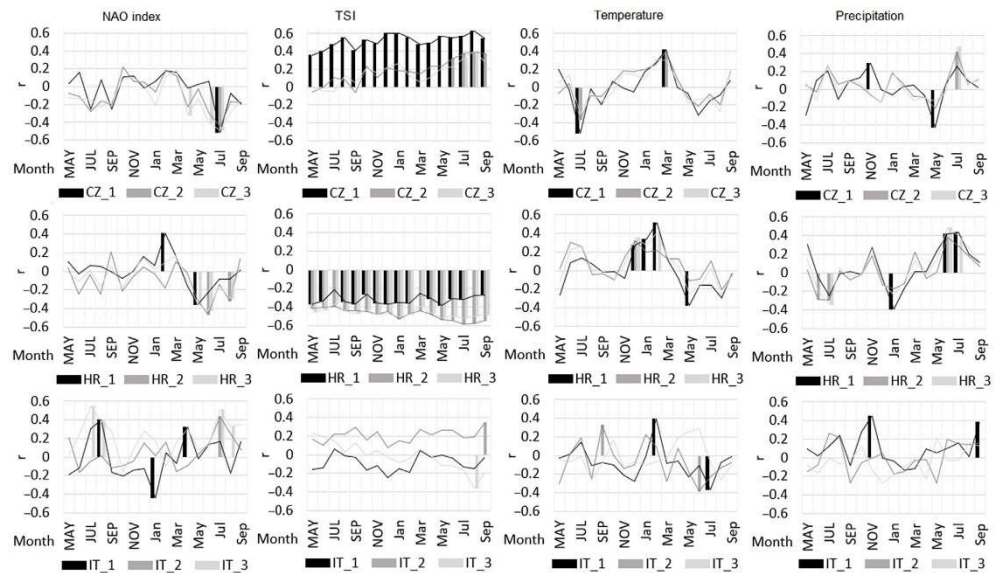


Fig. 5. Correlation coefficients of RWI with monthly NAO index, TSI, temperature, and precipitation from May of the preceding year (all capital letters) to September of the current year (lower case letters) for the period 1990–2021 only correlation coefficients with statistically significant values ($\alpha = 0.05$) are displayed.

The results of RWI and monthly NAO index data show that research plots in CZ and HR are negatively correlated, while they are positively correlated in IT. Most correlations between RWI and NAO are in the months of the vegetation season of the current year for almost all research plots. Most common results between RWI in CZ and NAO were recorded in July when all research plots (CZ_1, CZ_2, and CZ_3)

correlated negatively with the NAO index during the current vegetation season. Research plots in HR correlated negatively with NAO from May to June during the current vegetation season. Significant results for HR_1 were found for January and May in the current vegetation season. The HR_2 plot correlates with NAO in June and August. The HR_3 plot correlates in May, June, and August. The study areas in IT correlate

positively with NAO, and significant results can be found in the previous vegetation season. However, these IT plots have fewer common significant months. July and August of the previous and current vegetation seasons for IT_1 and IT_3 are worth mentioning.

Monthly precipitation is most similar to the NAO index and RWI correlations, where significant values in June, July, and August show opposite correlations to the NAO index. Concerning the NAO to RWI correlations, these precipitation values may vary from plot to plot. In general, precipitation most significantly affects fir growth in July. The correlations of monthly temperatures to RWI are observed primarily at the beginning of the vegetation season and even outside of it, where positive correlations are observed from January to March. For temperatures, positive correlations are recorded outside the vegetation season for all three states surveyed. In the research plots HR_1 (May), IT_1 (July), and IT_2 (June), negative correlations are recorded with average monthly temperatures during the vegetation season. Monthly temperatures are predominantly negatively correlated with RWI across all plots during the growing season, whereas monthly precipitation totals mainly exhibit positive correlations with RWI during the growing season. Some plots are statistically significant with precipitation and temperature, some are not, but the overall trend is evident from the results.

3.2. Cyclical tree-ring growth of silver fir from north to south

The spectral analysis in Fig. 6 reveals that the research plots in the CZ and their RWI undergo the longest cycles, reaching values up to 0.30 on

the Periodogram Values axis at period nine or further. These 9+ year cycles are the longest for the CZ plots (the northernmost plots), with the short-term 3 to 5-year cycles being much smaller. Research plots in HR experience more noticeable short-term cycles of around three to four periods but reach the highest values on the Periodogram Values axis (up to 0.45). Other cycles in HR are shorter and less intense when compared to plots in CZ. However, the research plots in HR also experience 9 to 16-year cycles that are smaller in terms of Periodogram values (up to 0.21). The research plots in IT are the lowest in cyclicity and show different periods in the RWI growth compared to the plots in HR and CZ. The research plots in IT show 2 to 8-year cycles in RWI and are up to 0.11 regarding the Periodogram Values axis, which is almost three times smaller compared to CZ and HR. Thus, in the IT plots, the increase in RWI is non-cyclical compared to HR and especially CZ.

The wavelet power spectrum analysis in Fig. 7 shows that the research plots have different cycles of RWI, but each state is characterized by its basic periodic features. The research plots in CZ observed from 9 to 14-year cycles. These observed cycles can be found in almost all CZ research plots. The least observed is CZ_2 from 1990 to 2015, followed by CZ_1 (significant cycle from 1997 to 2008), and the least cyclical variability is CZ_3 (significant cycle from 1995 to 2005). The RWI research plots in HR experienced minor cyclical fluctuations that are below the level of statistical significance and only observed 3.1-year periods for plot HR_3. Research plots in HR are also characterized by 2 to 4-year cycles that are less apparent than those in CZ. Research plots in IT show the most divergent spectral analysis results. However, there are also

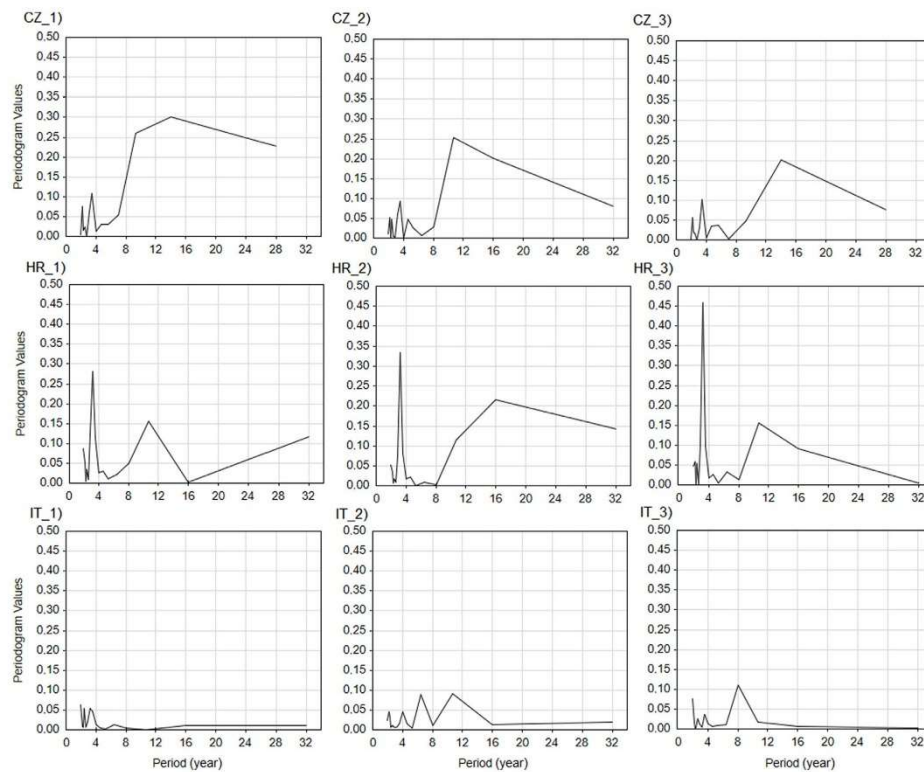


Fig. 6. Single spectral analysis of silver fir RWI research plots in 1990–2021.

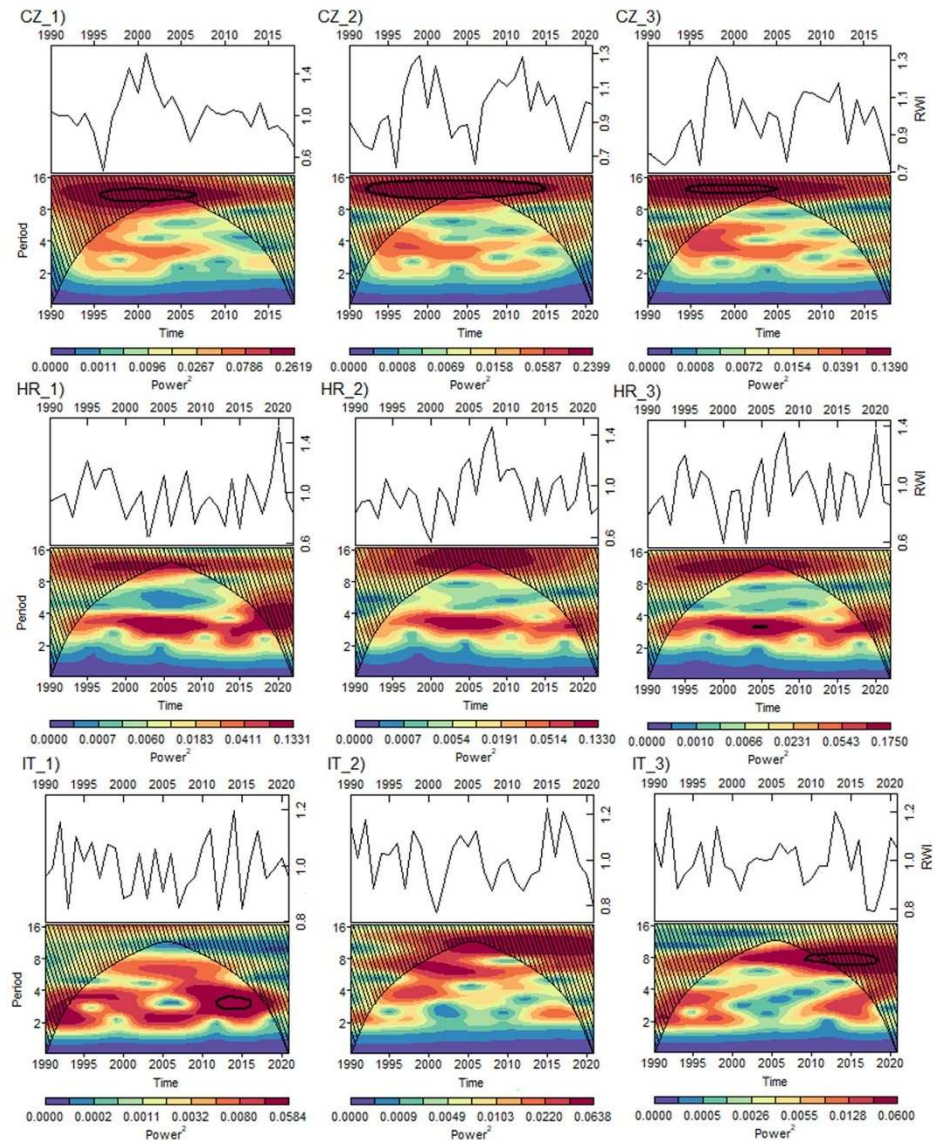


Fig. 7. Wavelet power spectrum for silver fir RWI research plots from 1990 to 2021. The thick black line represents the 95% significance level against the noise level. Power^2 describes a relative unit of variance comparable to time series.

observed 3 to 4-year cycles for IT_1 circa 2015. For plot IT_3, an observation of cycle is found from 2010 to 2018 in a 9 to 7-year period. In this context, it should be noted that the wavelet analysis shows comparative results that are not common to all plots and only significant results are shown here.

4. Discussion

4.1. Growth conditions for silver fir from Central Europe to the mediterranean

The results of this study clearly show that silver fir tree-ring increments react in all research plots with both TSI and NAO index, more

than temperature and precipitation. The highest reaction with the TSI has even been recorded in the northernmost research plots in CZ and decreased southward across IIR and IT (Fig. 4d). In Czechia and Croatia, the precipitation is concentrated mainly during the vegetation season, while in contrast, in the Italian experimental plots (Figs. 1 and 2), the highest precipitation comes during the winter season. Monthly precipitation (according to Fig. 1) varies during the growing season from May to September, ranging from 65 to 88 mm for CZ, 109–115 mm for HR, and 26–52 mm for IT (which is the opposite of the patterns observed in CZ and HR) on average during the month. It can be suggested that when precipitation is more influenced by NAO than temperature (Kjellström et al., 2013; Laurenz et al., 2019), this phenomenon most likely influences the occurrence of dry periods that negatively affects tree-ring growth. In addition, there is also a strong link between drought variability in Europe and NAO (Vicente-Serrano et al., 2011, 2016). Cold extremes may play an additional role in the variation of the tree-ring analyses in Central Europe, thus being bigger than warm extremes in terms of deviations from the monthly average (Diao et al., 2015), which is supported by Figs. 1 and 2, where the CZ climate station shows the lowest temperatures and is also the northernmost in the lowest altitude.

The influence of the solar cycle through TSI and the NAO index can be observed from the results of this study. These are the different factors that determine the variability of fir growth, primarily in Central Europe in the research plots from CZ and HR. In IT, the research plots also show stable development and a steady decrease in growth. The studied tree-ring series are also influenced by NAO, which are highly linked with research plots in each of the studied countries. In the Mediterranean, fir decline has been observed in recent years due to increased environmental aridity (Gazol et al., 2019), but results from our mountain sites in IT show that fir has stable non-cyclical increments compared to plots in HR and CZ. Since 1980, there has been a stronger response of tree-ring growth to the NAO, which mainly influences local seasonal climate, especially winter temperatures, which has been observed for spruce in Canada and Sweden, for example (Ols et al., 2018). The effect of NAO has shortened in recent years in Central Europe and reduced winter periods (Hernández-Almeida et al., 2015). Understandably, winter frosts are responsible for the reduced growth of silver fir in mountain areas (Mauri et al., 2016; Jarzyna, 2021).

In the Mediterranean, tree-ring series are typically limited by high summer temperature, which has a delayed effect on tree growth. Fir is a tree species that is poorly adapted to warm and summer drought conditions (Nussbaumer et al., 2020; Walder et al., 2021), as confirmed in Figs. 4 and 5, where research plots in IT and HR show a high opposite trend with seasonal temperatures and temperature in mainly current June and July (also can be seen in season) while precipitation has a positive effect. With respect to monthly temperature distribution, the areas in IT are more negatively affected, where negative correlations are observed in May and June. The dry conditions prevailing during the positive phases of the winter NAO have had a significant negative effect on the plots located in the western and central Mediterranean, where the influence of NAO has generally decreased over the last six decades (Chen et al., 2015). Overall, a significant limiting factor for fir growth has been the lack of summer precipitation, particularly in July (which confirmed also PCA for precipitation in current June to July). Similarly, other studies have documented that June and July are the most important months in terms of the influence of climatic factors on fir radial growth and cell production of wood formation (Maxime and Hendrik, 2011; Cuny et al., 2013).

Precipitation during the growing season positively influences the radial growth of fir trees, while temperatures exhibit a negative impact on growth during season and individual months across all research plots along the meridian. This indicates the dependence of fir trees on precipitation management. Conversely, higher temperatures during the season often result in increased evaporation, intensifying drought conditions for fir growth during the growing period. The positive effect of precipitation and the negative impact of temperatures during the summer

season is a well-established phenomenon, widely documented, for instance, in France (Lebourgeois et al., 2010). Similar outcomes regarding the influence of temperature and precipitation during the growing season on silver fir have been observed in Spain and Italy (Gazol et al., 2015). It can be concluded that this pattern of precipitation and temperature is a consistent phenomenon across Europe.

4.2. The solar cycle like a most visible cycle in silver fir tree rings across latitude

Since 1990, the solar cycle has been present in silver fir tree-rings across the results of PCA, but the 11-year cycle is also present in RWI spectral wavelet analyses across the experimental plots. According to the spectral analysis, research plots in CZ peak in cycles from 9 to 14 years, while plots in HR peak in 9 to 16-year cycles, and in IT, the research plots peak in 8 to 9-year cycles in two out of three cases. However, depending on the annual duration, the solar cycle can be from 8 to 14 years long (Hathaway, 2015), which is very close to the results of the silver fir RWI spectral analysis across the meridian. The observation of the solar cycle can be explained by several factors acting in different forms on tree growth across the meridian, where a common factor for all states could be the influence of the TSI, for example. TSI shows the variability of radiation reaching the surface of the planet, and 0.1% of it is merely the 11-year cycle, which is higher during the solar maximum (Kopp, 2021). Not only TSI but also the entire light spectrum shows a strong correlation with the wavelength of solar irradiance during the solar cycle TSI (Tsiripoulou, 2003; Woods et al., 2022). The solar cycle also accompanies the cosmic radiation cycle, which influences the formation of cloud cover during minimum solar activity, resulting in an increase in the albedo effect, and thus, possible climate cooling. But this effect is not large enough to change the current climate situation (Ormes, 2018). Linked to the solar cycle is the circulation of water flow on the planet (Al-Tameemi and Chukin, 2016), and this is directly observed before NAO in the precipitation and temperature cycle over the entire European continent (Laurenz et al., 2019; Lüdecke et al., 2020).

The Top-down (direct solar irradiance variability) mechanism in solar forcing, in our view, exerts a relatively smaller effect on our studied tree-ring series. It is noteworthy that the inverse influence between the plots in CZ and HR concerning TSI aligns with the theory of the Bottom-up mechanism of solar influence on European ecosystems (Gray et al., 2010; Muraki et al., 2011). In this context, the NAO circulation emerges as a pivotal cyclic mechanism governing surface weather patterns on our planet (Smith et al., 2019, 2020). This suggests that the NAO may play a more significant role in shaping the climate and, subsequently, the growth of tree-ring series in our study. Thanks to the positive influence of TSI in CZ (positive phase) and the negative impact of the solar cycle in IIR (antiphase), we can infer that these types of oscillations may create different conditions for forest growth within the framework of the solar cycle. However, this effect may also appear counterintuitive depending on the location of occurrence.

Due to the cyclic changes in wind pattern oscillations within the NAO, we lean towards a combination of solar cycle which influences are manifested through precipitation and temperatures on tree-ring series. Therefore, the white fir reacts similarly to both seasonal precipitation and temperatures across the meridian, as it thrives on having sufficient moisture during the season. However, higher temperatures alter humidity conditions, creating drier periods, which in turn affect fir growth that can be cyclically different across the meridian but causes of high or low ring increment are still preserved.

Regarding the solar cycle, the most frequent studies on the European continent have been performed with the annual growth of beech, which shows a relationship with the sunspot number in Czechia, Italy (Šimůnek et al., 2020a, 2021b), and Bulgaria (Komitov, 2021). The solar cycle has also been described in studies on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Russia and Slovakia (Shumilov et al., 2011; Dorotović et al., 2014; Matvcev et al., 2017; Kasatkina et al., 2019). Nevertheless, it is imperative to note

that the influence of the solar cycle on tree rings has not been extensively explored on a larger geographical scale studies in Europe.

