Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra Pěstování lesa

Dynamika a management bukových porostů v Krušnohorské a Krkonošsko-jesenické subprovincii

Disertační práce

Autor: Ing. Zdeněk Fuchs

Vedoucí práce: doc. Ing. Zdeněk Vacek, Ph.D.

2025

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DISERTAČNÍ PRÁCE

Ing. Zdeněk Fuchs

Pěstování lesa

Název práce

Dynamika a managment bukových porostů v Krušnohorské a Krkonošsko-jesenické subprovincii

Název anglicky

Dynamics and Management of Beech Forest Stands in the Ore Mountains and Krkonoše-Jesenice Sub-provinces

---

Cíle práce

Disertační práce se bude zabývat detailním zhodnocením struktury, dynamiky a managementem autochtonních porostů s dominantním bukem lesním (Fagus sylvatica L.) v Krušnohorské a Krkonošsko-jesenické subprovincii s akcentem na škody zvěří a klimatickou změnu. Dílčí cíle dizertační práce jsou:

- Zhodnocení abiotických a biotických podmínek prostředí na zájmových lokalitách.
- Posouzení kvantity a kvality přirozeného zmlazení vybraných porostů s dominantním zastoupením buku lesního.
- Vyhodnocení dendrometrických vlastností mateřského porostu, včetně produkčního potenciálu, struktury a diverzity ve vztahu k přirozené obnově lesa.
- Vyhodnocení radiálního růstu buku lesního v kontextu klimatických faktorů, stanoviště a managementu včetně porovnání s dalšími oblastmi.
- Získat poznatky o vlivu zvěře na přirozenou obnovu, dynamice a managementu obnovy lesa s ohledem na změnu klimatu.
- Navrhnout vhodná opatření pro tvorbu přírodě blízkého managementu pěstebního a mysliveckého managementu v obdobných stanovištních a porostních poměrech, a to zejména pro řízenou přirozenou obnovu lesa.
- Získané výsledky publikovat v časopisech s IF a v databázi Scopus.

Metodika

Zájmové území

Zájmové území se bude vyskytovat od Krušných hor, přes Jizerské hory, Krkonošský národní park až po oblast Orlických hor. Výzkum bude zaměřen na autochtonní porosty s dominantním bukem lesním, a to zejména na stanovištích acidofilních horských bučin. Pro zhodnocení struktury a vývoje přirozené obnovy budou využity dlouhodobě sledované trvalé výzkumné plochy, které budou doplněné o nově založené zkusné plochy.

Sběr dat

Pro stanovení prostorové struktury stromového patra, přirozené obnovy a korunových projekcí bude použito technologie Field-Map. U stromů bude měřena výčetní tloušťka, výška, nasazení koruny a šířka koruny. U přirozené obnovy bude zjišťována kvantita a kvalita, včetně okusu zvěří, vlivu ekologických faktorů (okrajový efekt, pokryvnost vegetace, mikroreliéf atd.) a interakce mezi stromovým patrem. U jedinců přirozené obnovy bude změřena pozice, výška, šířka koruny, tloušťka kořenového krčku, výška nasazení zelené koruny a určena dřevina a škody okusem (bez poškození, boční okus, terminální okus; starý, nový, opakovaný). Dále budou u dominantních stromů odebrány vývrty pro dendrochronologické analýzy.

Zpracování dat

Na jednotlivých plochách budou u jedinců stromového patra zhodnoceny strukturální a růstové parametry, produkce, horizontální a vertikální struktura a celková biodiverzita. V rámci hodnocení biodiverzity, které proběhne také u přirozené obnovy, budou spočítány agregační indexy, indexy tloušťkové a výškové diferenciace, indexy druhové různorodosti, indexy druhové vyrovnanosti, indexy druhové bohatosti, vertikální indexy a index celkové diverzity. Pro výpočet diverzity přirozené obnovy a stromového patra budou použity programy PointPro a Sibyla. Dendrochronologické analýzy, včetně detrendace či vlivu klimatických faktorů, budou provedeny pomocí softwaru R a DendroClim. Statistické analýzy zaměřené na zhodnocení vztahů mezi růstovými parametry obnovy, diverzitou, škodami zvěří a stromovým patrem budou provedeny v programech CANOCO a Statistika.

Harmonogram řešení

I. Etapa (2020) – zpracování metodiky, výběr výzkumných ploch, sumarizace podkladových databází

II. Etapa (2021) – zpracování literární rešerše, založení nových zkusných ploch, sběr dat v terénu

III. Etapa (2022) – publikační činnost rešeršního článku, zpracování dát, sběr dat v terénu

IV. Etapa (2023) – statistické analýzy, komplementace práce, publikační činnost vědeckých článků

V. Etapa (2024) – obhajoba dizertační práce

Doporučený rozsah práce

110 normostran

Klíčová slova

buk lesní, struktura lesa, škody zvěří, přírodě blízké hospodaření, klimatická změna

---

Doporučené zdroje informací

1. Diaci, J., Adamic, T., Rozman, A. (2012): Gap recruitment and partitioning in an old-growth beech forest of the Dinaric Mountains: Influences of light regime, herb competition and browsing. Forest Ecology and Management, 285: 20-28.
10. 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: 23-34.
2. Madsen, P., Hahn, K. (2008): Natural regeneration in a beech-dominated forest managed by close-to-nature principles—a gap cutting based experiment. Canadian Journal of Forest Research, 38: 1716-1729.
3. Silva, D. E., Mazzella, P. R., Legay, M., Corcket, E., Dupouey, J. L. (2012): Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress?. Forest Ecology and Management, 266: 263-272.
4. Slanař, J., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Cukor, 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.
5. Vacek, S., Prokůpková, A., Vacek, Z., Bulušek, D., Šimůnek, V., Králíček, I., Prausová, R. Hájek, V. (2019): Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe. Journal of Forest Science, 65: 331-345.
6. 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: 75-96.
7. 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: 2929-2946.
8. 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, 63: 233-246.
9. Vacek, Z., Vacek, S., Slanař, J., Bílek, L., Bulušek, D., Štefančík, I., Králíček, I., Vančura, K. (2019): Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. Central European Forestry Journal, 65: 129-144.

Předběžný termín
2024/25 LS – FLD – Obhajoba DisP

Vedoucí práce
Ing. Zdeněk Vacek, Ph.D.