The impact of latitude on the length of the sunlight day and its effects on tree ring growth is an important factor to consider in understanding growth variability and cyclicity. Research findings in northern China, situated at higher latitudes, reveal the effect of the sunshine daytime on tree-ring growth. The research showed an important link between the temperature and sunlight duration hours that can lead to vapor pressure deficit which affects tree-ring growth (Li et al., 2022). The dependence of tree ring growth variability on the latitude length is not connected to the impact of drought on tree-level resilience (Bose et al., 2020). Furthermore, investigated trees across a North American latitudinal gradient, establishing a positive correlation between tree ring width and day length while highlighting the critical role of daylight duration in shaping tree ring formation (Johnson et al., 2016).

Our findings indicate that the largest cycles are recorded in growth patterns in the northernmost research plots in the CZ, followed by plots in HR, where fluctuations are lower, but the trend of tree ring variability is more of a decadal nature. In contrast, growth variations on research plots in Italy (IT) are minimal. The length of the daylight day remains a relatively constant factor for each year. We must also note that with increasing elevation, meaning as forests ascend to higher altitudes, the impact of solar radiation on tree growth, coupled with temperature, becomes more significant (Černý et al., 2020). However, the more we go to south, the less TSI is shown to be an important factor for tree growth, where in IT (the highest research altitude) there is a more subtle connection with the growth of RWI than in CZ, where the altitude of the research plots is the lowest.

This effect of the largest growth cycles being more pronounced from north to south could also be accentuated by the contrast between continental and Mediterranean climates. Trees in the Mediterranean climate, characterized by hot dry summers and mild rainy winters, exhibit specific patterns in their tree-ring growth. Increased growth often occurs during periods with sufficient precipitation, typically limited to the winter months. Conversely, in a continental climate with more pronounced temperature extremes between summer and winter, tree-ring series are influenced differently. Studies indicate that trees in continental regions may tend to show greater variability in their growth. (St. George, 2014). However, mountain Mediterranean climates may be more sensitive to drought, but mountain conditions in turn reduce this drought effect (Bhuyan et al., 2017). While the plots in Italy show less cyclic growth, they are, in fact, situated at the highest altitudes.

Climate change in recent years has been primarily caused by rising global temperatures, which increase tree-ring increment in mountainous areas (Ponocná et al., 2018; Šimůnek et al., 2019). However, mid- and low-altitude forest environments are more susceptible to fluctuations in climatic conditions, and thus, for example, cyclical recurrence of bark beetle calamities or droughts may occur (Heinimann, 2010; Maxime and Hendrik, 2011; Milad et al., 2011). In this study, the solar cycle is confirmed for silver fir tree rings in CZ and HR but can also be found in the cycle of salvage harvests in CZ, which multiply the devastation caused by severe droughts due to rising temperatures and uneven distribution of precipitation over the vegetation season (Šimůnek et al., 2020b, 2021a). Moreover, due to the low cyclicity of IT research plots, it can be theorized that cyclic forestry problems in southern Italy are less substantial than those in Central Europe.

4.3. Silver fir in the recent years of the climate change and its time series limits

This study describes the tree-ring growth of fir since 1990, which covers the least-biased period of fir tree-ring series in the research plots. This period in the tree-ring series of the research plots has not experienced significant economic interventions, and the plots in CZ are also no longer affected by any distinctive air pollution, which significantly influenced or even degraded fir stands in the past (Łuszczzyńska et al.,

2018; Mikulénka et al., 2020). This degradation of silver fir by air pollution (particularly SO₂) lasted until the 1980s (Elling et al., 2009), so it can be assumed that stands from the 1990s onwards were no longer significantly affected.

Firs are not only sensitive to air pollution but also to climate change, i.e., long periods of drought or temperature fluctuations (Bert, 1993; Gazol et al., 2015). The consequences of rising temperatures have been visible in our research, especially since 2000, when temperature trends in Europe started to rise significantly (Naumann et al., 2021). This period has therefore caused divergences in tree-ring increment to other factors tracked through the course of climate change (Conte et al., 2018; Ponocná et al., 2018; Ahmed et al., 2020; Li et al., 2023). Since 1990, tree-ring divergence in response to climate events has become increasingly apparent (D'Arrigo et al., 2008; Zhang et al., 2018; Li et al., 2023). However, the response of tree-ring growth to climate fluctuations can vary substantially. Previous dendrochronological studies confirmed the considerable adaptation of silver fir to warmer temperatures (Štefánek et al., 2018; Walder et al., 2021) and demonstrated more drought tolerance than expected (Vitali et al., 2017).

However, climate change may reduce the abundance of silver fir and considerably affect its range (Dobrowolska et al., 2017), but a shift in the distribution of fir towards higher altitudes and northward is predicted (Büntgen et al., 2014; Klopčič et al., 2017). The effect of elevation on the occurrence of silver fir in our research ranges from 660 to 1,324 m, with the lowest plots in CZ and the highest in IT. This indicates that silver fir thrives in the south, especially in mountainous regions, where higher elevations compensate for the increase in temperatures further south along the meridian. An interesting example is that temperatures in CZ and HR are very similar, despite a 395 m difference in elevation between meteorological stations. Even in the Italian research plots with the highest altitude, variability of fir growth and negative effect of high temperatures are evident. On the other hand, the genetic diversity and provenance of fir trees also play a crucial role, where some populations are very tolerant to drought and may also reach high production potential (Teodosiu et al., 2019; Mihai et al., 2021).

By reducing the growth of RWI since 1990, it was possible to better describe the factors influencing the growth of silver fir along the meridian during climate change, while the data was not affected by the pollution load.

5. Conclusion

The results of this dendrochronological study show that silver fir's increment has been different across the research plots from Central to Southern Europe around the 16th meridian in the period since 1990 when ongoing climate change and extreme temperature fluctuations became more pronounced. Of the factors investigated, the greatest influence was shown to be a seasonal NAO index and TSI. An important result is also the negative impact of seasonal temperatures and temperatures during the months of June and July, as well as the positive influence of seasonal precipitation totals during the months of June and July on all studied plots. Monthly temperatures correlate with tree-ring increment RWI at the beginning of the vegetation season, while precipitation during the summer, and the weather in July and specially in current June to July play the leading role regarding tree-ring increment. The most prominent interaction between the TSI and RWI is observed in CZ and decreases toward the south. The TSI may have varying effects, with a positive impact in the CZ and simultaneously a negative influence in HR, while it tends to be more neutral in IT. On the other hand, seasonal NAO tends to negatively impact the silver fir's RWI in HR and CZ, while in IT, it has a slightly positive effect. Fir shows a highly observed cyclical increment in the northern range of its distribution in CZ as the cyclical pattern and variation along the meridian to the south disappear, demonstrating the association of cycles with the influence of seasonal NAO and TSI. Thus, our research suggests that silver fir growth is systematically influenced by the parameters examined across the north-

south range of its distribution. The findings of this study can be applied as a basis for long-term planning in forest management to determine recurring cyclic events. However, it is essential to focus on suitable provenances, silvicultural practices, and other factors affecting the growth and distribution of this historically abundant tree species in the context of changing environmental conditions.

Funding

This study was supported by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences (No. IGA A_21_26) and the Ministry of Agriculture of the Czech Republic (No. QK1910292 and QK21020371).

Availability of data and materials

The monthly air temperature and precipitation data for Czechia were from Czech Hydrometeorological Institute, Prague. (CHMÚ, 2022). Monthly air temperature and precipitation data from Croatia were from Croatian Meteorological and Hydrological Service, Zagreb (DHMZ, 2022). Monthly air temperature and precipitation data from Italy were from Italian Civil Protection Authority, Region Basilicata (PCRB, 2022). The TSI data were from Solar Influences Data Analysis Center from Royal Observatory of Belgium, Brussels (Royal Observatory of Belgium, 2023). The NAO index data are from the Climatic Research Unit, University of East Anglia (CRU-UEA, 2022).

Credit authorship contribution statement

Václav Šimůnek: Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Investigation, Methodology, Resources, Software, Supervision, Validation, Visualization, Writing – original draft, Writing – review & editing. **Anna Prokúpková:** Investigation, Project administration, Resources, Writing – original draft, Writing – review & editing. **Zdeněk Vacek:** Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Funding acquisition, Investigation, Methodology, Resources, Software, Supervision, Visualization, Writing – original draft, Writing – review & editing. **Stanislav Vacek:** Conceptualization, Formal analysis, Methodology, Writing – original draft, Writing – review & editing. **Jan Čukor:** Conceptualization, Investigation, Writing – original draft. **Jiří Remes:** Conceptualization, Investigation, Project administration, Resources, Writing – original draft. **Vojtěch Hájek:** Data curation, Investigation, Methodology, Software. **Giuseppe D'Andrea:** Data curation, Investigation. **Martin Šálek:** Data curation, Writing – original draft. **Paola Nola:** Investigation, Writing – original draft. **Osvaldo Pericolo:** Writing – original draft, Writing – review & editing. **Šárka Holzbachová:** Data curation, Formal analysis. **Francesco Ripullone:** Conceptualization, Investigation, Writing – original draft.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

We would like to thank Richard Lee Manore, a native speaker, and Jitka Šišáková, an expert in the field, for checking English. We are also grateful to the Czech Hydrometeorological Institute of the Czech Republic, to Croatian Meteorological and Hydrological Service, and to Italian Civil Protection Authority, Region Basilicata for providing the data for monthly precipitation and temperature; to the Royal Observatory of Belgium, Solar Influences Data Analysis Center for providing the TSI data, to the Climatic Research Unit, University of East Anglia for providing data of monthly NAO index.

References

- Ahmed, F., Adnan, S., Latif, M., 2020. Impact of jet stream and associated mechanisms on winter precipitation in Pakistan. *Meteorol. Atmos. Phys.* 132, 225–238. <https://doi.org/10.1007/s00703-019-00683-8>.
- Akhmetzyanov, I., Sánchez-Salguero, R., García-González, I., Domínguez-Delmás, M., Sass-Klaassen, U., 2023. Blue is the fashion in Mediterranean pines: new drought signals from tree-ring density in southern Europe. *Sci. Total Environ.* 856, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159291>.
- Al-Tameemi, M.A., Chukin, V.V., 2016. Global water cycle and solar activity variations. *J. Atmos. Sol. Terr. Phys.* 142, 55–59. <https://doi.org/10.1016/j.jastp.2016.02.023>.
- Anić, I., Vukelić, J., Mikač, S., Bakšić, D., Ugarković, D., 2009. Utjecaj globalnih klimatskih promjena na ekološku nišu obične jele (*Abies alba* Mill.) u hrvatskoj. *Sumar List* 133, 135–144.
- Bert, G.D., 1993. Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura Mountains: an ecological and dendrochronological study. *Acta Oecol.* 14, 229–246.
- Bhuyan, U., Zang, C., Menzel, A., 2017. Different responses of multispecies tree ring growth to various drought indices across Europe. *Dendrochronologia* 44, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2017.02.002>.
- Bice, D., Montanari, A., Vučetić, V., Vučetić, M., 2012. The influence of regional and global climatic oscillations on Croatian climate. *Int. J. Climatol.* 32, 1537–1557. <https://doi.org/10.1002/joc.2372>.
- Biondi, F., Waikul, K., 2004. DENDROCLIM2002: a C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Comput. Geosci.* 30, 303–311. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2003.11.004>.
- Bose, A.K., Gessler, A., Bolte, A., Bottero, A., Buras, A., Gailleret, M., Camarero, J.J., Haeni, M., Heres, A.M., Hevia, A., Lévesque, M., Linares, J.C., Martínez-Vilalta, J., Matías, L., Menzel, A., Sánchez-Salguero, R., Saurer, M., Vennetier, M., Ziche, D., Rigling, A., 2020. Growth and resilience responses of Scots pine to extreme droughts across Europe depend on predrought growth conditions. *Glob. Chang. Biol.* 26, 4521–4537. <https://doi.org/10.1111/gcb.15153>.
- Bosela, M., Kulla, L., Roessiger, J., Sebeš, V., Dobor, L., Büntgen, U., Lukáč, M., 2019. Long-term effects of environmental change and species diversity on tree radial growth in a mixed European forest. *For. Ecol. Manag.* 446, 293–303. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.033>.
- Bunn, A.G., 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26, 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>.
- Bunn, A.G., 2010. Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia* 28, 251–258. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.12.001>.
- Bunn, A., Korpela, M., 2018a. An introduction to dplR. <http://cran.r-project.org/web/packages/dplR/vignettes/intro-dplR.pdf>. (Accessed 1 October 2023).
- Bunn, A., Mikko, K., Biondi, F., Campelo, F., Mérian, P., Qeadan, F., Zang, C., Pucha-Cofrep, D., Wernicke, J., 2018. Dendrochronology Program Library in R. R Package. *Dendrochronologia*, version 1.6.8.
- Büntgen, U., Frank, D., Neuenschwander, T., Esper, J., 2012. Fading temperature sensitivity of Alpine tree growth at its Mediterranean margin and associated effects on large-scale climate reconstructions. *Clim. Chang.* 114, 651–666. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0450-4>.
- Büntgen, U., Tegel, W., Kaplan, J.O., Schaub, M., Hagedorn, F., Bürgi, M., Bräzdl, R., Helle, G., Carrer, M., Heussner, K.U., Hofmann, J., Konic, R., Kyncl, T., Kyncl, J., Camarero, J.J., Tinner, W., Esper, J., Liebhold, A., 2014. Placing unprecedented recent fir growth in a European-wide and Holocene-long context. *Front. Ecol. Environ.* 12, 100–106. <https://doi.org/10.1890/1508-0699>.
- Caudullo, G., Tinner, W., de Rigo, D., 2016. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayán, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), *European Atlas of Forest Tree Species*. Publication Office of the European Union, Luxembourg, pp. 114–116.
- Černý, J., Pokorný, R., Věpustková, M., Srámek, V., Bednář, P., 2020. Air temperature is the main driving factor of radiation use efficiency and carbon storage of mature Norway spruce stands under global climate change. *Int. J. Biometeorol.* 64, 1599–1611. <https://doi.org/10.1007/s00484-020-01941-w>.
- Chen, K., Dorado-Liñán, I., Akhmetzyanov, I., Gea-Izquierdo, G., Zlatanov, T., Menzel, A., 2015. Influence of climate drivers and the North Atlantic oscillation on beech growth at marginal sites across the Mediterranean. *Clim. Res.* 66, 229–242. <https://doi.org/10.3354/cr01345>.
- CHMÚ, 2022. Czech Hydrometeorological Institute. <http://portal.chmi.cz/historicka-data/pocasi/uzemni-srazky>. (Accessed 1 October 2022).
- Conte, E., Lombardi, F., Battipaglia, G., Palombo, C., Altieri, S., La Porta, N., Marchetti, M., Tognetti, R., 2018. Growth dynamics, climate sensitivity and water use efficiency in pure vs. mixed pine and beech stands in Trentino (Italy). *For. Ecol. Manag.* 409, 707–718. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.011>.
- Cook, E.R., Shiyatov, S.G., Mazepa, V.S., 1990. Estimation of the mean chronology. In: Cook, E.R., Kairiukstis, L.A. (Eds.), *Methods of Dendrochronology Applications*. Columbia University, New York.
- CRU-UEA, 2022. North Atlantic Oscillation (NAO) Data. Climatic Research Unit, University of East Anglia. <https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/nao/index.htm>. (Accessed 10 November 2022).
- Cuny, H.E., Rathgeber, C.B.K., Kiessé, T.S., Hartmann, F.P., Barbeito, I., Fournier, M., 2013. Generalized additive models reveal the intrinsic complexity of wood formation dynamics. *J. Exp. Bot.* 64, 1983–1994. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert057>.
- Dewitte, S., Nevens, S., 2016. The total solar irradiance climate data record. *Astrophys. J.* 830, 25. <https://doi.org/10.3847/0004-637x/830/1/25>.
- Dewitte, S., Cornelis, J., Meftah, M., 2022. Centennial total solar irradiance variation. *Rem. Sens.* 14, 1–12. <https://doi.org/10.3390/rs14051072>.

- DHMZ, 2022. Croatian Meteorological and Hydrological Service. https://meteo.hr/index_en.php. (Accessed 10 November 2022).
- Di Filippo, A., Biondi, F., Cufar, K., De Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M., Saba, E.P., Schirone, B., Piovesan, G., 2007. Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. *J. Biogeogr.* 34, 1873–1892. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01747.x>.
- Diao, Y., Xie, S.P., Luo, D., 2015. Asymmetry of winter European surface air temperature extremes and the North Atlantic Oscillation. *J. Clim.* 28, 517–530. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-13-00642.1>.
- Dobrowolska, D., Bončina, A., Klumpp, R., 2017. Ecology and silviculture of silver fir (*Abies alba* Mill.): a review. *J. For. Res.* 22, 326–335. <https://doi.org/10.1080/13416979.2017.1386021>.
- Dorotović, I., Louzada, J.L., Rodrigues, J.C., Karlovský, V., 2014. Impact of solar activity on the growth of pine trees (*Pinus cembra*: 1610–1970; *Pinus pinaster*: 1910–1989). *Eur. J. For. Res.* 133, 639–648. <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0792-8>.
- D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., Cherubini, P., 2008. On the “Divergence Problem” in Northern Forests: a review of the tree-ring evidence and possible causes. *Glob. Planet. Chang.* 60, 289–305. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.03.004>.
- Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., Rötzer, T., 2009. Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *For. Ecol. Manag.* 257, 1175–1187. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.014>.
- Eser, J., Cook, E.R., Schweingruber, F.H., 2002. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science* 295, 2250–2253. <https://doi.org/10.1126/science.1066208>.
- Fritts, H.C., 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press Inc., Tucson, Arizona, U.S.A.
- Gazol, A., Camarero, J.J., Gutiérrez, E., Popa, I., Andreu-Hayles, L., Motta, R., Nola, P., Ribas, M., Sangüesa-Barreda, G., Urbinati, C., Carrer, M., 2015. Distinct effects of climate warming on populations of silver fir (*Abies alba*) across Europe. *J. Biogeogr.* 42, 1150–1162. <https://doi.org/10.1111/jbi.12512>.
- Gazol, A., Camarero, J.J., Colangelo, M., de Luis, M., del Castillo, E.M., Serra-Maluquer, X., 2019. Summer drought and spring frost, but not their interaction, constrain European beech and Silver fir growth in their southern distribution limits. *Agric. For. Meteorol.* 278, 107695. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107695>.
- Gray, L.J., Beer, J., Geller, M., Haigh, J.D., Lockwood, M., Matthes, K., Cubasch, U., Fleitmann, D., Harrison, G., Hood, L., Luterbacher, J., Meehl, G.A., Shindell, D., Van Geel, B., White, W., 2010. Solar influences on climate. *Rev. Geophys.* 48, 2009RG000282. <https://doi.org/10.1029/2009RG000282>.
- Gray, L.J., Woolings, T.J., Andrews, M., Knight, J., 2016. Eleven-year solar cycle signal in the NAO and Atlantic/European blocking. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* 142, 1890–1903. <https://doi.org/10.1002/qj.2782>.
- Hall, R., Erdélyi, R., Hanna, E., Jones, J.M., Scaife, A.A., 2015. Drivers of North Atlantic polar front jet stream variability. *Int. J. Climatol.* 35, 1697–1720. <https://doi.org/10.1002/joc.4121>.
- Hathaway, D.H., 2015. The solar cycle. *Living Rev. Sol. Phys.* 12, 4. <https://doi.org/10.1007/lrsp-2015-4>.
- Haywood, J., Boucher, O., 2000. Estimates of the direct and indirect radiative forcing due to tropospheric aerosols: a review. *Rev. Geophys.* 38, 513–543. <https://doi.org/10.1029/1999RG000078>.
- Heinmann, H.R., 2010. A concept in adaptive ecosystem management-An engineering perspective. *For. Ecol. Manag.* 259, 848–856. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.032>.
- Hernández-Almeida, L., Grosjean, M., Przybylak, R., Tylmann, W., 2015. A chrysophyte-based quantitative reconstruction of winter severity from varved lake sediments in NE Poland during the past millennium and its relationship to natural climate variability. *Quat. Sci. Rev.* 122, 74–88. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.05.029>.
- Hurrell, J.W., 1995. Decadal trends in the North Atlantic oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269, 676–679. <https://doi.org/10.1126/science.269.5224.676>.
- Iles, C., Hegerl, G., 2017. Role of the North Atlantic oscillation in decadal temperature trends. *Environ. Res. Lett.* 12, 114010. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa9152>.
- Jarzyna, K., 2021. Climatic hazards for native tree species in Poland with special regards to silver fir (*Abies alba* Mill.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Theor. Appl. Climatol.* 144, 581–591. <https://doi.org/10.1007/s00704-021-03550-y>.
- Jayaraman, A., Lubin, D., Ramachandran, S., Ramanathan, V., Woodbridge, E., Collins, W.D., Zalpuris, K.S., 1998. Direct observations of aerosol radiative forcing over the tropical Indian Ocean during the January–February 1996 pre-INDOEX cruise. *J. Geophys. Res.* 103, 13827–13836.
- Johnson, J.T., Howitt, R., Cajete, G., Berkes, F., Louis, R.P., Kliskey, A., 2016. Weaving Indigenous and sustainability sciences to diversify our methods. *Sustain. Sci.* 11, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11625-015-0349-x>.
- Jones, P.D., Jonsson, T., Wheeler, D., 1997. Extension to the North Atlantic Oscillation using early instrumental pressure observations from Gibraltar and south-west Iceland. *Int. J. Climatol.* 17, 1433–1450. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1097-0088\(199711\)17:13<1433::aid-joc203>3.3.co;2-g](https://doi.org/10.1002/(sici)1097-0088(199711)17:13<1433::aid-joc203>3.3.co;2-g).
- Kasatkina, E.A., Shumilov, O.I., Timonen, M., 2019. Solar activity imprints in tree ring data from northwestern Russia. *J. Atmos. Sol. Terr. Phys.* 193, 105075. <https://doi.org/10.1016/j.jastp.2019.105075>.
- Kelebek, M.B., Batibenzir, F., Önel, B., 2021. Exposure assessment of climate extremes over the Europe-Mediterranean region. *Atmosphere* 12, 633. <https://doi.org/10.3390/atmos12050633>.
- Kjellström, E., Thejll, P., Rummukainen, M., Christensen, J.H., Boberg, F., Christensen, O.B., Maule, C.F., 2013. Emerging regional climate change signals for Europe under varying large-scale circulation conditions. *Clim. Res.* 56, 103–119. <https://doi.org/10.3354/cr01146>.
- Klopčič, M., Mina, M., Bugmann, H., Bončina, A., 2017. The prospects of silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) in mixed mountain forests under various management strategies, climate change and high browsing pressure. *Eur. J. For. Res.* 136, 1071–1090. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1052-5>.
- Kolář, T., Čermák, P., Oulehle, F., Trnka, M., Štěpánek, P., Cudlín, P., Hruška, J., Buntgen, U., Rybníček, M., 2015. Pollution control enhanced spruce growth in the “Black Triangle” near the Czech-Polish border. *Sci. Total Environ.* 538, 703–711. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.08.105>.
- Komitov, B., 2021. The European beech annual tree ring widths time series, solar-climatic relationships and solar dynamo regime changes. *Atmosphere* 12, 829. <https://doi.org/10.3390/atmos12070829>.
- Konnert, M., Bergmann, F., 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history. *Plant Syst. Evol.* 196, 19–30. <https://doi.org/10.1007/BF00985333>.
- Kopp, G., 2021. Greg Kopp's TSI Page. TSI Clim. Data Rec. <https://spot.colorado.edu/%7Ekopp/TSI/>. (Accessed 4 February 2021).
- Kopp, G., Krivova, N., Wu, C.J., Lean, J., 2016. The impact of the revised sunspot record on solar irradiance reconstructions. *Sol. Phys.* 291, 2951–2965. <https://doi.org/10.1007/s11207-016-0853-x>.
- Köppen, W., 1936. *Das Geographische System der Klimate, Handbuch der Klimatologie*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Kraft, G., 1884. Beiträge zur lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben. Klindworth, Hannover, Germany.
- Kučeravá, B., Dobrovolský, L., Remes, J., 2013. Responses of *Abies alba* seedlings to different site conditions in *Picea abies* plantations. *Dendrobiology* 69, 49–58. <https://doi.org/10.12657/denbio.069.006>.
- Larsson, L.A., 2013. Cybis Elektronik & Data AB. <https://www.cybis.se/>. (Accessed 20 June 2019).
- Laurenz, L., Lüdecke, H.J., Lünig, S., 2019. Influence of solar activity changes on European rainfall. *J. Atmos. Sol. Terr. Phys.* 185, 29–42. <https://doi.org/10.1016/j.jastp.2019.01.012>.
- Lean, J., Beer, J., Bradley, R., 1995. Reconstruction of solar irradiance since 1610: implications for climate change. *Geophys. Res. Lett.* 22, 3195–3198. <https://doi.org/10.1029/95GL03093>.
- Lean, J., Rottman, G., Harder, J., Kopp, G., 2005. Change and solar variability. *Sol. Phys.* 230, 27–53.
- Li, W., Yue, F., Wang, C., Liao, J., Zhang, X., 2022. Climatic influences on intra-annual stem variation of *Larix principis raprechitii* in a semi-arid region. *Front. For. Glob. Chang.* 5, 948022. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.948022>.
- 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*). *J. Veg. Sci.* 21, 364–376. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x>.
- Li, T., Liu, Y., Cai, Q., Duan, X., Li, P., Ren, M., Ye, Y., 2023. Water stress-induced divergence growth of *Picea schrenkiana* in the western Tianshan and its forcing mechanisms. *Forests* 14, 354. <https://doi.org/10.3390/f14020354>.
- Ligges, U., Short, T., Kienzie, P., Schnackenberg, S., Billingham, D., Borchers, H.-W., Carezia, A., Dupuis, P., Eaton, J.W., Frahi, W., Habel, K., Hornik, K., Krey, S., Lash, B., Leisch, F., Mersmann, O., Neis, P., Ruohio, J., Smith, J.O., Stewart, D., Weingessel, A., 2015. Signal Processing. R Package Signal. <https://cran.r-project.org/web/packages/signal/>. (Accessed 10 November 2022).
- Lüdecke, H.J., Cina, R., Dammshneider, H.J., Lünig, S., 2020. Decadal and multidecadal natural variability in European temperature. *J. Atmos. Sol. Terr. Phys.* 205, 105294. <https://doi.org/10.1016/j.jastp.2020.105294>.
- Łuszczynska, K., Wistuba, M., Malik, I., 2018. Reductions in tree-ring widths of silver fir (*Abies alba* Mill.) as an indicator of air pollution in southern Poland. *Environ. Soc. Econ. Stud.* 6, 44–51. <https://doi.org/10.2478/enviro-2018-0022>.
- Ma, H., Chen, H., Gray, L., Zhou, L., Li, X., Wang, R., Zhu, S., 2018. Changing response of the North Atlantic/European winter climate to the 11 year solar cycle. *Environ. Res.* 13, 034007. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa9e94>.
- Maghrabi, A., Kudela, K., 2019. Relationship between time series cosmic ray data and aerosol optical properties: 1999–2015. *J. Atmos. Sol. Terr. Phys.* 190, 36–44. <https://doi.org/10.1016/j.jastp.2019.04.014>.
- Magri, D., 2008. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). *J. Biogeogr.* 35, 450–463. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01803.x>.
- Matveev, S.M., Chendev, Y.G., Lupo, A.R., Hubbard, J.A., Timashchuk, D.A., 2017. Climatic changes in the East-European forest-steppe and effects on Scots Pine productivity. *Pure Appl. Geophys.* 174, 427–443. <https://doi.org/10.1007/s00024-016-1420-y>.
- Mauri, A., de Rigo, D., Caudullo, G., 2016. *Abies alba* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayaz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Durrant, T.H., Mauri, A. (Eds.), *European Atlas of Forest Tree Species*. Publications Office of the European Union, Luxembourg, p. 1493.
- Maxime, C., Hendrik, D., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees (Berl.)* 25, 265–276. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0503-0>.
- Mihai, G., Alexandru, A.M., Stoica, E., Birsan, M.V., 2021. Intraspecific growth response to drought of *Abies alba* in the southeastern Carpathians. *Forests* 12, 387. <https://doi.org/10.3390/f12040387>.
- Mikulénka, P., Prokápková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Šimon, J., Šimánek, V., Hájek, V., 2020. Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* Mill. vs. *Picea abies* (L.) Karst. *Cent. Eur. J. For.* 16, 23–36. <https://doi.org/10.2478/forj-2019-0026>.

- Milad, M., Schach, H., Bürgi, M., Konold, W., 2011. Climate change and nature conservation in Central European forests: a review of consequences, concepts and challenges. *For. Ecol. Manag.* 261, 829–843. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.036>.
- Muraki, Y., Masuda, K., Nagaya, K., Wada, K., Miyahara, H., 2011. Solar variability and width of tree ring. *Astrophys. Space Sci. Trans.* 7, 395–401. <https://doi.org/10.5194/astrat-7-395-2011>.
- Naumann, G., Cammalleri, C., Mentaschi, L., Feyen, L., 2021. Increased economic drought impacts in Europe with anthropogenic warming. *Nat. Clim. Chang.* 11, 485–491. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01044-3>.
- Nussbaumer, A., Meusburger, K., Schmitt, M., Waldner, P., Gehrig, R., Haeni, M., Rigling, A., Brunner, I., Thimonier, A., 2020. Extreme summer heat and drought lead to early fruit abortion in European beech. *Sci. Rep.* 10, 5334. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62073-0>.
- Ols, C., Trouet, V., Girardin, M.P., Hofgaard, A., Bergeron, Y., Drobyshev, I., 2018. Post-1980 shifts in the sensitivity of boreal tree growth to North Atlantic Ocean dynamics and seasonal climate. *Glob. Planet. Chang.* 165, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2018.03.006>.
- Ormes, J.F., 2018. Cosmic rays and climate. *Adv. Space Res.* 62, 2880–2891. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2017.07.028>.
- Ossó, A., Allan, R.P., Hawkins, E., Shaffrey, L., Maraun, D., 2022. Emerging new climate extremes over Europe. *Clim. Dynam.* 58, 487–501. <https://doi.org/10.1007/s00382-021-05917-3>.
- PCRB, 2022. Protezione Civile – Regione Basilicata. <http://www.centrofunzionalebasilicata.it/>. (Accessed 10 November 2022).
- Pinto, P.E., Gegout, J.C., Hervé, J.C., Dhôte, J.F., 2008. Relative importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. Dominant height growth. *For. Ecol. Manag.* 255, 619–629. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.031>.
- Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Maugeri, M., 2008. Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Glob. Chang. Biol.* 14, 1265–1281. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01570.x>.
- Podrážský, V., Vacek, Z., Kupka, I., Vacek, S., Treštlík, M., Čukor, J., 2018. Effects of silver fir (*Abies alba* Mill.) on the humus forms in Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) stands. *J. For. Sci.* 64, 245–250. <https://doi.org/10.17221/19/2018-JFS>.
- Ponončá, T., Chuman, T., Rydval, M., Urban, G., Migata, K., Tremel, V., 2018. Deviations of tree line Norway spruce radial growth from summer temperatures in East-Central Europe. *Agric. For. Meteorol.* 253–254, 62–70. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.02.001>.
- Putalová, T., Vacek, Z., Vacek, S., Štefánek, 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. *Cent. Eur. For. J.* 65, 21–33. <https://doi.org/10.2478/forj-2019-0004>.
- Remes, J., Bílek, L., Novák, J., Vacek, Z., Vacek, S., Putalová, T., Koubeček, L., 2015. Diameter increment of beech in relation to social position of trees, climate characteristics and thinning intensity. *J. For. Sci.* 61, 456–464. <https://doi.org/10.17221/75/2015-JFS>.
- Rinntech, 2010. TSAP-WIN: Time series analysis and presentation for dendrochronology and related applications. Heidelberg, Germany.
- Royal Observatory of Belgium, 2023. Total Solar Irradiance - Royal Observatory of Belgium, Solar Influences Data Analysis Center. <https://www.sidc.be/observati- ons/space-based-timelines/tsi>. (Accessed 7 November 2023).
- Ruosch, M., Spahn, R., Joos, F., Henne, P.D., van der Knaap, W.O., Tinner, W., 2016. Past and future evolution of *Abies alba* forests in Europe—comparison of a dynamic vegetation model with palaeo data and observations. *Glob. Chang. Biol.* 22, 727–740. <https://doi.org/10.1111/gcb.13075>.
- Saffioti, C., Fischer, E.M., Scherrer, S.C., Knutti, R., 2016. Reconciling observed and modeled temperature and precipitation trends over Europe by adjusting for circulation variability. *Geophys. Res. Lett.* 43, 8189–8198. <https://doi.org/10.1002/2016GL069802>.
- Shumilov, O.I., Kasatkina, E.A., Mielikainen, K., Timonen, M., Kanatjev, A.G., 2011. Palaeovolcanos, Solar activity and pine tree-rings from the Kola Peninsula (northwestern Russia) over the last 560 years. *Int. J. Environ. Res.* 5, 855–864.
- Šimunek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Králíček, I., Vancura, K., 2019. Growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) natural forests: dendroclimatic study from Krkonoše National Park. *Cent. Eur. For. J.* 65, 92–102. <https://doi.org/10.2478/forj-2019-0010>.
- Šimunek, V., Sharma, R.P., Vacek, Z., Vacek, S., Hlávová, I., 2020a. Sunspot area as unexplored trend inside radial growth of European beech in Krkonoše Mountains: a forest science from different perspective. *Eur. J. For. Res.* 139, 999–1013. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01302-7>.
- Šimunek, V., Vacek, Z., Vacek, S., 2020b. Solar cycles in salvage logging: national data from the Czech Republic confirm significant correlation. *Forests* 11, 973. <https://doi.org/10.3390/f11090973>.
- Šimunek, V., Vacek, S., Vacek, Z., Andrea, G.D., 2021a. Vztahy těžby listnatých a jehličnatých dřevin ke slunečním cyklům (enl: harvesting fluctuations of deciduous and coniferous tree species according to solar cycles). In: Housková, K., Jan, D. (Eds.), *Proceedings of Central European Silviculture—21st International Conference*. Mendel University in Brno, The Czech Republic, pp. 101–108.
- Šimunek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Ripullone, F., Hájek, V., D'Andrea, G., 2021b. Tree rings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) indicate the relationship with solar cycles during climate change in central and southern Europe. *Forests* 12, 259. <https://doi.org/10.3390/f12030259>.
- Singh, A.K., Bhargava, A., 2020. Delineation of possible influence of solar variability and galactic cosmic rays on terrestrial climate parameters. *Adv. Space Res.* 65, 1831–1842. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2020.01.006>.
- Slanar, J., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Čukor, J., Štefánek, I., Bílek, L., Král, J., 2017. Long-term transformation of submontane spruce-beech forests in the Jizerské hory Mts.: dynamics of natural regeneration. *Cent. Eur. For. J.* 63, 212–224. <https://doi.org/10.1515/forj-2017-0023>.
- Šmilauer, P., Lepš, J., 2014. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO 5*. Cambridge University Press, New York.
- Smith, D.M., Eade, R., Scaife, A.A., Caron, L.-P., Danabasoglu, G., DelSole, T.M., Delworth, T., Doblas-Reyes, F.J., Dunstone, N.J., Hermanson, L., Kharin, V., Kimoto, M., Merryfield, W.J., Mochizuki, T., Müller, W.A., Pohlmann, H., Yeager, S., Yang, X., 2019. Robust skill of decadal climate predictions. *npj Clim. Atmos. Sci.* 2, 13. <https://doi.org/10.1038/s41612-019-0071-y>.
- Smith, D.M., Scaife, A.A., Eade, R., Athanasiadis, P., Bellucci, A., Bethke, I., Bilbao, R., Borchert, L.F., Caron, L.-P., Counillon, F., Danabasoglu, G., Delworth, T., Doblas-Reyes, F.J., Dunstone, N.J., Estella-Perez, V., Flayoni, S., Hermanson, L., Keenleyside, N., Kharin, V., Kimoto, M., Merryfield, W.J., Mignot, J., Mochizuki, T., Modali, K., Monerie, P.-A., Müller, W.A., Nicolli, D., Ortega, P., Pankatz, K., Pohlmann, H., Robson, J., Ruggieri, P., Sospedra-Alfonso, R., Swingedouw, D., Wang, Y., Wild, S., Yeager, S., Yang, X., Zhang, L., 2020. North Atlantic climate far more predictable than models imply. *Nature* 583, 796–800.
- Speer, J.H., 2010. *Fundamentals of Tree-Ring Research*. University of Arizona Press, Tuscon.
- St George, S., 2014. An overview of tree-ring width records across the Northern Hemisphere. *Quat. Sci. Rev.* 95, 132–150. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.04.029>.
- Stagge, J.H., Kingston, D.G., Tallaksen, L.M., Hannah, D.M., 2017. Observed drought indices show increasing divergence across Europe. *Sci. Rep.* 7, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14283-2>.
- StatSoft, 2013. *Statistica Electronic Manual*. <https://www.scribd.com/document/321061529/STATISTICA-Electronic-Manual>. (Accessed 7 November 2023).
- Štefánek, I., Bošela, M., Petráš, R., 2018. Effect of different management on quality and value production of pure beech stands in Slovakia. *Cent. Eur. For. J.* 64, 24–32. <https://doi.org/10.1515/forj-2017-0012>.
- Steirou, E., Gerlitz, L., Apel, H., Merz, B., 2017. Links between large-scale circulation patterns and streamflow in Central Europe: a review. *J. Hydrol.* 549, 484–500. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2017.04.003>.
- Surový, P., Ribeiro, N.A., Pereira, J.S., Dorotović, I., 2008. Influence of solar activity cycles on cork growth – a hypothesis. In: Dorotović, I. (Ed.), *Proc. Of the 19th National Solar Physics Meeting*. Hurbánovo, SÚH, Papradno, pp. 67–72.
- Tatli, H., Montes, S.S., 2019. Detrended cross-correlation patterns between North Atlantic oscillation and precipitation. *Theor. Appl. Climatol.* 138, 387–397. <https://doi.org/10.1007/s00704-019-02827-7>.
- Team R Core, 2022. *A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Teodosiu, M., Mihai, G., Fussi, B., Ciocrlan, E., 2019. Genetic diversity and structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) at the south-eastern limit of its distribution range. *Ann. For. Res.* 62, 139–156. <https://doi.org/10.15287/afr.2019.1436>.
- Tinner, W., Lotter, A.F., 2006. Holocene expansions of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* in Central Europe: where are we after eight decades of debate? *Quat. Sci. Rev.* 25, 526–549. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2005.03.017>.
- Tsanis, I., Tsapoglou, E., 2019. Winter North Atlantic Oscillation impact on European precipitation and drought under climate change. *Theor. Appl. Climatol.* 135, 323–330. <https://doi.org/10.1007/s00704-018-2379-7>.
- Tsiropoulou, G., 2003. Signatures of solar activity variability in meteorological parameters. *J. Atmos. Sol. Terr. Phys.* 65, 469–482. [https://doi.org/10.1016/S1364-6826\(02\)00295-X](https://doi.org/10.1016/S1364-6826(02)00295-X).
- Tumajer, J., Altman, J., Štěpánek, P., Tremel, V., Doležal, J., Gienciala, E., 2017. Increasing moisture limitation of Norway spruce in Central Europe revealed by forward modelling of tree growth in tree-ring network. *Agric. For. Meteorol.* 247, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.07.015>.
- Vacek, Z., 2017. Structure and dynamics of spruce-beech-fir forests in Nature Reserves of the Orlické hory Mts. in relation to ungulate game. *Cent. Eur. For. J.* 63, 23–34. <https://doi.org/10.1515/forj-2017-0006>.
- Vacek, Z., Vacek, S., Čukor, J., 2023. European forests under global climate change: review of tree growth processes, crises and management strategies. *J. Environ. Manag.* 332, 117353. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117353>.
- Vicente-Serrano, S.M., López-Moreno, J.I., Lorenzo-Lacruz, J., Kenawy, A.E., Azorín-Molina, C., Morán-Tejeda, E., Pasho, E., Zabalza, J., Beguería, S., Angulo-Martínez, M., 2011. The NAO impact on droughts in the Mediterranean region. In: Vicente-Serrano, S.M., Trigo, R.M. (Eds.), *Hydrological, Socioeconomic and Ecological Impacts of the North Atlantic Oscillation in the Mediterranean Region*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 23–40.
- Vicente-Serrano, S.M., García-Herrera, R., Barriopedro, D., Azorín-Molina, C., López-Moreno, J.I., Martín-Hernández, N., Tomás-Burguera, M., Gimeno, L., Nieto, R., 2016. The Westerly Index as complementary indicator of the North Atlantic oscillation in explaining drought variability across Europe. *Clim. Dynam.* 47, 845–863. <https://doi.org/10.1007/s00382-015-2875-8>.
- Vitali, V., Büntgen, U., Bauhus, J., 2017. Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Glob. Chang. Biol.* 23, 5108–5119. <https://doi.org/10.1111/gcb.13774>.
- Vitasse, Y., Bottero, A., Rebetez, M., Conedera, M., Augustin, S., Brang, P., Tinner, W., 2019. What is the potential of silver fir to thrive under warmer and drier climate? *Eur. J. For. Res.* 138, 547–560. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01192-4>.