Garantující pracoviště
Katedra pěstování lesů

Konzultant
Ing. Daniel Bulušek, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 09. 01. 2022
doc. Ing. Lukáš Bílek, Ph.D.
Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 01. 02. 2023
prof. Ing. Jiří Remeš, Ph.D.
Předseda oborové rady

Elektronicky schváleno dne 03. 01. 2025
prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.
Děkan

V Praze dne 23. 07. 2025

"Get off the beaten path sometime and immerse yourself in the woods. You're bound to find something you've never seen before."

Alexander Graham Bell

Prohlášení

"Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma Dynamika a management bukových porostů v Krušnohorské a Krkonošsko-jesenické subprovincii vypracoval samostatně pod vedením doc. Ing. Zdeňka Vacka, Ph.D., a použil jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědom, že zveřejněním disertační práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby."

V Praze dne: Podpis autora:

Poděkování

Rád bych poděkoval vedoucímu mé diplomové práce doc. Ing. Zdeňku Vackovi, Ph.D. za cenné konzultace a rady při zpracovávání práce. Dále bych rád poděkoval lesním hospodářům za poskytnutí informací, materiálů a pomoc při výběru jednotlivých lokalit.

Mé poděkování patří rodině, přátelům a kolegům za podporu, pochopení a pomoc při terénních pracích.

Abstrakt

Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) tvoří klíčovou dřevinu lesů střední Evropy a je, jako ostatní druhy, ovlivňován probíhající klimatickou změnou. Hlavním cílem disertační práce bylo zjištění dynamiky a managmentu bukových porostů v Krušnohorské a Krkonošsko-jesenické subprovincii. Zájmové horské a podhorské lokality byly porovnány se středními a nižšími lokalitami, včetně zahraničí. Pro toto zjišťování byly využity nové, ale i dlouhodobě sledované trvalé výzkumné plochy. Hlavními cíli práce bylo zjištění abiotických a biotických podmínek prostředí v zájmových lokalitách, zhodnocení kvantity a kvality přirozené obnovy, zhodnocení struktury mateřských porostů, produkčního potenciálu, radiálního růstu, sekvestrace uhlíku a zjištění vlivu zvěře na přirozenou obnovu, a to vše v kontextu probíhající klimatické změny.

Přirozená obnova byla vyhodnocena jako dostatečná, avšak 78 % jedinců bylo poškozeno okusem. Zvěř signifikantně redukovala výšku obnovy až o 40 %, přičemž největší škody byly způsobeny terminálním okusem. Škody zvěří také negativně ovlivňovaly kvalitu a početnost přirozené obnovy. Hustota přirozené obnovy se pohybovala v rozmezí 23 300–133 100 ks.ha^{-1}. Pro pěstování buku byly vyhodnoceny jako nejoptimálnější přírodě blízké metody hospodaření. Při nedostatku srážek a dlouhotrvajících obdobích sucha má buk sníženou vitalitu, produkci a schopnost konkurovat ostatním dřevinám. S ohledem na vývoj klimatické změny lze přepokládat posun lesních vegetačních stupňů, to naznačuje příznivý vývoj buku ve vyšších partiích, kde limitujícím faktorem je především teplota, zatímco v nižších polohách je hlavním limitujícím faktorem nedostatek srážek. Vliv růstu buku lesního byl výrazně ovlivněn teplotou, a to zejména v měsíci červenci. Výsledky také ukázaly, že maximální denní transpirace buku se pohybovala mezi 90–120 l. Zásoba zkoumaných mateřských bukových porostů se pohybovala od 88 do 822 m^3.ha^{-1} a sekvestrace uhlíku 37–361 t.ha^{-1}.

Z výsledků práce vyplývá i doporučení pro provozní praxi. Úspěšná přirozená obnova bukových porostů vyžaduje komplexní management, který zahrnuje regulaci stavů spárkaté zvěře na úroveň odpovídající úživnosti prostředí, využití a aplikaci efektivních ochranných opatření, podporu přirozené obnovy pod mateřským porostem a pěstování smíšených, strukturně a věkově diferencovaných porostů, pomocí přírodě blízkých způsobů hospodaření. Lze doporučit přestavby na mozaikové porosty, s cílem vytvořit pestrou věkovou a prostorovou strukturu, která vede k odolným a adaptabilním lesním

ekosystémům. Vhodný kontinuální monitoring a citlivé zásahy do lesních porostů mohou zajistit flexibilní přizpůsobování lesních porostů novým nepředvídatelným změnám klimatu.

Klíčová slova: přirozená obnova, struktura, vývoj, management, klimatická změna

Abstract

The European beech (*Fagus sylvatica* L.) is a key tree species in Central European forests and, like other species, is affected by ongoing climate change. The main objective of the dissertation was to determine the dynamics and management of beech stands in the Krušnohorská and Krkonoše-Jesenice subprovinces. The mountain and submontane sites of interest were compared with mid-altitude and lower-altitude sites, including those abroad. New permanent research plots as well as those monitored over the long term were used for this investigation. The main objectives of the work were to determine the abiotic and biotic conditions of the environment in the locations of interest, to evaluate the quantity and quality of natural regeneration, to evaluate the structure of parent stands, production potential, radial growth, carbon sequestration, and to determine the impact of wildlife on natural regeneration, all in the context of ongoing climate change.

Natural regeneration was assessed as sufficient, but 78 % of individuals were damaged by browsing. Game significantly reduced the height of regeneration by up to 40 %, with the greatest damage caused by terminal browsing. Damage caused by game also negatively affected the quality and abundance of natural regeneration. The density of natural regeneration ranged from 23,300 to 133,100 trees per hectare. Near-natural management methods were assessed as the most optimal for beech cultivation. In the absence of rainfall and during prolonged periods of drought, beech has reduced vitality, production, and ability to compete with other tree species. In view of climate change, a shift in forest vegetation zones can be expected, suggesting favorable development of beech in higher areas, where temperature is the main limiting factor, while in lower areas, the main limiting factor is lack of precipitation. The growth of European beech was significantly influenced by temperature, especially in July. The results also showed that the maximum daily transpiration of beech ranged between 90 and 120 l. The stock of the studied beech stands ranged from 88 to 822 $m^3.ha^{-1}$ and carbon sequestration from 37 to 361 $t.ha^{-1}$.