- Volarič, D., Hédli, R., 2013. Expansion to abandoned agricultural land forms an integral part of silver fir dynamics. *For. Ecol. Manag.* 292, 39–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.016>.
- Walder, D., Krebs, P., Bugmann, H., Manetti, M.C., Follastrini, M., Anzillotti, S., Conedera, M., 2021. Silver fir (*Abies alba* Mill.) is able to thrive and prosper under meso-Mediterranean conditions. *For. Ecol. Manag.* 498, 119537. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119537>.
- Wang, Y.-M., Lean, J.L., Sheeley Jr., N.R., 2005. Modeling the Sun's magnetic field and irradiance since 1713. *Astrophys. J.* 625, 522–538. <https://doi.org/10.1086/429689>.
- Wigley, T.M.L., Briffa, K.R., Jones, P.D., 1984. On the average value of correlated time series with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *J. Clim. Appl. Meteorol.* 23, 201–213.
- Woods, T.N., Harder, J.W., Kopp, G., Snow, M., 2022. Solar-cycle variability results from the solar radiation and climate experiment (SORCE) mission. *Sol. Phys.* 297, 43. <https://doi.org/10.1007/s11207-022-01980-z>.
- Yao, Y., Luo, D.H., 2014. Relationship between zonal position of the North Atlantic Oscillation and Euro-Atlantic blocking events and its possible effect on the weather over Europe. *Sci. China Earth Sci.* 57, 2628–2636. <https://doi.org/10.1007/s11430-014-4949-6>.
- Zhang, Y., Guo, M., Wang, X., Gu, F., Liu, S., 2018. Divergent tree growth response to recent climate warming of *Abies faxoniana* at alpine treelines in east edge of Tibetan Plateau. *Ecol. Res.* 33, 303–311. <https://doi.org/10.1007/s11284-017-1538-0>.

6. Diskuze

6.1. Obnova lesa

Řešení problematiky obnovy horských lesů v Krkonoších po větrné kalamitě bylo zaměřeno na hustotu porostů, druhové složení a růstové parametry přirozené obnovy, i míru poškození způsobené zvěří (viz publikace 1). Měření na LHC Maršov a Vrchlabí ukázala, že existuje dostatečný potenciál pro přirozenou obnovu. V roce 2007 se počet jedinců přirozené obnovy pohyboval mezi 56 a 3533 jedinci na hektar, zatímco v roce 2018 hustota přirozené obnovy dosahovala 1452 až 6983 jedinců na hektar. Během 12letého sledování (2007–2018) došlo k nárůstu počtu jedinců procházejících přirozenou obnovou o 46 % až 198 %. Vyšší hustota přirozené obnovy byla zaznamenána v horských smrčínách v oblasti Šumavy (ŠTÍCHA et al. 2010: 1960–10 200 jedinců na hektar; MALÍK et al. 2014: 1520–19 760 jedinců na hektar). Vyšší počet průměrné obnovy jedinců v horských smrčínách (9322 jedinců na hektar) byl také zjištěn na Slovensku (HOLEKSA et al. 2007). Pokud jde o vývoj počtu přirozené obnovy v období 2014–2016, nárůst jedinců byl téměř zanedbatelný. Největší nárůst od roku 2007 byl pozorován v oblasti kalamitní plochy 1, která leží ve vyšší nadmořské výšce (asi o 90 metrů) oproti ostatním TVP a v lesním typu 8Z2, kde by měly být méně příznivé klimatické a půdní podmínky pro obnovu (VACEK S., ŠPULÁK 2005), ale v této oblasti je zároveň zaznamenáno výrazně více odumřelého dřeva. Při porovnání pozorované druhové skladby stromů na zkoumaných plochách s plánovanou skladbou podle LHP nebo plánu péče o KRNAP a jeho ochranné pásmo (FLOUSEK et al. 2010) lze identifikovat výrazné odchylky. Výskyt listnatých dřevin převažuje nad zamýšleným podílem. Na všech výzkumných plochách v půdních typech 8Z a 8K je zřetelně dominujícím druhem smrk ztepilý v souladu s cíli obnovy, a to v rozmezí 93–99 %. V oblastech postižených kalamitou je však skutečný podíl jedle bělokoré plánovaný na 1 % celkového počtu, avšak v roce 2018 byl zaznamenán v rozmezí 1,2–6,2 %. Kromě toho podíly břízy pýřité dosahovaly zastoupení 0,8–1,3 % a jalovce obecného 0,2–1,1 %. Během sledovaného 12letého období došlo u těchto melioračních a zpevňujících druhů k významnému nárůstu o 334 %, s výrazným zvýšením podílu jedle bělokoré. V roce 2018 dosáhl nejvyšší podíl jedle bělokoré na výzkumných plochách 20,7 %. K porovnání, ve slovenských horských lesích jedle bělokorá průměrně tvořila zastoupení 40,8 % v přirozené obnově (HOLEKSA et al. 2007).

Pokud jde o vertikální strukturu, v roce 2018 byl zaznamenán velmi nízký počet semenáčků s výškou do 50 cm. Tyto pozorování poukazují na klíčový význam obnovy

lesa a zdůrazňují zvýšenou náročnost přirozené obnovy na místech, kde prudký rozpad porostu vedl k výraznému nárůstu travnatého pokrytí (ULBRICOVÁ et al. 2006; VACEK S. et al. 2017). V roce 2009 dosahovala průměrná výška zmlazení 44,2 cm ($\pm 35,7$ SD), zatímco v roce 2018 dosáhla výrazného nárůstu na 219,2 cm ($\pm 135,3$ SD). Nejvyšší výškový přírůst byl zaznamenán v roce 2009, zatímco nejnižší byl pozorován v letech s nepříznivými klimatickými podmínkami, jako jsou roky 2011, 2017 a 2018 (dle ČHMÚ). Při porovnání růstu, byly zjištěny signifikantní rozdíly v průměrné výšce mezi jednotlivými plochami. Výška přirozené obnovy reflektuje přizpůsobení se místním stanovištním podmínkám, především pak mikroreliéfu a vegetačnímu krytu (VACEK Z. et al. 2017).

Je nezbytné si uvědomit, že dynamiku přirozené obnovy lesa ovlivňují nejen klimatické a stanovištní podmínky, ale také poškození způsobená zvěří (ANGST, KUPFERSCHMID 2023; HOLZER et al. 2024). V roce 2018 bylo na výzkumných plochách zaznamenáno celkové poškození 29,3 % u smrku ztepilého a 74,9 % u listnatých dřevin. Okus u jedle bělokoré a jalovce obecného dosáhl 100 %. Toto jednoznačně potvrzuje, že zvěř představuje významný omezující faktor (z hlediska odrůstání a druhové skladby) přirozené obnovy lesního porostu (AMMER 1996; ROONEY 2001; VACEK S. et al. 2014). Během sukcese škody způsobené okusováním mírně klesaly s nárůstem regenerujících jedinců. Listnaté stromky, které nebyly poškozeny okusováním, obvykle rostly v těsné blízkosti jedlí pod jejich ochranou (VACEK S. et al. 2014). Nízký počet zmlazení listnatých jedinců je především důsledkem nedostatku mateřských stromů v okolí a specifických požadavků těchto druhů. Nižší výskyt jalovce obecného je z velké části způsoben konkurencí a vysokým zastoupením druhu *Calamagrostis villosa*, zatímco výškový růst jedle bělokoré je výrazně ovlivněn narůstajícím počtem jelenovitých druhů (ŠTÍCHA et al. 2013; MALÍK et al. 2014; VACEK Z. 2017).

Řešení problematiky obnovy v porostech nebylo řešeno pouze na území České republiky, ale také v Polsku. Výzkum byl zaměřen na smíšené porosty s dominantní jedlí bělokorou v oblasti Rogów v kontextu jejího současného redukováného zastoupení, které je způsobeno lesním hospodařením, škodami způsobenými zvěří, klimatickými změnami a antropogenními vlivy (viz publikace 2).

Výzkum prokázal významnou souvislost mezi stanovištními a porostními podmínkami a přirozenou obnovou smíšených porostů jedle bělokoré na eutrofních půdách v nižších nadmořských výškách. Bylo zjištěno, že počet jedinců přirozené obnovy

činil 52 667 ks ha⁻¹, přičemž 63 % tvořila jedle bělokorá (ve srovnání s 75 % ve stromovém patře). Kromě jedle byl v přirozené obnově také zaznamenán pokles podílu buku a nárůst podílu modřínu a borovice. Podobné údaje o hustotě přirozené obnovy jedlových porostů v Polsku uvádějí JAWORSKI, FUJAK (1983) a PALUCH, JASTRZĘBSKI (2013). Naopak nižší počty obnovy v Evropě uvádějí např. DOBROWOLSKA (2000), HOFMEISTER et al. (2008), a VACEK Z. et al. (2015). Jedním z faktorů omezujících obnovu jedle bělokoré je vysoká míra poškození zvěří (MOTTA 1996; VACEK Z. et al. 2014; BLEDÝ et al. 2024). Důležitou roli hraje také fruktifikace stromů a podmínky stanoviště (PALUCH 2005).

V rámci této studie byly výzkumné plochy umístěny na eutrofních stanovištích, kde je přirozená obnova jedle náročnější než na kyselých mikrobiotopech kvůli silné konkurenci (WOZIWODA, KOPEĆ 2015). V důsledku měnících se podmínek prostředí v posledních letech smíšené porosty vykazují rostoucí podíl jedle bělokoré a listnatých dřevin, zejména habru a dubu (ZERBE 2002; WOZIWODA, KOPEĆ 2015). Proto je nutné udržovat dostatečný podíl jedle v porostech vhodnými pěstebními opatřeními (VACEK Z. et al. 2015; BLEDÝ et al. 2024). Při pěstebních zásazích je třeba vzít v úvahu, že jedle je stínomilná dřevina, ale fruktifikuje pouze při plném oslunění (DOBROWOLSKA et al. 2017).

Na zkoumaných eutrofních stanovištích měla přízemní vegetace výrazně vyšší vliv na přirozenou obnovu než na stanovištích kyselých (PALUCH, JASTRZĘBSKI 2013; WOZIWODA, KOPEĆ 2015). Jedle bělokorá dobře regenerovala na pokryvu *Luzula pilosa*, *Majanthemum bifolium*, *Lycopodium annotinum* nebo *Rubus fruticosus* (JAWORSKI 1973). V našem případě početnost obnovy pozitivně korelovala s vegetačním krytem, který úzce souvisí se zápojem stromového patra a pozitivně koreluje s druhovou bohatostí dřevin. Přízemní vegetace na kyselých stanovištích nejen podporuje růst v juvenilních stádiích obnovy jedinců, ale také je chrání před okusem zvěře (VACEK et al. 2014; VACEK 2017). Ve studovaném lesním porostu měly z hlediska vegetačního typu nejvyšší vliv na přirozenou obnovu trávy, nejnižší vliv naopak mechy.

Druhová diverzita přirozené obnovy ve studované oblasti byla nízká až střední podle druhové bohatosti ($D1 = 0,469$, $D2 = 0,089$), střední podle druhové heterogenity ($\lambda = 0,481$, $H' = 0,479$) a vysoká podle druhové vyrovnanosti ($E1 = 0,640$, $E2 = 0,621$). Oproti tomu vyšší druhová heterogenita a vyrovnanost, ale nižší druhová bohatost byla

pozorována v oplocených smrko-bukovo-jedlových porostech na Orlických horách (VACEK S. et al. 2014). Výrazně nižší druhová diverzita však byla v této studii na neoplocených lesních porostech, podobně jako uvádí studie z Krkonoš (PROKÚPKOVÁ et al. 2019).

Navzdory zvýšenému pěstebnímu úsilí v porostech jedle bělokoré je přirozená obnova často nedostačující a ve srovnání s ostatními dřevinami dosahuje je charakteristická nízkou výšku (VACEK Z. et al. 2015; MIKULENKA et al. 2020). Na výzkumných plochách jedle dosáhly nejnižší průměrné výšky (24 cm) ze všech 15 přítomných dřevin, přičemž průměrná výška všech jedinců byla 43 cm. Konkrétně 74 % všech jedlí bylo nalezeno ve fázi počáteční obnovy (výška $\leq 0,5$ m), zatímco jedinců s výškou $> 0,5$ m bylo zastoupeno pouze 8 %.

Hlavním přínosem tohoto výzkumu je unikátní a vzácná výšková poloha v nížině. Jedle bělokorá je typickou dřevinou podhorských a horských lesů (DIACI et al. 2011). Studovaná nížinná oblast tak modeluje dynamiku jedlových lesů ve vztahu ke klimatickým změnám spojeným s nedostatkem srážek a rostoucími teplotami. V této souvislosti s globální změnou klimatu bylo vymizení jedle bělokoré pozorováno např. z teplejších a sušších oblastí ve Slovinsku ve fragmentovaných lesích a na hranicích jejího přirozeného areálu (FICKO et al. 2011).

6.2. Struktura, produkce a pěstování smíšených porostů

Řešení problematiky struktury acidofilních smrkobukových porostů v Krkonoších bylo zaměřeno na vliv druhového složení na produkční potenciál, porostní strukturu, diverzitu a růst jednotlivých dřevin (viz publikace 3). Různé druhové složení může výrazně zvýšit počet stromů v porostu, jejich tempo růstu a tím i celkovou produkci porostu. Na zkoumaných TVP smíšené porosty vykazovaly vyšší porostní zásobu o 8 % oproti smrkovým monokulturám a o 47 % než monokultury buku. Studie z Německa uvádí, že smíšené porosty dosahují o 11–30 % vyšší objem stromů než monokultury PRETZSCH (2016). Výzkum prokázal benefity produkčně zdatného smrku při smíšení s bukem, jak z hlediska produkčního potenciálu, tak i odolnosti a stability porostu. I nízký podíl přimíšení další dřeviny v zastoupení porostu dokáže vyvolat silný pozitivní efekt smíšení v kontextu nárůstu produkce biomasy a sekvestrace uhlíku (VACEK Z. et al. 2023). Pozitivní efekt přimíšení na produkci potvrzuje několik dalších prací (PRETZSCH, SCHÜTZE, 2009; PRETZSCH et al. 2013).

Při přimíšení některé dřeviny do 25 % v druhovém zastoupení porostu došlo k nárůstu porostní zásoby o 22–31 %. Charakter smíšení také může signifikantně kromě produkce pozitivně ovlivnit počet stromů, zakmenění a hustotu porostu (PRETZSCH, BIBER 2016; PRETZSCH, ZENNER 2017). Celkově se v naší studii jako nejvhodnější jeví poměr smrku 75:25 buku, kdy kromě nejvyšší produkce docházelo u obou dřevin k nejnižším výkyvům v radiálním růstu. Produktivita smíšených porostů oproti monokulturám je pozitivně ovlivněna vyšší hustotou porostu a projekční plochou korun. Monokultury mají relativně méně složitou strukturu zápoje (převládá horizontální před vertikálním), nižší variabilitu struktury uvnitř porostů a nižší efektivitu využívání zdrojů (PRETZSCH 2014). Stromy ve smíšených porostech tak mohou mít vyšší účinnost využívání zdrojů, a proto mají vyšší rychlost růstu ve srovnání se stromy v monokultuře (PRETZSCH et al. 2016; SHARMA et al. 2016). To je zapříčiněno různými ekologickými nároky (živiny, vláha, klimatické faktory, osvětlení atd.) jednotlivých dřevin (VACEK S. et al. 2019b; MIKULENKA et al. 2020).