The results of the study also provide recommendations for operational practice. Successful natural regeneration of beech stands requires comprehensive management, which includes regulating the population of ungulates to a level corresponding to the carrying capacity of the environment, using and applying effective

protective measures, supporting natural regeneration under the parent stand, and cultivating mixed, structurally and age-differentiated stands using nature-friendly management methods. Conversion to mosaic stands can be recommended with the aim of creating a diverse age and spatial structure that leads to resilient and adaptable forest ecosystems. Appropriate continuous monitoring and sensitive interventions in forest stands can ensure flexible adaptation of forest stands to new and unpredictable climate change.

Keywords: natural regeneration, structure, development, management, climate change

Obsah

1 Úvod ... 16

2 Cíle práce ... 18

3 Rozbor problematiky ... 19

3.1 Ekologické nároky zájmových dřevin ... 19

3.1.1 Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) ... 19

3.1.2 Borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) ... 23

3.1.3 Bříza bělokorá (*Betula pendula* Roth.) ... 26

3.1.4 Dub zimní (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) ... 28

3.1.5 Jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia* L.) ... 29

3.1.6 Jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior* L.) ... 31

3.1.7 Javor klen (*Acer pseudoplatanus* L.) ... 32

3.1.8 Modřín opadavý (*Larix decidua* Mill.) ... 33

3.1.9 Smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) Karst.) ... 35

3.2 Struktura lesních porostů ... 36

3.2.1 Druhová struktura ... 36

3.2.2 Věková struktura ... 37

3.2.3 Prostorová struktura ... 38

3.2.4 Genetická struktura ... 39

3.3 Vývoj lesních porostů ... 40

3.3.1 Obecné zákonitosti vývoje lesa ... 40

3.3.2 Vývojové cykly přírodních lesů ... 41

3.3.3 Dynamika bukových lesů ... 45

3.4 Obnova lesa ... 46

3.4.1 Obnovní způsoby ... 46

3.4.2 Předpoklady přirozené obnovy ... 48

3.4.3 Specifika přirozené obnovy ... 49

3.4.4 Výhody a nevýhody přirozené obnovy ... 50

3.5 Výchova a management lesních porostů ... 52

3.5.1 Zásady a cíle výchovy ... 52

3.5.2 Přestavby monokultur ... 54

3.5.3 Přírodě blízké způsoby pěstování lesů ... 55

3.5.4 Specifika pěstování bukových porostů ... 58

3.6 Poškozování buku spárkatou zvěří ... 59

3.6.1 Škody okusem ... 60

3.6.2 Škody loupáním kůry a ohryzem ... 62

3.6.3 Ochrana proti zvěři ... 63

3.7 Ostatní ohrožení a onemocnění buku ... 65

3.7.1 Biotické ohrožení ... 65

3.7.2 Abiotické ohrožení ... 68

3.8 Vliv klimatické změny na růst a vývoj lesních porostů ... 69

3.8.1 Rozšíření a vývoj buku v kontextu klimatické změny ... 71

3.8.2 Hospodaření s bukem během klimatické změny ... 74

3.8.3 Adaptační opatření proti negativnímu působení klimatické změny na lesní porosty 75

4 Metodika 79

4.1 Charakteristika zájmového území 79

4.1.1 Krušné hory 82

4.1.2 Krkonoše 84

4.1.3 Lokality nižších poloh 87

4.1.4 Turecko 87

4.2 Sběr dat 88

4.2.1 Stromové patro 88

4.2.2 Přirozená obnova 89

4.2.3 Dendrochronologie 91

4.3 Analýza dat 92

5 Výsledky – přehled publikovaných prací 95

5.1 European beech (*Fagus sylvatica* L.): A promising candidate for future forest ecosystems in Central Europe amid climate change. 97

5.2 Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts.(Czech Republic and Germany). 114

5.3 Growth Responses of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Along an Elevation Gradient Under Global Climate Change. 131

5.4 Impact of technical water retention on European beech (*Fagus sylvatica* L.) resilience and growth dynamics. 156

5.5 Different Management Strategies for Sustainability of European Beech Forests under Game Pressure and Climate Change in Czechia Mountains. 172

6 Diskuze 200

7 Doporučení pro výzkum a praxi 211

8 Závěr 213

9 Seznam použité literatury 215

10 Přílohy 275

1 Úvod

Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) je dominantní klimaxovou dřevinou středoevropských lesů, která zásadně ovlivňuje ekologickou stabilitu, biodiverzitu a produkční potenciál lesních ekosystémů (Ellenberg, 1996; Bolte et al., 2007; Packham et al., 2012). V současnosti je jeho postavení významně ovlivňováno probíhající klimatickou změnou, která se projevuje zejména zvýšením teplot, častějšími periodami sucha a změnami v distribuci srážek (IPCC, 2007; Lindner et al., 2010; Kolström et al., 2011). Tyto faktory zásadně ovlivňují růstové podmínky buku, jeho vitalitu, regenerační schopnost a konkurenceschopnost vůči ostatním dřevinám, přičemž v nižších a sušších polohách lze pozorovat pokles jeho výskytu, zatímco ve vyšších a vlhčích lokalitách může jeho výskyt narůstat (Dittmar et al., 2003; Leuschner et al., 2006; Aertsen et al., 2014a). Adaptace buku na měnící se klimatické podmínky vyžaduje detailní poznání jeho ekologických nároků, růstových reakcí a fenologie (Leuschner et al., 2006; Gessler et al., 2007), stejně jako aplikaci přírodě blízkých managementových strategií podporujících strukturální diverzitu, genetickou variabilitu a dlouhodobou stabilitu porostů (Brang et al., 2014; Bošeľa et al., 2016a). Studium dynamiky růstu, obnovy a vývoje bukových porostů v kontextu klimatických změn je proto klíčové pro tvorbu efektivních adaptačních opatření, která zajistí zachování ekologických i produkčních funkcí buku ve středoevropské krajině (Bolte et al., 2010).

Tvorba disturbancí ve vývoji lesa určuje strukturu přírodě blízkých a přírodních lesů. Vznik a uchycení přirozené obnovy je dáno mnoha faktory. Plynulá obnova je závislá na příznivé konstelaci rozhodujících stanovištních podmínek (Jarčuška, 2009; Barna, 2011). Buk lesní je dominantní dřevina ve 4. lesním vegetačním stupni (LVS), ale také je hojná i v 5. a 6. LVS. Má schopnost snášet silné zastínění, a to mu spolu s jedlí bělokorou dává předpoklady, aby se přirozeně obnovoval v rozvolněných starých porostech (Vacek et al., 2014b). V sounáležitosti s následnou možnou změnou klimatu je snaha tvořit strukturovaně bohaté a pestré lesy, například přestavbou či přeměnou (Slanař et al., 2017; Vacek et al., 2019c). Cílem by měl být les trvale tvořivý s minimální vkladem lidské energie (Troup, 1927).

Kromě imisí a antropogenních vlivů ovlivňuje přirozenou obnovu zejména působení tlaku zvěře. Škody způsobené zvěří na lese jako například okus, loupání či ohryz mají vliv jak na růst, tak i na celkovou vitalitu jedinců (Vacek et al., 2014b; Vacek, 2017a;

Cukor et al., 2019a). Pro zvěř je les přirozeným útočištěm, odkud čerpá zdroj obživy pro svoji existenci. Snaha o vyřešení škod, nejen spárkaté zvěře se lesníci a myslivci snaží již od poloviny 19. století. Výsledky řešení bývají spíše indiferentní a stále nejsou známy skutečné příčiny vzniku těchto škod (Cislerová, 2001).

2 Cíle práce

Hlavním cílem disertační práce je zhodnocení dynamiky a managmentu bukových porostů v Krušnohorské a Krkonošsko-jesenické subprovincii. Dílčími cíli práce jsou tedy:

- Zhodnotit abiotické a biotické podmínek prostřední na trvalých výzkumných plochách v Krušnohorské a Krkonošsko-jesenické subprovincii a porovnat je s plochami ve středních a nižších polohách.
- Vyhodnocení kvantity a kvality přirozené obnovy vybraných porostů s dominantním zastoupením buku lesního.
- Zjistit a zhodnotit množství poškození přirozené obnovy zvěří a následné navrhnout myslivecká doporučení.
- Zhodnotit dendrometrické vlastnosti mateřského porostu, včetně produkčního potenciálu, struktury, sekvestrace uhlíku a diverzity.
- Zhodnotit vývoj a růst buku lesního a buku východního s ohledem na jejich gradient růstu a klimatické podmínky.
- Vyhodnotit vliv klimatické změny, zejména množství srážek, teploty a extrémních událostí, na vývoj a prosperitu buku ve středních a vyšších lokalitách.
- S ohledem na hospodaření a stav lesních porostů, zhodnotit a doporučit přírodě blízké postupy pěstování lesa v závislosti na stanovištních a porostních poměrech s ohledem na probíhající globální změnu klimatu.

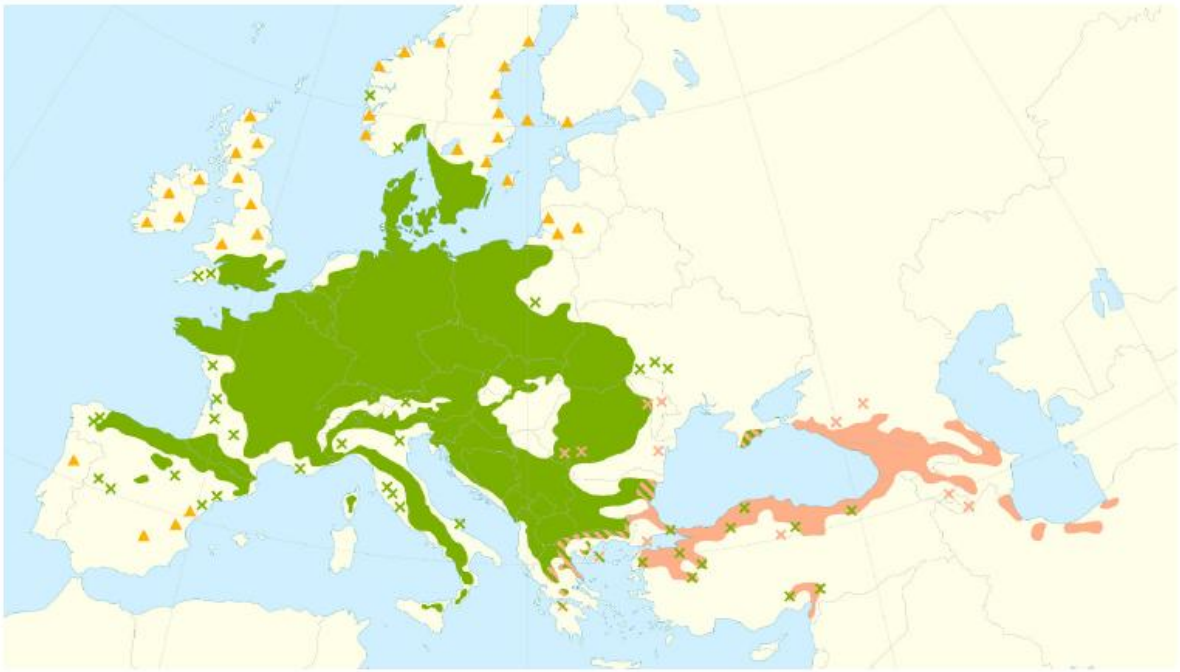
3 Rozbor problematiky

3.1 Ekologické nároky zájmových dřevin

3.1.1 Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.)

Rozšíření a biografie

Buk lesní je dřevina oceánického a suboceánické klimatu. Přirozený areál buku zahrnuje téměř celou západní, střední a jižní Evropu, přičemž západní hranici tvoří pobřeží Atlantského oceánu (Velká Británie, severní Francie), severní hranici jižní Skandinávie (jižní Švédsko, Dánsko), východní hranici pak tvoří západní Ukrajina a Moldavsko, zatímco na jihu zasahuje až do severního Španělska, Itálie (Apeniny), na Balkán a do Řecka, kde však jeho výskyt limituje sucho a vysoké letní teploty. V rámci střední Evropy je buk dominantní dřevinou přirozených lesů v Německu, Švýcarsku, Rakousku, České republice, Slovensku, Polsku a Maďarsku, kde tvoří převážně souvislé porosty v pahorkatinách, podhorských a horských oblastech. V Alpách a Karpatech vystupuje buk až do nadmořských výšek kolem 1500 m, v Pyrenejích i výše, zatímco v nížinách je jeho rozšíření omezeno suchem a konkurencí jiných dřevin. V jižní Evropě, například v Itálii, na Balkáně a v Řecku, se buk vyskytuje zejména v chladnějších a vlhčích horských oblastech, kde tvoří bučiny často ve směsi s jedlí a dalšími listnáči. Východní hranice rozšíření je limitována zejména kontinentálním klimatem, nižšími srážkami a většími teplotními extrémy, což omezuje jeho expanzi do východní Evropy. V severní Evropě je jeho výskyt omezen krátkou vegetační sezónou a nízkými teplotami, proto zde tvoří pouze ostrůvkovité porosty v jižním Švédsku a Dánsku (Denk, Grimm, 2009).