Analýzy také potvrdili, že buk méně reaguje na výkyvy v radiálním růstu než smrk. Podíl dřeviny v druhovém zastoupení má menší vliv na výkyvy v přírůstu u buku, naproti tomu smrk vykazuje větší rozdíly v přírůstu dle zastoupení této dřeviny v porostu (čím nižší zastoupení, tím vyšší rezistence). V průběhu 80. let 20. století byla růstová minima u obou studovaných dřevin způsobena synergismem imisí (zejména vysoké koncentrace SO₂), klimatu (pozdní mrazy, zimní vysychání) a biotických škůdců (červc bukový, bejlomorka buková, lýkožrout smrkový a obaleč modřínový), což je v souladu s mnohými pracemi (VACEK Z. et al. 2015). Koncentrace SO₂ a NO_x signifikantně negativně ovlivňují radiální růst smrku ve všech variantách smíšení, přičemž se snižujícím se jeho zastoupením v porostu se odolnost zvyšuje. Naopak u buku byl zjištěn pouze negativní vliv SO₂ u monokulturní varianty. Shodně v Jizerských horách nebyl potvrzen vliv znečištění ovzduší na růst buku, oproti signifikantně negativnímu vlivu na růst smrku. Navíc smrk zde byl ve smíšených porostech odolnější vůči znečištění ovzduší a klimatickému stresu (VACEK S. et al. 2019a). Dále, tak jako v naší studii, negativní vliv sucha na radiální přírůst smrku uvádějí KRÁLÍČEK et al. (2017) a PUTALOVÁ et al. (2019). Celkově v naší studii byl smrk z hlediska radiálního citlivější dřevinou na klimatické podmínky oproti buku. Nejvíce pak byly u obou dřevin shodně klimatickými faktory ovlivňovány monokultury. Také DING et al. (2017) uvádí, že smrk benefituje z přimíšení buku z hlediska odolnosti ke klimatickým extrémům.

V době globální klimatické změny je pěstování lesa jedním z nejdůležitějších nástrojů podpory stability a rozmanitosti lesů (viz publikace 4). Propagace smíšených lesů je tak často identifikována jako strategie adaptace lesního hospodaření s cílem vyrovnat se s klimatickými změnami (BOLTE et al. 2009; VACEK Z. et al. 2023). Mnoho studií též zdůraznilo význam druhové rozmanitosti pro většinu funkcí a služeb lesa (např. KNOKE et al. 2008; REMEŠ et al. 2015; VACEK S. et al. 2019b; MIKULENKA et al. 2020). Důraz je přitom kladen na variabilitu smíšených lesů odpovídajících daným stanovištním a porostním poměrům (LINDNER et al. 2010). Při výchově smíšených porostů je nutné důsledně respektovat vlastnosti dřevin a kompetiční vztahy v úzké vazbě na stanovištní poměry (POLENO et al. 2009). Problémy výchovy porostních směsí jsou tedy mnohem komplikovanější a vyžadují vyšší lesnickou odbornost než výchova porostů jedné dřeviny (SLODIČÁK, NOVÁK 2007). Z těchto důvodů jsme přikročili ke studiu dvou typů výchovných zásahů včetně kontroly s předpokladem, že strukturalizující probírka zaměřena na klimatickou změnu bude vhodnější než podúrovňová probírka podle KRAFTA či kontrola. Z našich výsledků vyplývá, že u strukturalizující probírky se z celkového počtu vytěžilo 33 % stromů a 14 % zásoby porostu a u podúrovňové probírky 36 % stromů a 6 % zásoby. Hlavním účelem těchto výchovných zásahů, podobně jako v práci WASKIEWICZ et al. (2013), bylo porostní výchovou zlepšit stabilitu porostu a udržet žádoucí druhové složení v těchto mladých smíšených porostech. V podmínkách výrazných globálních klimatických změn např. ROIG et al. (2005); GEA-IZQUIERDO et al. (2009); GUILLEMOT et al. (2015) uvádějí, že silnější výchovné zásahy zlepšují vláhové poměry v porostu tím, že omezuje intercepci, zmírňují sucho, a tak dochází ke zvyšování vitality porostů ve srovnání s porosty bez zásahu. Z uvedeného vyplývá, že i větší prosvětlení porostu při námi navržené strukturalizující probírce by mohlo více příznivě ovlivňovat mikroklimatické a ekologické poměry ve sledovaných porostech než u podúrovňové probírky. Též se uvádí, že vysoká intenzita výchovy vede ke zvýšení vitality dominantních stromů v porostu po obdobích sucha (MISSON et al. 2003) a je důsledkem změn struktury stromů v porostech (SOHN et al. 2013). Též BOŠEĚA et al. (2016) prokázali, že způsoby diferencované výchovy bukových porostů výrazně ovlivňují jejich vitalitu i v podmínkách Karpat, kdy se ve vegetačním období od roku 1950 zvyšuje teplota. Stres z deficitu vody přitom velmi ovlivňuje druhová skladba porostu. Například vyšší pravděpodobnost stresu ze sucha v mladých porostech smrku než u buku či dalších listnáčů uvádějí NOVÁK, SLODIČÁK (2009). Z hlediska diverzity došlo v rámci

strukturalizující probírky u horizontální struktury k přesunu z agregované distribuci stromů na náhodné uspořádání, dále došlo ke zvýšení tloušťkové a výškové diferenciace porostu a také ke zvýšení druhové bohatosti oproti podúrovňové probírce či kontrolní variantě.

6.3. Vliv klimatických faktorů na růst

Detailní a komplexní řešení problematiky vlivu klimatu a znečištění ovzduší, jež významně ovlivňují radiální růst stromů, je popsáno v publikaci 5. Z hlediska historie, v Evropském měřítku byl od 70. let dvacátého století patrný zvýšený přírůst stromů v lesních ekosystém, který byl často přičítán zvyšujícím se teplotám v kombinaci se zvýšenými depozicemi dusíku a zvyšujícím se obsahem CO₂ v atmosféře, zejména pak ve střední a severní Evropě (VACEK Z. et al. 2023). Na druhou stranu v ČR byl však během tohoto období přírůst porostů také výrazně limitován celou řadou negativních faktorů (PUTALOVÁ et al. 2019; VACEK Z. et al. 2019; SHETTI et al. 2024). Z našich výsledků je tento vliv celé řady negativních faktorů na radiální přírůst jedle bělokoré a smrku ztepilého jasně patrný, zejména znečištění ovzduší. Koncentrace SO₂ a NO_x měly v zájmové oblasti Jeseníků negativní vliv na radiální růst jedle, zatímco radiální růst smrku byl více negativně ovlivněn troposférickým ozonem.

Na studovaných plochách byl přírůst ovlivněn i dalšími abiotickými faktory. Z počátku sledovaného období byl radiální přírůst negativně ovlivněn spíše poškození mrazem, naopak na konci sledovaného období vyššími teplotami a nižšími úhrny srážek, což je v podstatě v souladu s vývojem klimatu. K obdobným výsledkům docházejí i jiné práce (HANEWINKEL et al. 2013; KONÔPKOVA et al. 2018), které se zabývají změnami klimatu. Ovlivnění klimatickými změnami rovněž závisí na druhu dřeviny (RÖTZER et al. 2017), přičemž práci PRETZSCH et al. (2013) bylo prokázáno, že smrk oproti buku reaguje na sucho výraznějším poklesem přírůstu. Z našich výsledků při srovnání přírůstu smrku a jedle není však tento vývoj jednostranně patrný, na druhou stranu je třeba přiznat, že na studovaných plochách působila celá řada různých faktorů a pouze ovlivnění přírůstu suchem je tak hůře kvantifikovatelné. V souladu s tím jsou značně diferencované i výsledky vlivu teploty a množství srážek v jednotlivých měsících na přírůst jednotlivých dřevin. Nicméně z výsledků je patrné, že statisticky významný vliv na přírůst mají jak klimatické faktory (srážky, teploty) v roce aktuálním, tak i předcházejícím, což koresponduje s výsledky korelačních analýz řady jiných prací např. DITTMAR et al. (2003) či FRIEDRICHS et al. (2009). Limitujícím faktorem pro radiální růst byly v této studované

horské oblasti nízké teploty, zejména u jedle. Také práce VITALI et al. (2018) na základě dlouhodobého výzkumu potvrdili v nižších nadmořských výškách pozitivní korelaci přírůstu s letními srážkami, a naopak negativní s letními teplotami jak pro smrk, tak i pro jedli. Jedle obecně vykazovala signifikantně vyšší variabilitu radiálního růstu a byla citlivější na vliv klimatických faktorů ve srovnání se smrkem. Nicméně poměrně výraznou diferenciaci našich výsledků lze vysvětlit jak podmínky mikrostanoviště, tak i rozdílným typem kořenového systému. Rovněž smíšení opadavých a neopadavých druhů dřevin může vést k lepším růstu, díky diverzifikaci zdrojů z prostředí, což může v konečném důsledku vést ke snížení stresu (PRETZSCH et al. 2014). V našem případě např. mohou profitovat smrky a jedle z většího propouštění světla a vody koruny přimíšených modřínů v jarních a zimních měsících, kdy modříny nemají jehličí.

Kromě teplot a srážek, znečištění ovzduší, stanoviště či pěstebních zásahů radiální růst dřevin ovlivňují i další faktory, jako je zeměpisná poloha a další faktory (ŠIMKOVÁ et al. 2023; BRICHTA et al. 2024). V publikaci 6 je zkoumán vliv zeměpisné šířky a cyklických událostí na radiální růst jedle napříč Evropou. Výsledky této studie ukazují, že letokruhové přírůsty jedle bělokoré signifikantně korelovaly napříč všemi státy se sluneční aktivitou (slunečními skvrnami a zářením) a změnami tlaku a proděním vzduchu (NAO indexem). Letokruhové řady byly signifikantně ovlivněné cirkulací NAO alespoň na jedné výzkumné ploše v každém státu. Nejvyšší korelace s dvanáctiletým slunečním cyklem byly zaznamenány v nejseverněji položených výzkumných plochách v České republice, snižovaly se v Chorvatsku a nejnižší byly na výzkumných plochách v Itálii. Další roli ve výkyvech letokruhových analýz střední Evropy mohou hrát chladné extrémy, které jsou z hlediska odchylek od měsíčního průměru větší než teplé extrémy (DIAO et al. 2015).

V mediteránu byl v posledních letech zaznamenán ústup jedle z důvodů větší aridity prostředí (GAZOL et al. 2019), ale výsledky z našich horských lokalit v Itálii ukazují, že jedle má stabilní necyklické přírůsty oproti plochám v Chorvatsku a České republice. Od roku 1980 byla silnější reakce radiálního růstu stromů na NAO, které působí hlavně na místní sezónní klima, zejména na zimní teploty, což bylo zaznamenáno i u smrku v Kanadě nebo Švédsku (OLS et al. 2018). Vliv NAO se ve střední Evropě v posledních letech zkrátil a snížil délku zimního období (HERNÁNDEZ-ALMEIDA et al. 2015). Právě zimní mrazy jsou zodpovědné za snížení přírůstu jedle bělokoré v horských oblastech. Klimatická změna v posledních letech byla ovlivněna zejména narůstajícími

globálními teplotami, které zvyšují přírůst stromů v horských oblastech (PONOCNÁ et al. 2018; ŠIMŮNEK et al. 2019; VACEK Z. et al. 2023). Nicméně porosty ve středních a nižších polohách jsou více náchylné na výkyvy klimatických podmínek, a tím může dojít například k cyklickému opakování kůrovcových kalamit (MILAD et al. 2011; ŠIMŮNEK et al. 2020).

Solární cyklus se objevuje v letokruzích této studie na jedli bělokoré v České republice a Chorvatsku, ale dá se nalézt i v cyklu kalamit nahodilých těžeb v České Republice, které násobí disturbance dlouhodobými suchy způsobenými stoupajícími teplotami a nerovnoměrným rozložením srážek ve vegetačním období (ŠIMŮNEK et al. 2020). Navíc vzhledem k nízké cykličnosti ploch v Itálii lze teoreticky konstatovat, že cyklické problémy v lesním hospodářství v jižní Itálii jsou menší než ty ve střední Evropě. V naší publikaci je popsán letokruhový přírůst jedle od roku 1990, což pokrývá nejméně zkreslené časové období letokruhových řad jedle na výzkumných plochách. Toto časové období v letokruhových řadách výzkumných ploch neobsahuje výrazné hospodářské zásahy a také plochy v České republice již v podstatě nejsou ovlivněny znečištěním ovzduší, které výrazně ovlivnilo až degradovalo jedlové porosty v minulosti (MIKULENKA et al. 2020). Tato degradace vzdušným znečištěním jedle bělokoré trvala až do 80. let minulého století (ELLING et al. 2009) a lze předpokládat, že porosty od 90. let byly již bez výrazného vlivu tohoto znečištění. Dále jsou následky stoupajících teplot viditelné hlavně od začátku roku 2000, kdy se začaly výrazně zvedat teplotní trendy v Evropě (NAUMANN et al. 2021). Toto období tedy způsobilo divergence letokruhového přírůstu k ostatním faktorům, které jsou sledovány napříč průběhem globální klimatické změny (PONOCNÁ et al. 2018).

7. Závěr

Smíšené přírodě blízké lesy představují klíčový prvek v adaptaci lesního hospodářství na probíhající globální klimatické změny. Z výzkumu vyplývá řada zásadních aspektů, které zdůrazňují výhody smíšených lesů oproti monokulturám, zejména pokud jde o jejich produkční potenciál, trvalou udržitelnost a rezistenci vůči abiotickým a biotickým faktorům. Z hlediska produkčního potenciálu zkoumané smíšeného porosty dosahovaly vyšší porostní zásoby, biomasy a sekvestraci uhlíku ve srovnání s monokulturami. Smíšené lesy v Krkonoších vykazovaly až o 8 % vyšší porostní zásobu než smrkové monokultury a až o 47 % více než bukové monokultury. Vyšší produkční potenciál je spojen s lepším využitím prostoru a zdrojů díky různorodým ekologickým nárokům dřevin. Smíšené porosty navíc mají komplexnější strukturu, což umožňuje efektivnější využívání světla, vody a živin, což vede k vyšší celkové produkci biomasy. Smíšené lesy také prokázaly větší odolnost vůči stresům, jako je dlouhodobé sucho nebo sekundární škůdci, což je zásadní zejména v kontextu globální klimatické změny. Výzkum ukazuje, že smrk ve smíšených porostech je odolnější vůči znečištění ovzduší a klimatickému stresu než ve stejnověkových monokulturách. Smíšení buku se smrkem navíc zmírňuje negativní dopady sucha na růst smrku a v přítomnosti buku reaguje na sucho méně výrazným poklesem přírůstu. Smíšené lesy také vykazují větší stabilitu v radiálním růstu, což je důležité pro udržení jejich produkčního potenciálu i v období nepříznivých podmínek, tak i z hlediska mitigace klimatických změn v kontextu sekvestrace uhlíku.

Jedním z cílů práce bylo zhodnotit význam přirozené obnovy, jež je klíčová pro dynamiku, dlouhodobou stabilitu a odolnost lesů. Měření na rozsáhlé síti trvalých výzkumných plochách ukazují na vysoký potenciál této metody pro obnovu lesů po kalamitách. Vyšší počet jedinců přirozené obnovy byl zaznamenán zejména v horských oblastech, kde bylo dosaženo hustoty téměř 20 tis. jedinců na hektar. Přirozená obnova podporuje druhovou diverzitu a věkovou strukturu porostu, což je důležité pro jejich odolnost vůči klimatickým změnám a dalším stresovým faktorům. Závažný problém spojený s přirozenou obnovou, jsou škody působené zvěří, která může omezovat růst a přežití některých druhů dřevin, zejména listnatých a jedle bělokoré. Přesto je přirozená obnova považována za efektivní způsob, jak zajistit regeneraci lesů a jejich dlouhodobou udržitelnost.

Závěrem lze konstatovat, že smíšené lesy nabízejí vyšší produkční potenciál a rezistenci vůči klimatickým změnám ve srovnání se stejnověkými monokulturami. Navíc přirozená obnova hraje klíčovou roli v udržení kontinuity a stability těchto lesů, a proto by měla být aktivně podporována jako strategie pro adaptaci lesního hospodářství na probíhající globální změny klimatu. Používání vhodných přírodě blízkých pěstebních postupů je zásadní, protože podporují přirozené procesy a tvorbu bohatě strukturovaných smíšených lesů, které zvyšují druhovou, věkovou a prostorovou heterogenitu. Tyto lesy nejenže přispívají k udržení biodiverzity a ekologické stability, ale také zajišťují vyšší efektivitu produkce a dlouhodobou udržitelnost lesních ekosystémů.

8. Seznam použité literatury

- ALLEN A.P., BROWN J. H., GILLOOLY J.F. (2003): Response to comment on "Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic equivalence rule". *Science*, 299: 346c.
- ALLEN C.D., MACALADY A. K., CHENCHOUNI H., BACHELET D., McDOWELL N., VENNETIER M. et al. (2010): A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259 (4): 660-684.
- AMBROŽ R., VACEK S., VACEK Z., KRÁL J., ŠTEFANČÍK I. (2015): Current and simulated structure, growth parameters and regeneration of beech forests with different game management in the Láň Game Enclosure. *Forestry Journal*, 61 (2): 78-88.
- AMMER C., (1996): Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management*, 88:43-53.
- AMMER, C., BICKEL, E., KÖLLING, C., (2008): Converting Norway spruce stands with beech – A review on arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science*, 125, 3–26.
- ANDEREGG W.R.L, MARTINEZ-VILALTA J., CAILLERET M., CAMARERO J.J., EWERS B.E., GALBRAITH D., et al. (2016): When a tree dies in the forest: scaling climate-driven tree mortality to ecosystem water and carbon fluxes. *Ecosystems*, 19: 1133–1147.
- ANGERMEIER P.L., KARR J.R. (1994): Biological integrity versus biological diversity as policy directives. *BioScience*, 44 (10): 690–697.
- ANGST J.K., KUPFERSCHMID A.D. (2023): Assessing browsing impact in beech forests: the importance of tree responses after browsing. *Diversity*, 15(2), 262.
- AGENTURA OCHRANY PŘÍRODY A KRAJINY ČR [online] (2024): [cit. 2024-08-04]. Dostupné z: <https://www.nature.cz/>
- ARRIETA S., SUAREZ F. (2005): Spatial patterns of seedling emergence and survival. *Forest Ecology and Management*, 205: 267–282.
- AUGUSTO L., RANGER J., BINKLEY D., ROTHE A. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Sciences*, 59:233–253.

- BAUHUS J., PUETTMANN K., MESSIER C. (2009): Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, 258:525–537.
- BECKAGE B., LAVINE M., CLARK J.S. (2005): Survival of tree seedlings across space and time: estimates from long-term count data. *Journal of Ecology*, 93: 1177–1184.
- BERCHA J. (2006): Jedle bělokorá. *Lesnická práce*, 85: 01/06.
- BÍLEK L., REMEŠ J., PODRÁZSKÝ V., ROZENBERGAR D., DIACI J., ZAHRADNÍK D. (2014): Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia- the role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology*, 71: 59–71.
- BIONDI F., WAIKUL K. (2004): Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. *Computers and Geosciences*, 30 (3): 303–311.
- BLEDÝ M., VACEK S., BRABEC P., VACEK Z., CUKOR J., ČERNÝ J. et al. (2024): Silver Fir (*Abies alba* Mill.): Review of Ecological Insights, Forest Management Strategies, and Climate Change's Impact on European Forests. *Forests*, 15(6), 998.
- BLOCK J. (1997): Disposition rheinland-pfälzischer Waldbodensubstrate gegenüber Versauerung. In: Ministerium für Umwelt und Forsten Rheinland-Pfalz: Waldschäden. Boden- und Wasserversauerung durch Luftschadstoffe in Rheinland-Pfalz, Mainz, p. 16–27.
- BOLTE A., AMMER C., LÖF M., MADSEN P., NABUURS G.J., SCHALL P. et al. (2009): Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 24: 473–482.
- BOLTE A., HILBRIG L., GRUNDMANN B., KAMPF F., BRUNET J., ROLOFF A. (2010): Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *European Journal of Forest Research*. 129: 261–276.
- BONAN G.B. (2008): Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320 (5882): 1444-1449.
- BORKOWSKI J., UKALSKI K. (2012): Bark stripping by red deer in a post-disturbance area: The importance of security cover. *Forest Ecology and Management*, 263: 17–23.
- BOŠELA M., PETRÁŠ R., SITKOVÁ Z., PRIWITZER T., PAJTÍK J., HLAVATÁ H. et al. (2014): Possible causes of the recent rapid increase in the radial increment of silver fir in the Western Carpathians. *Environmental Pollution*, 184:211–221.

- BOŠELA M., ŠTEFANČÍK I., PETRÁŠ R., VACEK S. (2016): The effects of climate warming on the growth of European beech forests depend critically on thinning strategy and site productivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 222:21–31.
- BOŠELA M., LUKAC M., CASTAGNERI D., SEDMÁK R., BIBER P., CARRER M. et al. (2018): Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Science of the Total Environment*, 615:1460-1469.
- BRABEC P., VACEK Z., VACEK S., ŠTEFANČÍK I., CUKOR J., WEATHERALL A. et al (2023): Growth-climate responses of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. versus *Picea abies* (L.) Karst. in the British Isles and Central Europe. *Central European Forestry Journal*, 69: (3).167-178.
- BRICHTA J., ŠIMŮNEK V., BÍLEK L., VACEK Z., GALLO J., DROZDOWSKI S. et al. (2024): Effects of Climate Change on Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Growth across Europe: Decrease of Tree-Ring Fluctuation and Amplification of Climate Stress. *Forests*, 15: (1), 91.
- BUGMANN H. (1997): Sensitivity of forests in the European Alps to future climatic change. *Climate Research*, 8 (1): 35-44.
- BUNN A.G. (2010): Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia* 28, 251–258.
- BUNN A., KORPELA M., BIONDI F., CAMPELO F., MÉRIAN P., QEADAN F. et al. (2018a): An introduction to dplR.
- BUNN A., MIKKO K., BIONDI F., CAMPELO F., MERIAN P., QEADAN F. et al. (2018b): Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.6.8. *Dendrochronologia*.
- CAMPIOLI M., VINCKE C., JONARD M., KIN V., DEMARÉE G., PONETTE Q. (2012): Current status and predicted impact of climate change on forest production and biogeochemistry in the temperate oceanic European zone: review and prospects for Belgium as a case study. *Journal of Forest Research*, 17: 1–18.
- CARVALHO J.P.F. (2011): Composition and structure of natural mixed-oak stands in northern and central Portugal. *Forest Ecology and Management*, 262: 1928–1937.
- CASTAGNERI D., STORAUNET K.O., ROLSTAD J. (2013): Age and growth patterns of old Norway spruce trees in Trillemarka forest, Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 28(3), 232-240.

- CÍLEK V., POLÍVKA M., VACEK Z. (eds.) (2022): Český a moravský les: Jeho počátky, současný stav a výhled do budoucnosti. Dokořán, Praha, 464 s.
- CÍSLEROVÁ E. (2005): Škody způsobované zvěří. *Lesnická práce*, 84: 10-33.
- CLARK P.J., EVANS F.C. (1954): Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35: 445–453.
- CONTE E., LOMBARDI F., BATTIPAGLIA G., PALOMBO C., ALTIERI S., LA PORTA N., et al. (2018): Growth dynamics, climate sensitivity and water use efficiency in pure vs. mixed pine and beech stands in Trentino (Italy). *Forest Ecology and Management*, 409: 707–718.
- COOK E.R., HOLMES R.L. (1984): Program ARSTAN users manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, 15.
- COOK E.R., SHIYATOV S.G., MAZEPA V.S., ECOLOGY A., BRANCH U. (1990): *Methods of Dendrochronology Applications*. Tree-Ring Laboratory, Lamont-Ooherty Geological Observatory, Columbia University, New York.
- CORDONNIER T., BOURDIER T., KUNSTLER G., PIEDALLU C., COURBAUD B. (2018): Covariation between tree size and shade tolerance modulates mixed-forest productivity. *Annals of Forest Science*, 75: 1-15.
- CREMER M., PRIETZEL J. (2017): Soil acidity and exchangeable base cation stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Plant Soil*, 415: 393-405.
- CROOKSTON N.L., STAGE A.R. (1999): Percent canopy cover and stand structure statistics from the Forest Vegetation Simulator. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-24. Ogden, UT. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 11 s.
- CROW T.R., BUCKLEY D.S., NAUERTZ E.A., ZASADA J.C. (2002): Effects of management on the composition and structure of northern hardwood forests in Upper Michigan. *Forest Science*, 48: 129–145.
- CUKOR J., VACEK Z., LINDA R., SHARMA R.P., VACEK S. (2019a): 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.

- CUKOR J., VACEK Z., LINDA R., VACEK S., MARADA P., ŠIMŮNEK V. et al. (2019b): Effects of bark stripping on timber production and structure of Norway spruce forests in relation to climatic factors. *Forests*, 10 (4): 320.
- ČERMÁK P., JANKOVSKÝ L. (2006): Škody ohryzem, loupáním a následnými hnilobami. Brno, Folia Forestalia Bohemica, Lesnická práce, 50 s.
- ČERNÝ D. (2007): Jedle kolem horní hranice výskytu – oblast Šumava. *Lesnická práce*, 86: 02/07.
- ČESKO. Zákon č. 114/1992 Sb. Zákon České národní rady o ochraně přírody a krajiny. In: *Zákony pro lidi* [online]. Částka 28/1992.
Dostupné z: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1992-114#Top>
- DALE V.H., JOYCE L.A., McNULTY S., NEILSON R.P., AYRES M.P., FLANNIGAN M.D. et al. (2001): Climate Change and Forest Disturbances Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *BioScience*, 51 (9): 723-734.7.
- DEL RÍO M., SCHÜTZE G., PRETZSCH H. (2013): Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, 16: 166–176.
- DELZON S., URLI M., SAMALENS J.C., LAMY J.B., LISCHKE H., SIN F. et al. (2013): Field evidence of colonisation by Holm oak, at the northern margin of its distribution range, during the Anthropocene period. *Plos One*, 8: e80443.
- DEMEK J., MACKOVČIN P., BALATKA B., BUČEK A., CIBULKOVÁ P., CULEK M. et al. (2006): Hory a nížiny. *Zeměpisný lexikon ČR. 2. upravené vydání*. Brno: MŽP ČR. 582 s. ISBN 80-86064-99-9.
- DESPLANQUE C., ROLLAND C., SCHWEINGRUBER F.H. (1999): Influence of species and abiotic factors on extrême tree ring modulation: *Picea abies* and *Abies alba* in Tarentaise and Maurienne (French Alps). *Trees*, 13 (4): 218–227.
- DIACI J., ROZENBERGAR D., BONCINA A. (2010): Stand dynamics of Dinaric old-growth forest in Slovenia: Are indirect human influences relevant? *Plant Biosystems*, 144: 194–201.

- DIACI J., ROZENBERGAR D., ANIC I., MIKAC S., SANIGA M., KUCBEL S. et al. (2011): Structural dynamics and synchronous silver fir decline in mixed old-growth mountain forests in Eastern and Southeastern Europe. *Forestry*, 84: (5), 479–491.
- DIAO Y., XIE S.P., LUO D. (2015): Asymmetry of winter European surface air temperature extremes and the North Atlantic Oscillation. *Journal of Climate*, 28: 517–530.
- DING H., PRETZSCH H., SCHÜTZE G., RÖTZER T. (2017): Size-dependence of tree growth response to drought for Norway spruce and European beech individuals in monospecific and mixed-species stands. *Plant Biology*, 19: 709–719.
- DITTMAR C., ZECH W., ELLING W. (2003): Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, 173: 63–78.
- DOBROWOLSKA D., (2000): Warunki powstawania odnowienia naturalnego jodły pospolitej w Karkonoskim Parku Narodowym. *Opera Corconotica*, 36: 436–441.
- DOBROWOLSKA D., BONČINA A., KLUMPP R. (2017): Ecology and silviculture of silver fir (*Abies alba* Mill.): a review. *Journal of Forest Research*, 22: (6), 326–335.
- ELLING W., DITTMAR C., PFAFFELMOSE K., RÖTZER T. (2009): Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management*, 257: 1175–1187.
- FABRIKA M., ĎURSKÝ J. (2005): Algorithms and software solution of thinning models for SIBYLA growth simulator. *Journal of Forest Science*, 51: (10), 431–445.
- FABRIKA M., VALENT P., SCHEER L. (2018): Thinning trainer based on forest-growth model, virtual reality and computer-aided virtual environment. *Environmental modelling & software*, 100: 11–23.
- FEURDEAN A., WILLIS K.J. (2008): Long-term variability of *Abies alba* in NW Romania: implications for its conservation management. *Diversity and Distributions*, 14(6): 1004–1017.
- FICKO A., POLJANEC A., BONČINA A. (2011): Do changes in spatial distribution, structure and abundance of silver fir (*Abies alba* Mill.) indicate its decline? *Forest Ecology and Management*, 261: (4), 844–854.
- FINĐO S. (1992): Tolerancia drevín na poškodzovanie odhryzom. *Lesnictví-Forestry*, 38: 379–390.

- FINĐO S., PETRÁŠ P. (2011): Ochrana lesa proti škodám zverou, Národné lesnícké centrum, Lesnícký výskumný ústav, Zvolen, 270 s.
- FINĐO S., ŽILINEC M. (1993): Vplyv simulovaného zimného odhryzu na vývoj niektorých lesníckych významných drevín. *Folia venatoria*, 23: 37-50.
- FLOUSEK J., BEDNAŘÍK A., BŘEZINA S., ČEJKOVÁ A., DRAHNÝ R., ERLEBACH M. et al. (2010): Plán péče 2010–2020 o Krkonošský národní park a jeho ochranné pásmo. Vrchlabí, Správa KRNP
- FORRESTER D.I., KOHNLE U., ALBRECHT A.T., BAUHUS J. (2013): Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest Ecology and Management*, 304: 233–242.
- FRIEDRICHS D.A., TROUET V., BÜNTGEN U., FRANK D.C., ESPER J., NEUWIRTH B. et al. (2009): Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees*, 23:729–739.
- FRITTS H.C. (1976): *Tree Rings and Climate*. Academic Press Inc., Tucson, Arizona, U.S.A.
- FUCHS Z., VACEK Z., VACEK S., CUKOR J., ŠIMŮNEK V., ŠTEFANČÍK I. et al. (2024): European beech (*Fagus sylvatica* L.) as a tree of the future in the context of climate change? *Central European Forestry Journal*, 70: 62-76.
- FÜLDNER, K. (1995): Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv*, 66: 235–606.
- GAZOL A., CAMARERO J.J., COLANGELO M., DE LUIS M., DEL CASTILLO E.M., SERRA-MALUQUER X. (2019): Summer drought and spring frost, but not their interaction, constrain European beech and Silver fir growth in their southern distribution limits. *Agricultural and Forest Meteorology*, 278: 107695.
- GEA-IZQUIERDO G., MARTÍN-BENITO D., CHERUBINI P., ISA-BEL C. (2009): Climate-growth variability in *Quercus ilex* L. west Iberian open woodlands of different stand density. *Annals of Forest Science*, 66:802.
- GILL R.M.A. (1992): A review of damage by mammals in North temperate forests. 3. Deer. *Forestry*, 65: 145–169.
- GILL R.M.A., BEARDALL V. (2001): The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 74 (3): 209-218.

- GILL R.M.A. (2006): The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. In: Kjell D, Bergström DP, Pastor J (eds) Large Herbivore Ecology and Ecosystem Dynamics. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 170–193.
- GILLMAN L.N., WRIGHT S.D., CUSENS J., MCBRIDE P.D., MALHI Y., WHITTAKER R.J. (2015): Latitude, productivity and species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 24: (1), 107-117.
- GLONČÁK P. (2009): Dynamika vegetácie prírodných horských smrečín. Dizertačná práca, Technická univerzita vo Zvolene, 93 s.
- GÖMÖRY D., LONGAUER R., LIEPELT S., BALLIAN D., BRUS R., KRAIGHER H. et al. (2004): Variation patterns of mitochondrial DNA of *Abies alba* Mill. in suture zones of postglacial migration in Europe. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 73: (3), 203-206.
- 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 Ecology and Management*, 267: 284-296.
- 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: 511-522.
- GRIME J.P., HODGSON J.G., HUNT R. (1988): *Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species*, London.
- GUILLEMOT J., KLEIN E. K., DAVI H., COURBET F. (2015): The effects of thinning intensity and tree size on the growth response to annual climate in *Cedrus atlantica*: a linear mixed modeling approach. *Annals of Forest Science*, 72: 651–663.
- 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: 203–207.
- HEIN S., COLLET C., AMMER C., GOFF N. L., SKOVSGAARD J. P., SAVILL P. (2009): A review of growth and stand dynamics of *Acer pseudoplatanus* L. in Europe: implications for silviculture. *Forestry*, 82: (4), 361-385.
- HERNÁNDEZ-ALMEIDA I., GROSJEAN M., PRZYBYLAK R., TYLMANN W. (2015): A chrysophyte based quantitative reconstruction of winter severity from varved lake

- sediments in NE Poland during the past millennium and its relationship to natural climate variability. *Quaternary Science Reviews*, 122: 74–88.
- HILL M.O. (1973): Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: (2), 427–432.
- HLADKÁ D., ČAŇOVÁ I. (2005): Morphological and physiological parameters of beech leaves (*Fagus sylvatica* L.) in research demonstration object Poľana. *Journal of Forest Science*, 51: 168–176.
- HLÁSNÝ T., ZAJČKOVÁ L., TURČÁNI M., HOLUŠA J., SITKOVÁ Z. (2011): Geographical variability of sprucebark beetle development under climate change in the Czech Republic. *Journal of Forest Science*, 57: (6), 242–249.
- HOFMEISTER Š., SVOBODA M., SOUČEK J., VACEK S. (2008): Spatial pattern of Norway spruce and silver fir natural regeneration in uneven-aged mixed forests of northeastern Bohemia. *Journal of Forest Science*, 54: (3), 92–101.
- HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S., WODKA M. (2007): Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126: (2), 303–313.
- HOLZER D., BÖDEKER K., RAMMER W., KNOKE T. (2024): Evaluating dynamic tree-species-shifting and height development caused by ungulate browsing in forest regeneration using a process-based modeling approach. *Ecological Modelling*, 493: 110741.
- HOUDEK K., ŠKODOVÁ-PARMOVÁ D. (2006): Ecologically friendly tourism management: Krkonose biosphere reserve visit rate and its dynamics. *Ekologia*, 25: 91–8.
- HUBER M.O., STERBA H., BERNHARD L. (2014): Site conditions and definition of compositional proportion modify mixture effects in *Picea abies*–*Abies alba* stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 44: 1281–1291.
- CHALOUPSKÝ J. (1983): Geologický vývoj. In: *Krkonošský národní park*. Sýkora B. (ed), Praha, SZN, s. 18–19.
- CHAPMAN R.A., HEITZMAN E., SHELTON M.G. (2006): Long-term changes in forest structure and species composition of an upland oak forest in Arkansas. *Forest Ecology and Management*, 236: 85–92.

- JAEHNE S., DOHRENBUSCH A. (1997): A method to evaluate forest stand diversity. *Forstwis, Centralblatt*, 333–345.
- JAWORSKI A. (1973): Odnowienie naturalne jodły w wybranych zbiorowiskach leśnych Parków Narodowych: Tatrzańskiego, Babiogórskiego i Pienińskiego. Cz. II. Wpływ niektórych czynników środowiska na odnawianie się jodły [Silver fir natural regeneration in chosen associations in national parks: Tatra, Babiagóra and Pieniny. Part II. Influence of different environmental factors on silver fir regeneration]. *Acta Agraria et Silvestria, Seria Silvestris*, 13: 21–87.
- JAWORSKI A., FUJAK H. (1983): Wpływ światła na kształtowanie się niektórych cech morfologicznych podrostu jodło-wego na przykładzie powierzchni doświadczalnej w lasach krynickich. *Acta Agraria et Silvestria, Seria Silvestris*, 22: 3–17.
- JAWORSKI A., KARCZMARSKI J. (1995): Budowa, struktura, dynamika i możliwości produkcyjne górnoreglowych borów świerkowych w Babiogórskim Parku Narodowym. *Acta Agraria et Silvestria, Series Silvestris*, 33: 75–113.
- JERINA K., DAJČMAN M., ADAMIČ M. (2008): No Title. *Zb gozdarstva Lesar*, 86: 33–43.
- JORRITSMA I.T.M., VAN HEES A.F.M., MOHREN G.M.J. (1999): Forest development in relation to ungulate grazing: a modeling approach. *Forest Ecology and Management*, 120: (1), 23–34.
- KAJZAROVÁ E. (2012): Lesy Krkonošského národního parku a péče o ně. Vrchlabí: Správa Krkonošského národního parku, 47 s.
- KANTOR P. (2001): Přirozená obnova v závislosti na stanovištních a porostních podmínkách. In.: Sborník z konference: Podrostní způsob hospodaření na živných stanovištích s využitím přípravy půdy. ČLS, Hynčice u Krnova, s. 8-14.
- KAŠTIER P., KONÔPKA J., KONÔPKA B. (2015): Teoretické východiská a praktické opatrenia na harmonizáciu záujmov lesného hospodárstva a poľovníctva na Slovensku/Theoretical bases and practical measures to harmonise the interests of forestry and game management in Slovakia. *Forestry Journal*, 61: (2), 114-123.
- KESSL J., FANTA B., HANUŠ S., MELICHAR J., ŘÍBAL M. (1957): Ochrana lesa proti škodám zvěří. SZN Praha, 202 s.
- KLIMO E. (1994): Ekologie lesa. Brno, VŠZ v Brně, 170 s.
- KLOPČIČ M., MINA M., BUGMANN H., BONČINA A. (2017): The prospects of silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) in mixed mountain

- forests under various management strategies, climate change and high browsing pressure. *European Journal of Forest Research*, 136: 1071-1090.
- KNEESHAW D.D., PRÉVOST M. (2007): Natural canopy gap disturbances and their role in maintaining mixed-species forests of central Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1534–1544.
- KNOKE T., AMMER C., STIMM B., MOSANDL R. (2008): Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research*, 127: 89–101.
- KNOKE T., AMMER C., STIMM B., MOSANDL R. (2008): Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research*, 127: 89–101.
- KOLÁŘ T., ČERMÁK P., TRNKA M., ŽID T., RYBNÍČEK M. (2017): Temporal changes in the climate sensitivity of Norway spruce and European beech along an elevation gradient in Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 239: 24-33.
- KONÔPKA B. (2007): Potenciálne riziká vplyvu klimatickej zmeny na les; hypotézy, výskum a perspektívy. *Lesnícky časopis-Forestry Journal*, 53: (3), 201-213.
- KONÔPKOVÁ A., KURJAK D., KMEŤ J., KLUMPP R., LONGAUER R., DITMAROVÁ L. et al. (2018): Differences in photochemistry and response to heat stress between silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances. *Trees – Structure and Function*, 32: (1), 73-86.
- KORPEL Š. (1982): Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. *Acta Facultatis Forestalia*, 24: 9–30.
- KORPEL Š. (1989): *Pralesy Slovenska*. Bratislava.
- KORPEL Š. (1991): *Pestovanie lesa*. 1. Vyd. Bratislava: *Príroda*, 465 s.
- KORPEL Š. (1995): *Die Urwälder der Westkarpaten*. Stuttgart, New York, Gustav Fischer Verlag, 310 s.
- KOŠULIČ M. (2010): *Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu*. Brno: FSC ČR.
- KRAFT G. (1884): *Beiträge zur lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben*. Klindworth, Hannover, Germany.
- KRÁL J., VACEK S., VACEK Z., PUTALOVÁ T., BULUŠEK D., ŠTEFANČÍK I. (2015): Structure, development and health status of spruce forests affected by air pollution in the western Krkonoše Mts. in 1979–2014. *Forestry Journal*, 61: (3), 175-187.