Obr. 1. Areál rozšíření buku lesního (zeleně – buk lesní, růžově – buk východní, trojúhelník a křížek – introdukovaný a přirozený výskyt; Caudullo et al. 2017).

Je náchylný na sucho a k pozdním mrazům (Ningre, Colin, 2007). Vyhledává čerstvě a minerálně bohaté půdy s větším množstvím humusu (Musil, Möllerová, 2005), vyhýbá se však vlhkým a podmáčeným půdám. Je to značně stinná dřevina, která trvale snáší zástin (Ellenberg et al., 1992). Bukové lesy rozkládající se převážně v nadmořské výšce od 100 do 900 m a tvoří nejdůležitější lesní ekosystémy střední Evropy (Von Oheimb et al., 2005; Kucbel et al., 2012; Vacek, Hejcman, 2012). Produkční optimum má buk ve 4. lesní vegetační stupni (LVS), který nese i jeho název – bukový. Kromě stanovišť ovlivněných vodou se buk lesní v našich podmínkách vyskytuje v podstatě na všech ekotopech. V jedlobukovém (5.) LVS má mírnou převahu nad jedlí bělokorou (*Abies alba* Mill.) a hojný je také ve stupni smrkobukovém (6.), zde má na chudších stanovištích sníženou vitalitu (Úradníček et al., 2009). Na ostatních lokalitách se růstem velmi přibližuje smrku ztepilému a vždy zasahuje do hlavní úrovně. V 7. LVS buk snižuje své zastoupení na 10 až 20 % a již se vyskytuje výlučně v podúrovni smrku (Poleno et al., 2009). Ojedinělé fragmenty bukových porostů se dají nalézt také na jižních svazích i nad horní hranicí lesa (Vacek, Hejcman, 2012).

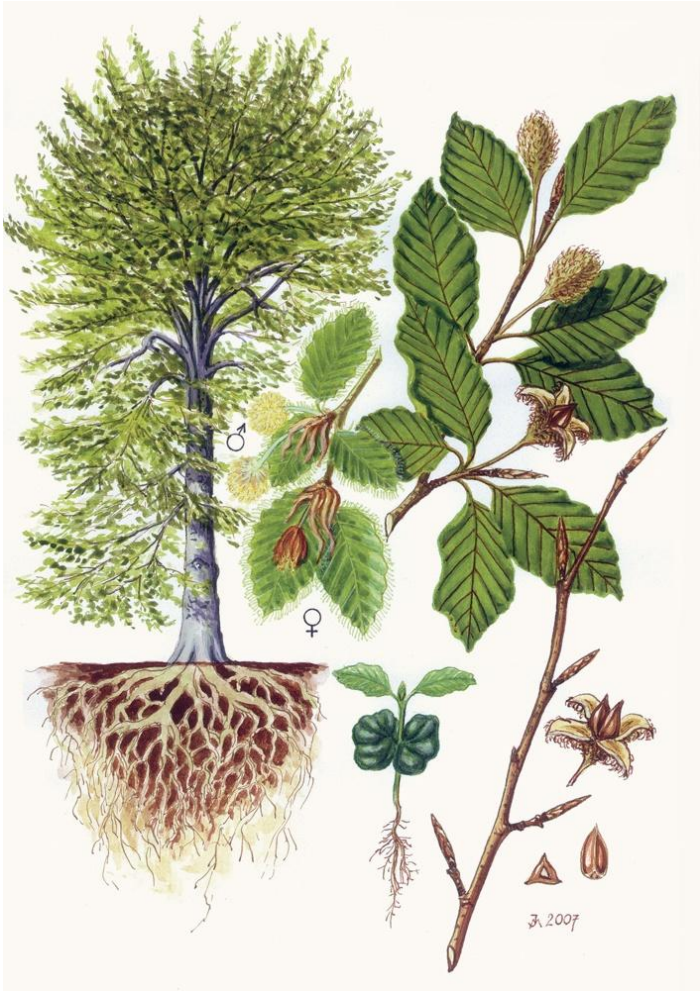
Obnova, struktura, společenstva a pěstování

Přirozená obnova buku má významnou úlohu, a to zejména z ekologických a ekonomických důvodů (Geßler et al., 2007). Buk je dominantní dřevinou celého spektra stanovišť, řadí se mezi tzv. klimaxové dřeviny (Slezák et al., 2016). Jeho zastoupení v České republice se v minulosti velmi snížilo. Přirozené zastoupení buku lesního je 40,2 %, současnosti je zastoupen 10,8 % a v doporučení skladbě jeho zastoupení činní 22,5 % (MZe, 2023). Svou stínomilností dává buk předpoklady pro spontánní přirozenou obnovu ve starých porostech se sníženým zakmeněním (Barna, Bosela, 2015). Na plochách bez ochrany mateřského porostu často trpí pozdními mrazy a bujným růstem buřeně. Cílem pěstební péče je vysoká jakost bukového dřeva (Bieniasz, Tulik, 2020). Vhodným předpokladem je vysoká hustota a kvalita mlazin na vhodných lokalitách. Schopnost buku se přirozeně obnovovat se snižuje vlivem imisí (Vacek, Jurásek, 1986). Na kyselých půdách je snaha tuto špatnou bilanci zlepšit vápněním půd (Podrázský et al., 2003). Hlavním problémem pěstování buku je jeho vysoká nepravidelnost fruktifikace (Mareš, Vacek, 1985). Fruktifikace z pohledu, jak kvality, tak kvantity je také ovlivněna imisemi (Vacek et al., 1983). Ke zlepšení a expanzivnímu postupu bukového zmlazení dochází až v posledních letech (Van Gils et al., 2008; Vacek et al., 2009; Šebková et al., 2011).

Buk lesní tvoří hlavní dřevinu společenstev květnatých bučin podsvazu *Eu-Fagenion*, vápnomilných bučin podsvazu *Cephalanthero-Fagenion* a javorových bučin podsvazu *Acerenion* a kyselých bučin svazu *Luzulo-Fagion*. Buk se dále vyskytuje vtroušeně v dubohabrových porostech svazu *Carpimon* a v montánních fytocenózách svazu *Piceion excelsae* (Buček, Lacina, 1999).