- KRÁLÍČEK I., VACEK Z., VACEK S., REMEŠ J., BULUŠEK D., KRÁL J. et al. (2017): Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. *Dendrobiology*, 77: 121–139.
- KUCBEL S., JALOVÍAR P., SANIGA M., VENCURIK J., KLIMAŠ V. (2010): Canopy gas in an old-growth fir-beech forest remnant of Western Carpathians. *European Journal of Forest Research*, 129: (3), 249–259.
- KULA E. (2014): Změny ve společenstvu půdních pancířníků (Oribatida) porostů břízy ovlivněných vápnitým dolomitem. *Zprávy lesnického výzkumu*, 59: (1), 1-10.
- KUNSTLER G., CURT T., BOUCHAUD M., LEPART J. (2005): Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 1657–1668.
- KUŽELKA K. (2014): Měření lesa: moderní metody sběru a zpracování dat. 1. vyd. V Praze: Česká zemědělská univerzita, Fakulta lesnická a dřevařská, 164 s.
- LARSEN J.B. (1986): Das Tannensterben: eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). *Forstwiss. Centralblatt*, 105: 381-396.
- LASCH P., LINDNER M., ERHARD M., SUCKOW F., WENZEL A. (2002): Regional impact assessment on forest structure and functions under climate change—the Brandenburg case study. *Forest Ecology and Management*, 162: (1), 73-86.
- LEHNEROVÁ L., MARUŠÁK R. (2009): Regeneration and game damage in the Krušné hory Mts. assessed on the basis of National Forest Inventory of the Czech Republic. *Journal of Forest Science*, 55: (6), 279-292.
- LEIBUNDGUT H. (1993): *Europäische Urwälder*. Paul Haupt, Bern.
- LEUSCHNER C., ELLENBERG H. (2017): *Ecology of Central European Forests. Vegetation Ecology of Central Europe*, vol. I. Springer Nature, Cham.
- LHOTKA J.M. (2013): Effect of gap size on mid-rotation stand structure and species composition in a naturally regenerated mixed broadleaf forest. *New Forests*, 44: 311–325.
- LIGGES U., SHORT T., KIENZLE P., SCHNACKENBERG S., BILLINGHURST D., BORCHERS H.W. et al. (2015): Signal Processing Version package ‘signal.’

- LIIRA J., SEPP T., KOHV K. (2011): The ecology of tree regeneration in mature and old forests: combined knowledge for sustainable forest management, *Journal of Forest Research*, 16: 184–193.
- LINDNER M., BUGMANN H., LASCH P., FLECHSIG M., CRAMER W. (1997): Regional impacts of climatic change on forests in the state of Brandenburg, Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*, 84: (1), 123-135.
- LINDNER M., MAROSCHEK M., NETHERER S., KREMER A., BARBATI A., JORDI GARCIA-GONZALO J. et al. (2010): Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259: 698–709.
- LINDENMAYER D.B, MARGULES C.R., BOTKIN D.B. (2000): Indicators of biodiversity for ecological sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14: 941–950.
- LINDENMAYER D.B., FRANKLIN J.F. (2002): *Conserving Forest Biodiversity. A Comprehensive Multiscaled Approach*. Island Press, Washington, DC, 351 p.
- LINDNER M., FITZGERALD J.B., ZIMMERMANN N.E., REYER C., DELZON S., VAN DER MAATEN E. et al. (2014): Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management*, 146: 69–83.
- MACHAR I., VLČKOVÁ V, BUČEK A., VOŽENÍLEK V., ŠÁLEK L., JEŘÁBKOVÁ L. (2017): Modelling of Climate Conditions in Forest Vegetation Zones as a Support Tool for Forest Management Strategy in European Beech Dominated Forests. *Forests*, 8: (3), 82.
- MALÍK K., REMEŠ J., VACEK S., ŠTÍCHA V. (2014): Development and dynamics of mountain spruce (*Picea abies* /L./ Karsten) stand regeneration. *Journal of Forest Science*, 60: (2), 61–69.
- MÄNSSON J., JARNEMO A. (2013): Bark-stripping on Norway spruce by red deer in Sweden: level of damage and relation to tree characteristics. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 28: 117–125.
- MARGALEF R. (1958): Information theory in ecology. *General Systematics* 3: 36-71.
- MATUSZKIEWICZ J.M., KOWALSKA A., KOZŁOWSKA A., ROO-ZIELIŃSKA E., SOLON J. (2013): Differences in plant-species composition, richness and community structure

- in ancient and post-agricultural pine forests in central Poland. *Forest Ecology and Management*, 310: 567–576.
- MAZANCOURT C., ISBELL F., LAROCQUE A., BERENDSE F., LUCA E., GRACE J.B. et al. (2013): Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecology Letters*, 16: (5), 617–625.
- MC VEAN D.N., RATCLIFFE D.A. (1962): *Plant Communities of the Scottish Highlands*. HMSO, London, UK.
- MEIER M., STÖHR D., WALDE J., TASSER E. (2017): Influence of ungulates on the vegetation composition and diversity of mixed deciduous and coniferous mountain forest in Austria. *European Journal of Wildlife Research*, 63: 29.
- METZ J., ANNIGHÖFER P., SCHALL P., ZIMMERMANN J., KAHL T., SCHULZE E.D. et al. (2016): Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Global Change Biology*, 22: 903–920.
- MEURANT G. (2012): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic press.
- MIKULENKA P., PROKŮPKOVÁ A., VACEK Z., VACEK S., BULUŠEK D., SIMON J. et al. (2020): Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* (Mill.) vs. *Picea abies* (L.) Karst. *Central European Forestry Journal*, 66: 23–36.
- MILAD M., SCHAICH H., BÜRGI M., KONOLD W. (2011): Climate change and nature conservation in Central European forests: a review of consequences, concepts and challenges. *Forest Ecology and Management*, 261: 829–843.
- MINA M., DEL RÍO M., HUBER M.O., THÜRIG E., ROHNER B. (2018): The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. *Journal of Growing Science*, 29: (4), 775–787.
- MISSEN 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.
- MÍCHAL I., PETŘÍČEK V. et al. (1999): *Péče o chráněná území. II. Lesní společenstva*. Praha, AOPK ČR, 714 s.
- MORIN X., FAHSE L., SCHERER-LORENZEN M., BUGMANN H. (2011): Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology letters*, 14: (12), 1211–1219.

- MOTTA R., (1996): Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 88: 93–98.
- MOTTA R. (2003): Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 181: (1-2), 139-150.
- MUSIL I. (2003): Dendrologické srovnávací tabulky. 3. vyd. Praha: Česká zemědělská univerzita, 165 s.
- MUSIL I., HAMERNÍK J. (2007): Jehličnaté dřeviny: přehled nahosemenných i výtrusných dřevin: lesnická dendrologie 1. Vyd. 1. Praha: Academia, 352 s.
- MUZIKA R.M., GUYETTE R.P., ZIELONKA T., LIEBHOLD A.M. (2004): The influence of O₃, NO₂ and SO₂ on growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* in the Carpathian Mountains. *Environmental Pollution*, 130: (1), 65-71.
- NAUMANN G., CAMMALLERI C., MENTASCHI L., FEYEN L. (2021): Increased economic drought impacts in Europe with anthropogenic warming. *Nature Climate Change*, 11: 485–491. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01044-3>.
- NEHYBA J. (2015): LHP 2015-2024 LHC Harrachov, Lesprojekt s.r.o. Hradec Králové.
- 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.
- NGO BIENG M.A., PEROT T., DE COLIGNY F., GOREAUD F. (2013): Spatial pattern of trees influences species productivity in a mature oak–pine mixed forest. *European Journal of Forest Research*, 132: 841–850.
- NIJS I., ROY J. (2000): How important are species richness, species evenness and interspecific differences to productivity? A mathematical model. *Oikos*, 88: (1), 57-66.
- NINGRE F., COLIN F. (2007): Frost damage on the terminal shoot as a risk factor of fork incidence on common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science*, 64: (1), 79–86.
- O'HARA K.L., LATHAM P.A., HESSBURG P., SMITH B.G. (1996): A structural classification for in-land Northwest forest vegetation. *Western Journal of Applied Forestry*, 11: (3), 97–102.

- OLS C., TROUET V., GIRARDIN M.P., HOFGAARD A., BERGERON Y., DROBYSHEV I. (2018): Post 1980 shifts in the sensitivity of boreal tree growth to North Atlantic Ocean dynamics and seasonal climate. *Global and Planetary Change*, 165, 1–12.
- OPAŁA-OWCZAREK M., BŁAŚ M., OWCZAREK P., SOBIK M., GODEK M. (2019): A dendroclimatological study of east-and west-facing slopes in mountainous areas subjected to strong air pollution (the Sudetes, Central Europe). *Physical Geography*, 40: (2), 186-208.
- OTT E., FREHNER M., FREY H.U., LÜSCHER P. (1997): *Gebirgsnadelwälder: praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung*. Verlag Paul Haupt, Bern, Stuttgart; Wien.
- PAAL J., TURB M., KÖSTER T., RAJANDU E., LIIRA J. (2011): Forest land-use history affects the species composition and soil properties of old-aged hillock forests in Estonia. *Journal of Forest Research*, 16: 244–252.
- PACKER A., CLAY K. (2003): Soil pathogens and *Prunus serotina* seedling and sapling growth near conspecific trees. *Ecology*, 84: 108–119.
- PALUCH J. (2005): The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forests. *Forest Ecology and Management*, 205: 283–298.
- PALUCH J.G. (2007): The spatial pattern of a natural Euro-pean beech (*Fagus sylvatica* L.) – silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: A patch mosaic perspective. *Forest Ecology and Management*, 253: 161–170.
- PALUCH J.G., STĘPNIEWSKA H. (2012): Effect of microsites on the survival, density, and ectomycorrhizal status of shade-tolerant *Abies alba* regeneration attacked by fungal pathogens. *Canadian Journal of Forest Research*, 42: 720–732.
- PALUCH J.G., JASTRZĘBSKI R. (2013): Natural regeneration of shade-tolerant *Abies alba* Mill. in gradients of stand species compositions: Limitation by seed availability or safe microsites? *Forest Ecology and Management*, 307: 322–332.
- PETRÁŠ R., PAJTÍK J. (1991): Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis*, 37: (1), 49-56.
- PIAO S., WANG X., CIAIS P., ZHU B., WANG T.A.O., LIU J.I.E. (2011): Changes in satellitederived vegetation growth trend in temperate and boreal Eurasia from 1982 to 2006. *Global Change Biology*, 17: 3228–3239.

- PICKETT S.T., WU J., CADENASSO M.L. (1999): Patch dynamics and the ecology of disturbed ground: a framework for synthesis. *Ecosystems of the World*, pp. 707-722.
- PICKETT S.T., WHITE P.S. (eds.). (2013): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Elsevier.
- PIUSSI P., FARRELL P. (2000): Interaction between society and forest ecosystems: challenges for the near future. *Forest Ecology and Management*, 132: 21–28.
- PODLASKI R. (2004): A development cycle of the forest with fir (*Abies alba* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) in its species composition in the Swietokrzyski National Park. *Journal of Forest Science*, 50: 55-66.
- PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., SLOUP R., PULKRAB K., NOVOTNÁ S. (2016): Douglas-fir–partial substitution for declining conifer timber supply–review of Czech data. *Wood Research*, 61: (4), 525-530.
- POLENO Z. (1993): Ekologicky orientované pěstování lesů. *Lesnictví-Forestry*, 39: (11), 475–480.
- POLENO Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V. (2007): Pěstování lesů I. Ekologické základy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, 313 s.
- POLENO Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., MIKESKA M., KOBLIHA J. et al. (2007): Pěstování lesů II. Teoretická východiska pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o., 464 s.
- POLENO Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., ŠTEFANČÍK I., MIKESKA M. et al. (2009): Pěstování lesů III. Praktické postupy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o., 952 s.
- POLENO Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V. (2011): Pěstování lesů. I, Ekologické základy pěstování lesů. 2., upr. a dopl. vyd. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 319 s.
- PONOCNÁ T., SPYT B., KACZKA R., BÜNTGEN U., TREML V. (2016): Growth trends and climate responses of Norway spruce along elevational gradients in East-Central Europe. *Trees Structure and Function*, 30: 1633–1646.
- PONOCNÁ T., CHUMAN T., RYDVAL M., URBAN G., MIGAIA K., TREML V. (2018): Deviations of treeline Norway spruce radial growth from summer temperatures in East-Central Europ. *Agricultural and Forest Meteorology*, 253–254: 62–70.

- PRETZSCH H. (1992): Koncepce a konstrukce z modelů pro obnovu a odstranění. Forstliche Forschungsberichte München, č. 115, 358 s.
- PRETZSCH H. (2009): Forest Dynamics, Growth and Yield. Springer Berlin Heidelberg, 617 s.
- PRETZSCH, H., SCHÜTZE, G., 2009. Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. European Journal of Forest Research, 128: 183–204.
- PRETZSCH H., MATTHEW C., DIELER J. (2012): Allometry of tree crown structure. Relevance for space occupation at the individual plant level and for self-thinning at the stand level. Growth and Defence in Plants: Resource Allocation at Multiple Scales, 287-310.
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G., UHL E. (2013): Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. Plant Biology, 15: (3), 483-495.
- PRETZSCH H. (2014): Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. Forest Ecology and Management, 327: 251–264.
- PRETZSCH H., RÖTZER T., MATYSSEK R., GRAMS T.E.E., HÄBERLE K.H., PRITSCH K. et al. (2014): Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) stands under drought: from reaction pattern to mechanism. Trees, 28: 1305–1321.
- PRETZSCH H., DEL RÍO M., AMMER C., AVDAGIC A., BARBEITO I., BIELAK K. et al. (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: (5), 927-947.
- PRETZSCH H. (2016): Ertragstafel-Korrekturfaktoren für Umwelt- und Mischungseffekte. AFZ Der Wald. 14: 47–50.
- PRETZSCH H., BIBER P. (2016): Tree species mixing can increase maximum stand density. Canadian Journal of Forest Research, 46: 1179–1193.
- PRETZSCH H., DEL RIO M., SCHÜTZE G., AMMER C., ANNIGHÖFER P., AVDAGIC A. et al. (2016): Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus*

- sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *Forest Ecology and Management*, 373: 149–166.
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G. (2016): Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *European journal of forest research*, 135: 1-22.
- PRETZSCH H., ZENNER E.K. (2017): Toward managing mixed-species stands: from parametrization to prescription. *Forest Ecosystem*, 4: 19.
- PROKŮPKOVÁ A., VACEK Z., VACEK S., BULUŠEK D. (2019): Natural regeneration potential of mixed forests in Krkonoše MTS. National PARK: structure, dynamics and effect of game. In: *Proceedings of Central European Silviculture*. HOUŠKOVÁ K., DAVID J. (eds), 3. 9. – 5. 9. 2019, Mendelova univerzita v Brně, pp. 80–90.
- PROKŮPKOVÁ A., VACEK S., BLAŽEJOVÁ J., SCHWARZ O., BULUŠEK D. (2020): Dynamika přirozené obnovy horských lesů po větrné kalamitě: modelová studie pro Krkonoše. [Dynamics of Natural regeneration of Mountain forests after wind disturbance: modeling study for Krkonoše Mts. (Czech Republic)]. *Zprávy lesnického výzkumu*, 65: (2), 72–81.
- PROKŮPKOVÁ A., BRICHTA J., VACEK Z., BIELAK K., ANDRZEJCZYK T., VACEK S. et al. (2021): Effect of vegetation on natural regeneration of mixed silver fir forests in lowlands: case study from the Rogów region. *Sylvan*, 165: (11), 779–795. ISSN: 0039-7660.
- PRŮŠA E. (2001): Pěstování lesů na typologických základech. Kostelec n. Č. l., Lesnická práce.
- 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.
- RAFTOYANNIS Y., NOCENTINI S., MARCHI E., CALAMA SAINZ R., GARCIA GUEMES C., PILAS I. et al. (2013): Perceptions of forest experts on climate change and fire management in European Mediterranean forests. *iForest (early view)*: e1-e9.
- RASPÉ O., FINDLAY C., JACQUEMART A.L. (2000): *Sorbus aucuparia* L. *Journal of Ecology*, 88: (5), 910-930.
- RÄTY M., CAUDULLO G., DE RIGO D. (2016): *Sorbus aucuparia* in Europe: Distribution, habitat, usage and threats. *European atlas of forest tree species*, 176-177.

- REINEKE L.H. (1933): Perfecting a stand density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research*, 46: (7), 627-638.
- REMEŠ J., BÍLEK L. (2014): Obnova a strukturalizace přírodě blízkých porostů ve středních polohách, Regeneration and structuralisation of semi-natural forest stands in middle elevations, Ministerstvo zemědělství ČR, Praha.
- REMEŠ J., BÍLEK L., NOVÁK J., VACEK Z., VACEK S., PUTALOVÁ T. et al. (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.
- RIST L., MOEN J. (2013): Sustainability in forest management and a new role for resilience thinking. *Forest Ecology and Management*, 310: 416–427.
- ROIG S., RIO M., CAÑELLAS I., MONTERO G. (2005): Lit-ter fall in Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. stands under different thinning regimes. *Forest Ecology and Management*, 206: 179–190.
- ROONEY T.P. (2001): Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry (Oxford)*, 74: 201–208. DOI: 10.1093/forestry/74.3.201
- RÖTZER T., BIBER P., MOSER A., SCHÄFER C., PRETZSCH H. 2018: Stem and root diameter growth of European beech and Norway spruce under extreme drought. *Forest Ecology and Management*, 406:184–195.
- SEIDL R., SCHELHAAS M.J., RAMMER W., VERKERK P. J. (2014): Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature climate change*, 4: (9), 806-810.
- SEIDL R., MÜLLER J., HOTHORN T., BÄSSLER C., HEURICH M., KAUTZ M. (2016): Small beetle, large-scale drivers: how regional and landscape factors affect outbreaks of the European spruce bark beetle. *Journal of Applied Ecology*, 53: (2), 530-540.
- SEIDL R., THOM D., KAUTZ M., MARTIN-BENITO D., PELTONIEMI M., VACCHIANO G. et al. (2017): Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7: (6), 395.
- SENEVIRATNE S. I., LÜTHI D., LITSCHI M., SCHÄR C. (2006): Land–atmosphere coupling and climate change in Europe. *Nature*, 443: (7108), 205-209.
- SENN J., SUTER W. (2003): Ungulate browsing on silver fir (*Abies alba*) in the Swiss Alps: Beliefs in search of supporting data. *Forest Ecology and Management*, 181:151–164.

- SERRA-DIAZ M.J., NINYEROL M., LLORET F. (2012): Coexistence of *Abies alba* (Mill.) – *Fagus sylvatica* (L.) and climate change impact in the Iberian Peninsula: climatic-niche perspective approach. *Flora*, 207: 10–18.
- SHANNON, C.E. (1948): A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal*, 27: 379–423.
- 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.
- SHARMA R.P., ŠTEFANČÍK I., VACEK Z., VACEK S. (2019): Generalized nonlinear mixed-effects individual tree diameter increment models for beech forests in Slovakia. *Forests*. 10.
- SHETTI R., BOONEN K., SMILJANIĆ M., TEJNECKÝ V., DRÁBEK O., LEHEJČEK J. (2024): Do trees respond to pollution? A network study of the impact of pollution on spruce growth from Europe. *Environmental Pollution*, 350: 124012.
- SCHMIDT-VOGT H. (1977): Die Fichte. Band I. Taxonomie - Verbreitung - Morphologie - Ökologie - Waldgesellschaften. Verlag Paul Parey, Hamburg and Berlin.
- SCHMIDT-VOGT H. (1986,1987,1989): Die Fichte, (Bd. I,II/1, II./2). Paul Parey: Hamburg und Berlin.
- SCHRÖTER D., CRAMER W., LEEMANS R., PRENTICE I.C., ARAÚJO M.B., ARNELL N.W. et al. (2005): Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*, 310: 1333–1337.
- SCHULZE E.D., BOURIAUD O., WÄLDCHEN J., EISENHAUER N., WALENTOWSKI H., SEELE C. et al. (2014): Ungulate browsing causes species loss in deciduous forests independent of community dynamics and silvicultural management in Central and Southeastern Europe. *Annals of Forest Research*, 57: (2). 267–288.
- SICARD P., AUGUSTAITIS A., BELYAZID S., CALFAPIETRA C., DE MARCO A., FENN M. et al. (2016): Global topics and novel approaches in the study of air pollution, climate change and forest ecosystems. *Environmental Pollution*, 213: 977–987.
- SILVERTOWN J. (2004): Plant co-existence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 605–611.
- SIMPSON H. (1949): Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.

- SITZIA T., TRENTANOVI G., DAINESE M., GOBBO G., LINGUA E., SOMMACAL M. (2012): Stand structure and plant species diversity in managed and abandoned silver fir mature woodlands. *Forest Ecology and Management*, 270: 232–238.
- SJÖSTEDT J. (2012): A literature study and survey of sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) in southern Sweden. Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp, 55 p.
- SLANAŘ J., VACEK Z., VACEK S., BULUŠEK D., CUKOR J., ŠTEFANČÍK I. et al. (2017): Long-term transformation of submontane spruce-beech forests in the Jizerské hory Mts.: dynamics of natural regeneration. *Central European Forestry Journal*. 63: (4), 213–225.
- SLAVÍKOVÁ J. (1986): *Ekologie rostlin*. Praha: SPN, 366 s.
- SLODIČÁK M., NOVÁK J. (2007): *Výchova lesních porostů hlavních hospodářských dřevin*. Lesnický průvodce, č. 4, Jíloviště – Strnady, VÚLHM, 46 p.
- SNYDER R.E., CHESSON P. (2004): How the spatial scales of dispersal, competition, and environmental heterogeneity interact to affect co-existence. *American Naturalist*, 164: 633–650.
- SOHN J. A., GEBHARDT T., AMMER C., BAUHUS J., HÄBERLE K. H., MATYSSEK R. et al. (2013): Mitigation of drought by thinning: short-term and long-term effects on growth and physiological performance of Norway spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management*, 308: 188–197.
- SOUKUP F. (2007): Ranové hniloby a jejich původci. *Lesnická práce* 86/2007. s. 36–37.
- SPATHELF P., VAN DER MAATEN E., VAN DER MAATEN-THEUNISSEN M., CAMPIOLI M., DOBROWOLSKA D. (2014): Climate change impacts in European forests: the expert views of local observers. *Annals of Forest Science*, 71: 131–137.
- SPEER J.H. (2010): *Fundamentals of tree-ring research*. Geoarchaeology. University of Arizona Press, Tuscon.
- SPIECKER H. (2003): Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *Journal of Environmental Management*, 67: 55–65.
- SPOHN M., SPOHN R. (2013): *Stromy Evropy*. Beta-Dobrovský a Ševčík. Praha-Plzeň, 304 s.

- STENGER A., HAROU P., NAVRUD S. (2009): Valuing environmental goods and services derived from the forests. *Journal of Forest Economics*, 15: 1–14.
- STURSA J. (2002): Impacts of Tourism Load on the Mountain Environment (A Case Study of the Krkonoše Mountains National Park-the Czech Republic). In *Proceedings International Conference on Monitoring and Management of Visitor Flows in Recreational and Protected Areas*, 364-370.
- SUZUKI M., MIYASHITA T., KABAYA H., OCHIAI K., ASADA M., KIKVIDZE Z. (2013): Deer herbivory as an important driver of divergence of ground vegetation communities in temperate forests. *Oikos*, 122: 104–110.
- SVOBODA P. (1953): Lesní dřeviny a jejich porosty I. díl. *SZN*, Praha, 411 s.
- SVOBODA P. (1955): Lesní dřeviny a jejich porosty II. díl. *SZN*, Praha. 573 s.
- SVOBODA P. (1957): Lesní dřeviny a jejich porosty: část 3. Praha: Státní zemědělské nakladatelství v Praze, 660 s.
- ŠAMONIL P., VRŠKA T. (2008): Long-term vegetation dynamics in the Šumava Mts. natural spruce-fir-beech forests. *Plant Ecology*, 196: (2), 197-214.
- ŠEBKOVÁ B., ŠAMONIL P., JANÍK D., ADAM D., KRÁL K., VRŠKA T. et al. (2011): Spatial and volume patterns of an unmanaged submontane mixed forest in Central Europe: 160 years of spontaneous dynamics. *Forest Ecology and Management*, 262: 873–885.
- ŠERÁ B., FALTA V., CUDLÍN P., CHMELÍKOVÁ E. (2000): Contribution to knowledge of natural growth and development of mountain Norway spruce seedlings. *Ekológia (Bratislava)*, 19: (4), 420-434.
- ŠIMKOVÁ M., VACEK S., ŠIMŮNEK V., VACEK Z., CUKOR J., HÁJEK V. et al. (2023): Turkey oak (*Quercus cerris* L.) resilience to climate change: Insights from coppice forests in Southern and Central Europe. *Forests*, 14: (12), 2403.
- ŠIMŮNEK V., VACEK Z., VACEK S., KRÁLÍČEK I., VANČURA K. (2019): Growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) natural forests: dendroclimatic study from Krkonose National Park. *Central European Forestry Journal*, 65: 92–102.
- ŠIMŮNEK V., SHARMA R.P., VACEK Z., VACEK S., HŮNOVÁ I. (2020): Sunspot area as unexplored trend inside radial growth of European beech in Krkonoše Mountains : a forest science from different perspective. *European Journal of Forest Research*, 139: 999–1013. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01302-7>.

- ŠMILAUER P., LEPŠ J. (2014): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5. Cambridge university press.
- ŠTÍCHA V., KUPKA I., ZAHRADNÍK D., VACEK S. (2010): Influence of micro-relief and weed competition on natural regeneration of mountain forests in the Šumava Mountains. *Journal of Forest Science*, 56: (5), 218-224.
- ŠTÍCHA V., MATĚJKA K., BÍLEK L., MALÍK K., VACEK S. (2013): Obnova smrkového lesa po gradaci lýkožrouta v Národním parku Šumava. *Zprávy lesnického výzkumu*, 58: 131–137.
- TEAM R CORE (2018): A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- TEMPERLI C., BUGMANN H., ELKIN C. (2013): Cross-scale interactions among bark beetles, climate change, and wind disturbances: a landscape modeling approach. *Ecological Monographs*, 83: (3), 383-402.
- THOMAS F.M., RZEPECKI A., WERNER W. (2022): Non-native Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) in Central Europe: Ecology, performance and nature conservation. *Forest Ecology and Management*, 506: 119956.
- TIBCO SOFTWARE INC. (2017): Statistica (data analysis software system), version 13. <http://statistica.io>.
- TROTSIUK V., SVOBODA M., JANDA P., MIKOLAS M., BACE R., REJZEK J. et al. (2014): A mixed severity disturbance regime in the primary *Picea abies* (L.) Karst. Forests of the Ukrainian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 334: 144–153.
- TUMA M. (2008): Škody působené zvěří, Příloha časopisu Lesnická práce č. 10/2008, 4 s.
- UHLÍŘOVÁ H., KAPITOLA P. et al. (2004): Poškození lesních dřevin, Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy. 17 s.
- ULBRICHOVÁ I., REMEŠ J., ZAHRADNÍK D. (2006): Development of the spruce natural regeneration on mountain sites in the Šumava Mts. *Journal of Forest Science*, 52: (10), 446–456.
- ÚHÚL – OPRL (2021): Oblastní plán rozvoje lesů. PLO 25 – Orlické hory. ÚHÚL Brandýs nad Labem, pobočka Hradec Králové.
- ÚHÚL – OPRL (2021): Oblastní plán rozvoje lesů. PLO 28 – Předhoří Hrubého Jeseníku. ÚHÚL Brandýs nad Labem, pobočka Olomouc.

- ÚHÚL – OPRL (2022): Oblastní plán rozvoje lesů. PLO 22 – Krkonoše. ÚHÚL Brandýs nad Labem, pobočka Hradec Králové.
- ÚŘADNÍČEK L., MADĚRA P., TICHÁ S., KOBLÍŽEK J. (2009): Dřeviny České Republiky. Lesnická práce, s.r.o. Brno, 368 s.
- VACEK S. (1981): Vyhlídky na úspěch přirozené obnovy v ochranných horských lesích Krkonoš. Lesnická práce, 60: (3), 118–124.
- VACEK S. (1992): Krajinou Orlických hor a Podorlicka. Opočno: Výzkumný ústav lesního hospodářství, 125 s.
- VACEK S. (1999): Příprava a tvorba plánu péče pro maloplošná zvláště chráněná území. In: Přírodě blízké hospodaření v lesích chráněných krajinných oblastí. Průhonice, 30. 3. 1999, Moucha, P. (ed.), Praha, SCHKO ČR, ČLS, s. 85–97.
- VACEK S. (2003): Horské lesy České republiky. Praha: Ministerstvo zemědělství České republiky. ISBN 80-7084-239-3.
- VACEK S., ŠPULÁK O. (2005): Poškození lesů v Krkonoších. Krkonoše – Jizerské hory, 38: (1), 18–20.
- VACEK, S., SIMON, J., REMEŠ, J., PODRÁZSKÝ, V., MINX, T., MIKESKA, M. et al. (2007): Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o., 447 s.
- VACEK S., VACEK Z., SCHWARZ O., RAI A., NOSKOVÁ I., BALCAR Z. et al. (2009): Obnova lesních porostů na výzkumných plochách v národních parcích Krkonoš. Folia Forestalia Bohemica, Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, s. r. o., č. 9, 288 s.
- VACEK S., VACEK Z., SCHWARZ O., RAJ A., BÍLEK L., NOSKOVÁ I. et al. (2010): Struktura a vývoj lesních porostů na výzkumných plochách v národních parcích Krkonoš. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, s.r.o., 568 s.
- VACEK S., HEJCMAN M. (2012): Natural layering foliation, fertility and plant species composition of a *Fagus sylvatica* and above the alpine timberline in the Giant (Krkonoše) Mts., Czech Republic. European Journal of Forest Research, 799-810.
- VACEK S., MOUCHA P., BÍLEK L., MIKESKA M., REMEŠ J., SIMON J. et al. (2012): Péče o lesní ekosystémy v chráněných územích ČR. Praha, Ministerstvo životního prostředí, 896 s.
- VACEK S., VACEK Z., PODRÁZSKÝ V., BÍLEK L., BULUŠEK D., ŠTEFANČIK I. et al. (2014): Structural diversity of autochthonous beech forests in Broumovské Stěny National

- Nature Reserve, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science*, 131: (4), 191–214.
- VACEK S., HŮNOVÁ I., VACEK Z., HEJCMANOVÁ P., PODRÁZSKÝ V., KRÁL J. et al. (2015a): Effects of air pollution and climatic factors on Norway spruce forests in the Orlické hory Mts.(Czech Republic), 1979–2014. *European Journal of Forest Research*, 134: (6), 1127-1142.
- VACEK S., VACEK Z., BULUŠEK D., PUTALOVÁ T., SARGINCI M., SCHWARZ O. et al. (2015b): European Ash (*Fraxinus excelsior* L.) Dieback: Disintegrating forest in the mountain protected areas, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science*, 4: 203-223.
- VACEK S., BULUŠEK D., VACEK Z., BÍLEK L., SCHWARZ O., SIMON J. et al. (2015c): The role of shelterwood cutting and protection against game browsing for the regeneration of silver fir. *Austrian Journal of Forest Science*, 132: (2), 81-102.
- VACEK S., VACEK Z., REMEŠ J., BÍLEK L., BALÁŠ M., PODRÁZSKÝ V. et al. (2016): Dynamika a management přírodních a přírodě blízkých lesů. Praha: ČZU – FLD, 257 s.
- VACEK S., ČERNÝ T., VACEK Z., PODRÁZSKÝ V., MIKESKA M., KRÁLÍČEK I. (2017): Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 398: 75-90.
- VACEK S., VACEK Z., KALOUSKOVÁ I., CUKOR J., BÍLEK L., MOSER W.K. et al. (2018): Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) stands on former agricultural land in the Sudetes-evaluation of ecological value and production potential. *Dendrobiology*, 79: 61-76.
- VACEK S., PROKŮPKOVÁ A., VACEK Z., BULUŠEK D., ŠIMŮNEK V., KRÁLÍČEK I. et al. (2019a): Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe. *Journal of Forest Science*, 65: 1–15.
- VACEK S., VACEK Z., PROKŮPKOVÁ A., ULBRICHOVÁ I., BULUŠEK D., KRÁL J. et al. (2019b): Biodiversity dynamics of differently managed lowland forests left to spontaneous development in Central Europe. *Austrian Journal of Forest Science*, 136 (3): 245–278.

- VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., KRÁL J., REMEŠ J., BULUŠEK D. et al. (2014): Ungulate impact on natural regeneration in spruce-beech-fir stands in Černý důl nature reserve in the Orlické Hory mountains, case study from central Sudetes. *Forests*, 5: (11), 2929-2946.
- VACEK Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., BÍLEK L., ŠTEFANČÍK I., MOSER W.K. et al. (2015): Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. *Polish Journal of Ecology*, 63: (2), 233-247.
- VACEK Z. (2017): Structure and dynamics of spruce-beech-fir forests in Nature Reserves of the Orlické hory Mts. in relation to ungulate game. *Central European Forestry Journal*, 63: (1), 23-34.
- VACEK Z., BULUŠEK D., VACEK S., HEJCMANOVÁ P., REMEŠ J., BÍLEK L. et al. (2017): Effect of microrelief and vegetation cover on natural regeneration in European beech forests in Krkonoše national parks (Czech Republic, Poland). *Austrian Journal of Forest Science*, 134: 75-96.
- VACEK Z., VACEK S., SLANAŘ J., BÍLEK L., BULUŠEK D., ŠTEFANČÍK I. et al. (2019): Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. *Central European Forestry Journal*, 65: (2), 129-44.
- VACEK Z., CUKOR J., LINDA R., VACEK S., ŠIMŮNEK V., BRICHTA J. et al. (2020): Bark stripping, the crucial factor affecting stem rot development and timber production of Norway spruce forests in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 474: 118360.
- VACEK Z., CUKOR J., VACEK S., LINDA R., PROKŮPKOVÁ A., PODRÁZSKÝ V. et al. (2021a): Production potential, biodiversity and soil properties of forest reclamations: Opportunities or risk of introduced coniferous tree species under climate change? *European Journal of Forest Research*, 140: 1243-1266.
- VACEK Z., PROKŮPKOVÁ A., VACEK S., BULUŠEK D., ŠIMŮNEK V., HÁJEK V. et al. (2021b): 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.

- VACEK Z., VACEK S. (2023): Challenges and risks of Serbian spruce (*Picea omorika* [Pančić] Purk.) in the time of climate change—a literature review. *Central European Forestry Journal*, 69: (3): 152-166.
- 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.
- VAN GILS H., BATSUKH O., ROSSITER D., MUNTHALI W., LIBERATOSCIOLI E. (2008): Forecasting the pattern and pace of *Fagus* forest expansion in Majella National Park, Italy. *Applied Vegetation Science*, 11: 539–546.
- VASILIAUSKAS R. (1998): Patterns of wounding and decay in stems of *Quercus robur* due to bark peeling. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13: 437–441.
- VERHEYDEN H., BALLON P., BERNARD V., SAINT-ANDRIEUX C. (2006): Variations in bark-stripping by red deer *Cervus elaphus* across Europe. *Mammal Review*, 36: 217–234.
- VITALI V., BÜNTGEN U., BAUHUS J. (2017): Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology*, 23: 5108–5119.
- VITASSE Y., BOTTERO A., REBETEZ M., CONEDERA M., AUGUSTIN S., BRANG P. et al. (2019): What is the potential of silver fir to thrive under warmer and drier climate?. *European Journal of Forest Research*, 138: 547-560.
- VRŠKA T., HORT L. (2003): Zásady názvosloví při hodnocení „přirozenosti“ lesních porostů. Sebrané spisy projektu VAV 610/6/02 – svazek 2, AOPK ČR, 8 s.
- VRŠKA T., ADAM D., HORT L., KOLÁR T., JANÍK D. (2009): European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians - a developmental cycle or a linear trend induced by man? *Forest Ecology and Management*, 258: 347–356.
- WAGNER S., COLLET C., MADSEN P., NAKASHIZUKA T., NYLAND R.D., SAGHEB-TALEBI K. (2010): Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects. *Forest Ecology and Management*, 259: 2172–2182.
- WASKIEWICZ J., KENEFIC L., WEISKITTEL A., SEYMOUR R. (2013): Species mixture effects in northern red oak-eastern white pine stands in Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 298: 71–81.
- WELCH D., SCOTT D. (2017): Observations on bark-stripping by red deer in a *Picea*

- sitchensis forest in Western Scotland over a 35-year period. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 32: 473–480.
- WICKHAM H. (2016): *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- WIGLEY T.M.L., BRIFFA K.R., JONES P.D. (1984): On the average value of correlated time series with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 23: (2), 201-213.
- WILSON J.B. (2011): The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Sciences*, 22: 184–195.
- WOZIWODA B., KOPEĆ D. (2015): Changes in the silver fir forest vegetation 50 years after cessation of active management. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 84: (2), 177–187.
- WU J., JENERETTE G.D., DAVID J.L. (2003): Linking land-use change with ecosystem processes: a hierarchical patch dynamic model. In *Integrated land use and environmental models* (pp. 99-119). Springer Berlin Heidelberg.
- ZERBE S. (2002): Restoration of natural broad-leaved woodland in Central Europe on sites with coniferous forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 167: 27–42.
- ZHANG Y., CHEN H.Y., REICH P.B. (2012): Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100: (3), 742-749.
- ZIELONKA T., HOLEKSA J., FLEISCHER P., KAPUSTA P. (2010): A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, 21: 31-42.