Fenologie

Rozdíly u buku mezi kvetením a semeněním jsou běžné. Příčina se nachází v pozdní mrazech, letní suchách, chladném a vlhkém letní počasí apod. (Mund at. al., 2010; Lebourgeois et. al., 2019). Interval fruktifikace buku je v posledních letech téměř každé dva roky (Paar et. al., 2011). Je faktem, že se jedná ale spíše o slabší fruktifikaci, jak tomu dokládá i výskyt semenáčků. Semenné roky jako bohaté je možno označit pouze ty roky, kde se vyskytovalo více než 250 bukvic na m^2. Tento interval je cca jednou za 8 let (Vacek et al., 2009). V posledním desetiletí se interval semenných let v Evropě výrazně zkracuje (Foest et al., 2024).



Obr. 2. Ilustrace buku lesního dle Jiřího Mládka (Vojenské lesy a statky ČR, s.p., 2021).

Pro přežití bukvic je nejkritičtější fáze prvních pár týdnů po vyklíčení. V posledních letech se jeví jako jeden z nejvýraznějších omezujících faktorů přirozené obnovy divoká prasata a spárkatá zvěř (Vacek et al., 2014a; Ambrož et al., 2015). větší část bukvic nedokáže vůbec vyklíčit, jelikož je zkonzumována během podzimu a zimy. Bukvice jsou nadále ohroženy plísněmi (*Phytophthora cactoruma* atd.) a dalšími houbovými chorobami (*Rhizoctonia solani*) atd. (Procházková 2009). Bukvice se také stávají potravu i pro holubi (*Columma palumnus*), pěnkavy (*Fringila coelebs*) ale i pro myšice (*Apodemus flavicolis)* a norníky (*Clethrionomys glareolus*) (Vacek et al., 2009).

Ke ztrátám bukvic také přispívá řada abiotických faktorů jako je např. mráz a jarní přísušek (Axer et al., 2021). Bukvice zasychají také z příčiny zabuřenělé a zaplevelené půdy, kdy se nedostávají do optimální pozice klíčního lůžka půdy, kde by mohli vzklíčit. Jak uvádí Burschel et al. (1964) při příznivých okolností lze počítat vzetí semenáčků s menší pravděpodobností než 50 %.

Podrostní hospodářský způsob spolu s různými alternativami výběrného hospodářského způsobu má nejlepší předpoklady pro vznik přirozeného obnovy buku. (Borz et. al., 2015). Porostní směsi tvořené dalšími dřevinami spolu s bukem jsou uvedeny v dalších kapitolách. Pro vznik přirozeného zmlazení je rozhodují, mimo jiné, přítomnost světelného požitku pro semenáčky (Orman et. al., 2021). Ze všech ostatních pěstebních opatření má právě světlo nejvýraznější efekt (boj s buření, oplocování náletů, hnojení). Dlouhodobé neuvolňování nárostů na prudkých svazích má za následek nevhodný vývoj porostů (fototropismus, křivý kmínek, špatné odrůstání) – (Thurm, Pretzsch, 2021).

Buk východní (*Fagus orientalis*)

Je významným druhem listnatého stromu, který se přirozeně vyskytuje zejména v jihovýchodní Evropě a jihozápadní Asii. Vyznačuje se silným vzrůstem, dorůstá výšky až 35 metrů a dožívá se několika set let. (Pastorelli et. al., 2003). Jeho listy jsou větší a tužší než u buku lesního, přičemž nejširší část čepele se nachází nad polovinou délky listu. Kůra starších jedinců buku východního bývá nápadně brázditá, což je jeden z rozlišovacích znaků oproti buku lesnímu, jehož kůra zůstává hladká a stříbrošedá i ve vyšším věku (Mellert, Šeho, 2022). Ekologicky je buk východní adaptován na teplejší a sušší stanoviště, kdežto buk lesní preferuje prostředí s vyšší vlhkostí a mírnějším klimatem. Dalším rozdílem je morfologie plodů – číška buku východního má zploštělé až lupenité ostny, zatímco u buku lesního jsou ostny jemnější a měkčí. V oblastech překryvu areálů obou druhů dochází ke vzniku přirozených hybridů, což má významné dopady na genetickou diverzitu a adaptabilitu těchto dřevin (Sefidi et. al., 2011).

3.1.2 Borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.)

Borovice lesní má velmi široký areál výskytu, rozkládá se od Asie až po Evropu. Její přirozený výskyt je zaznamenán od horských lesů rozmanitých fyziografických oblastí až po oblasti stepů (Reich, Oleksyn, 2008). V České republice je její přirozené rozšíření v mezofytiku. Ojediněle až roztroušeně je zastoupena v termofytiku, stejnak jako v horských polohách (Poleno et al., 2009). V Evropě je její výskyt znám od třetihor. V posledních desetiletích se mění její výskyt v důsledku globálních klimatických změn (Kellomäki, Kolström, 2003). Borovice lesní má vysoký stupeň plastičnosti a je schopna prosperovat za různých klimatických podmínek. Toleruje chladné oblasti Sibiře

obdobně jako středomořské podnebí jižního Španělska (Pardos et al., 2007). Borovice lesní pokrývá více než 20 % plochy evropských lesů, jak z ekologického, tak ekonomického pohledu se jedná o velmi významnou dřevinu. (Durrant et al., 2016). Nachází se v cca 64 typech přírodních stanovišť v rámci soustavy Natura 2000, jedním z těchto přírodních stanovišť jsou právě reliktní bory (Vacek et al., 2000). Přirozené zastoupení borovice lesní je 3,4 %, současnosti je zastoupena 15,0 % a v doporučené skladbě její zastoupení činní 13,2 % (MZe, 2023).

Borovice lesní je zařazována mezi tzv. pionýrské dřeviny, zejména pro svojí širokou ekologickou amplitudu. Limitujícím faktorem je dostupnost světelné záření, oproti teplotě, množství živin či vody (Thomasius, Schmidt, 1996; Richardson, 1998; Erefur et al., 2008; Poleno et al., 2009; Gaudio et al., 2011). Jedná se o dřevinu světlomilnou a jen velmi omezeně tolerující zastínění. Prospěšnost zastínění lze připsat ke zmenšenému výparu. Větší podíl zastínění v raných fázích růstu borovice přispívá ke snížení růstu a vyšší mortalitě (Kobe, Coates 1997). Klíčení tedy probíhá nejlépe za plného nebo alespoň částečného oslunění než v zástinu. Růst borovice je v mládí poměrně rychlý (Poleno et al., 2009).

Borovice má svou přirozenou dominanci na exponovaných, kyselých, oglejených a chudých podmáčených stanovištích, tedy na místech, kde většina domácích dřevin má omezený růst a přežívání. Tyto plochy jsou označovány jako azonální stanoviště (Kacálek et al., 2017; Vacek et al., 2018). Tvoří mohutný kořenový systém je, hlavní kořen je kůlový s častými bočními kořeny. Borovici zařazujeme mezi meliorační a zpevňují dřeviny právě kvůli jejímu kořenovému systému (Yeste et al., 2021). Může dorůstat výšky až 40 m. Borka je silná a rozpukaná, v horní části se dochází k jejímu odlupování. Dřevo má měkké a s jádrem (Miklašēvičs, 2021). Nejkvalitnější porosty velmi dobré výšky, s jehlancovitou nebo válcovitou korunou se vytvářejí na hlinitopísčitých až písčitých, hlubokých, kyprých, vodou přiměřeně zásobených půdách, hrubší skladby. Na těchto stanovištích se vytváří kvalitní kůlový kořen s poměrně bohatým větvením. Naproti tomu se na velmi chudých, jílnatých, příliš suchých půdách s hluboko položenou hladinou spodní vody, tvoří jen kratší kmen s korunou deštníkovitého tvaru (Musil, Hamerník, 2007; Mikeska et al., 2008). Borovice s pyramidální tvarem koruny se nacházejí převážně na rašeliništích, typické je dlanité uspořádání kořenů, které jsou bohatě větveny (Poleno et al., 2009).

Borovice je typické svými ekotypy, resp. Fenotypovým projevem, daný zejména dle LVS. Typy ekotypy lépe odolávají abiotickým tlakům prostředí, kde se jednotlivé formy dřeviny vyskytují. Dle různosti Na různosti ekotypu se odlišuje výchova a pěstební postupy, které jsou pro dřevinu ideální (Mikeska et al., 2008). Rozlišujeme nížinný, chlumní, náhorní a horský ekotyp (Hladilín, 1997; Kaňák, 1999).

Z biotických činitelů působící negativně na borovici lesní můžeme zařadit sypavky, které napadají asimilační orgány. Jedná se především o tři druhy sypavek, sypavka borová (*Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chev.), sypavka borovicová (*Lophodermium seditiosum* (Minter, Staley et Millar)) a mramorová sypavka (*Cyclaneusma minus* (Butin) DiCosmo) (Pešková, Soukup, 2001; Soukup, Pešková 2010; Pešková et al., 2016). Mezi hlavní škůdce borovice v podobě podkorního hmyzu lze zařadit lýkožrouta vrcholkového (*Ips acuminatus* (Gyll.)), dále pak lýkohuba sosnového (*Tomicus piniperda* (L.)), krasce borového (*Phaenops cyanea* (F.)) (Pešková et al., 2016; Véle, Liška, 2019) Mladé semenáčky pak okusem kmínku napadá i kalamitní škůdce klikoroh borový (*Hylobius abietis* (Linnaeus)) (Dūmiņš et al., 2021).

Přirozená obnova borovice velmi znesnadňuje zabuřenění půdy (Aleksandrowicz–Trzcin'ska et al. (2017). Především pokud jde o půdy zarostlé borůvkou a vřesem, za těchto podmínek je aplikována příprava půdy (Ackzell, 1993; Hytönen, 2019). Pro vznik a ujmutí přirozené obnovy je základní předpoklad vhodný mateřský porost, jeho včasná příprava k obnově a vhodná úprava půdního prostředí (Poleno et al., 2009). Pro uchycení přirozené obnovy borovice, bez intenzivní přípravy půdy, jsou vhodné i porosty lišejníků a mechů, ale i keříky brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus* L.) (Kuuluvainen, Pukkala, 1989; Scott et al., 2000; Wardle et al., 2003; Vacek et al., 2016). Mechy a lišejníky spolu s řídkou travní a bylinná vegetací na chudých půdách netvoří překážku pro klíčení semen. Mechy zajišťují spíše jako ochranu před vysycháním půdy (Šindelář, 2004).

Borovice lesní s bukem představují dřeviny s rozdílnými ekologickými nároky, jejichž kombinace ve smíšených porostech má v podmínkách střední Evropy specifický význam. Borovice je považována za dřevinu dobře snášející nepříznivé stanovištní podmínky, jako je sucho či chudé půdy, a její fyziologické vlastnosti jí umožňují efektivní hospodaření s vodou (Pretzsch et al., 2015). Buk naopak preferuje úrodnější a vlhčí stanoviště a je výrazně stínomilnější (Pretzsch et al., 2012). Vytváření

smíšených porostů těchto dvou druhů může vést ke zvýšení produkce dřeva a příznivější porostní struktuře ve srovnání s borovými monokulturami, aniž by byla ohrožena stabilita porostu (Pretzsch et al., 2015; Forrester et al., 2018). Výsledky studií však ukazují, že efekt smíšení na produkci a odolnost se liší podle konkrétních stanovištních podmínek, sociálního postavení dřevin a jejich vzájemného poměru (Bielak et al., 2014). U směsí borovice a buku byl například zaznamenán efekt zvýšení produkce na lokalitách s kontinentálním klimatem, zatímco v sušších podmínkách borovice na rozdíl od buku zvýšení produkce vlivem mezidruhové konkurence nevykazovala (Pretzsch et al., 2015; de Streel et al., 2022). Zároveň bylo prokázáno, že smíšení zvyšuje odolnost borových porostů vůči suchu a podporuje biodiverzitu (Pretzsch et al., 2012; Forrester et al., 2018). Komplementární využívání světla a půdních zdrojů oběma druhy přispívá k vyšší ekologické stabilitě a efektivnějšímu využití stanoviště, přičemž optimální výsledky jsou dosaženy při vhodném prostorovém uspořádání a poměru druhů v porostu (Pretzsch et al., 2016; Forrester et al., 2018).

3.1.3 Bříza bělokorá (*Betula pendula* Roth.)

Rozšíření břízy bělokoré je široké a rozkládá se po celé severní zeměkouli kromě tropického a subtropického pásma (Kříž, 2003). Charakteristickým znakem břízy je bělavá až žlutavě zabarvená borka (Atkinson, 1992). Plodem je jednosemenná křídlatá nažka. Bříza bělokorá má každoročně milionovou produkci semen. Martiník (2012) udává až 13 milionů semen ročně z dospělého jedince při průměrné klíčivosti cca 35 %. Přirozené zastoupení břízy je 0,8 %, současnosti je zastoupena 4,3 % a v doporučené skladbě její zastoupení činní 1,3 % (MZe, 2023).

Bříza bělokorá je v našich podmínkách lesnické praxe využívána zejména jako meliorační a zpevňující dřevina. Svým pionýrských způsobem života plní především půdochranou a stabilizační funkci. Bříza tvoří tzv. porosty náhradních dřevin, které připravují lesní prostředí na klimaxové druhy dřevin, které prvotní, pionýrské dřeviny následně vytlačí (Slodičák, Novák, 2008; Kula, 2011). Břízu řadíme mezi světlomilné druhy dřevin rostoucí na všech typech půd, i antropogenních s výjimkou periodicky zaplavovaných lokalit. Jsou velmi nenáročné na klimatické podmínky včetně silných mrazů (Úradníček et al., 2001; Martiník, 2012). Bříza oživuje půdní prostředí intenzivním prokořeňováním, příznivým listovým opadem a také pozitivně ovlivňuje půdní mikroflóru, a to zejména na lokalitách silně imisně zatížených a na

rekultivovaných plochách (Zakopal, 1958; Lettl, Hýsek, 1994; Podrázský et al., 2005; Kula, 2011).

Z hospodářského hlediska je bříza vnímána jako znak extenzivity, kromě lokalit chudých nebo podmáčených (Úradníček et al., 2001). Vtroušená nebo jakkoli přimíšená byla bříza z porostů odstraňována. Tento postoj se změnil zejména v horských polohách, kde došlo v minulé století k výrazným ekologickým změnám (Poleno et al., 2009). Na imisně silně zasažených polohách bylo možné pěstovat pouze ty dřeviny, které dokážou odolat imisím, extrémním bioklimatickým výkyvům a půdním poměrům, se silným imisním účinkem (Kula, 2001). Do velmi silného imisního pásma byla bříza uměle dosazována jak v Krušných horách (Kula, 1998), tak i v Krkonoších. Tyto porosty náhradních dřevin oživují, resp. připravují porostní stanoviště pro porosty hospodářsky hodnotnější. Jejich výše výtěže je omezena a nejedná se o její primární funkci. Primární funkcí porostů náhradních dřevin je v první řadě plnění zlepšení a udržení ekologických funkcí lesa (Uri et al., 2007; Kuznetsova et al., 2010). Z pěstebního a ekologického hlediska rozlišujeme kromě břízy bělokoré břízu karpatskou (*Betula carpatica* W. et K.) a břízu pýřitou (*Betula pubescens* Ehrh.) (Vacek et al., 2009). Košút (1982) zhodnotil břízu pro lesní hospodářství z pohledu biologického, pěstebního i z pohledu využití dřeva následovně: Přiměřený produkční potenciál tvoří pouze březové porosty s dobrými genetický predispozicemi na vhodných lokalitách. Na imisních stanovištních plní bříza zejména důležitou mimoprodukční funkci.

Bříza bělokorá díky své světlomilnosti (Tiebel, 2018) a řídkému zápoji vytváří v počátečních fázích vývoje porostu příznivé mikroklima, které podporuje přirozené zmlazení stínomilnějších dřevin, zejména buku (Martiník et al., 2024). Stínomilnost buku (Packham et al., 2012) umožňuje dlouhodobě přežívat v podrostu břízy, kde může využívat příznivých podmínek pro růst ve stínu. V průběhu sukcese pak buk postupně převyšuje břízu a přebírá dominantní postavení v porostu, což odpovídá přirozené sukcesní dynamice temperátních lesů (Oikonomakis, Ganatsas, 2020). Tento proces je významný z hlediska dlouhodobé stability a produkční hodnoty porostu. Bříza svým rychlým růstem a opadem listí obohacuje povrchovou vrstvu půdy o organickou hmotu (Vesterdal et al., 2008), zlepšuje půdní strukturu a podporuje mikrobiální aktivitu. Bříza slouží jako dočasná příměs, která připravuje podmínky pro následné uplatnění klimaxových druhů dřevin (Tiebel, 2018).

3.1.4 Dub zimní (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.)

Stanovištní optimum dub zimní je ve 2. LVS, prosperuje však i ve 4. LVS (Musil, Möllerová, 2005). Přirozená reprodukce dubů je ovlivněna tuhými zimy. Poškozené žaludy silnými mrazy jsou následně napadány hlízenkou žaludovou (*Ciboria batschiana*) (Schröder, Kehr, 2004). Silné škody způsobuje na reprodukci dubů černá zvěř. Žaludy jsou také likvidované i myšicemi (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*) a norníky (*Clethrionomys glareolus*) (Vacek et al., 2009). Dub je slunomilná dřevina, která vyžaduje pro svůj vývoj a růst výrazně více světla než například buk lesní (Van Couwenberghe et al., 2013). Přirozené zastoupení dubu je 19,4 %, současnosti je zastoupen 8,1 % a v doporučené skladbě jeho zastoupení činní 12,8 % (MZe, 2023). Přirozená obnova dubu se vyskytuje až po výrazném prosvětlení mateřského porostu, spolu se zvýšenou hustotou bylinné a travinné vegetace (Kanjevac et al., 2021). Konkurenční výhodou dubu je jeho kůlový kořenový systém, který rychle dosahuje hlubších vrstev půdy s vyšší vlhkostí a dává mu tak výhodu před bylinnou, a částečně i dřevinnou konkurencí (Drexhage, 1999). Tvorba kmenových výmladků (vlků), je charakteristická u starých jedinců, a to zejména na kmenech stromů po silnějším prosvětlení. Tyto proventativní výhony snižují kvalitu dubového dřeva (Florence et al., 2004). Toto znehodnocení vznikající osvětlením bazálních částí kmenů, lze omezit nebo mu předejít správnými pěstebními postupy, např. využitím systému francouzské probírky (na porostní ploše zůstanou malé počty vysoce kvalitních stromů se širokými korunami) (Kupka, 2008). Mezi další prvky zabránění tvorby výmladků je zamezení intenzivního prosvětlení porostu. S tím je spojena kvalitní péče o dubové porosty během celé jejich existence s ohledem na pravidelné rozmístění stromů v podružném porostu (Vacek et al., 2009). Přirozená obnova běžným způsobem není podmíněna žádnou přípravou půdy. Příprava půdy s využitím těžké techniky aplikovaná v lužních oblastech je charakteristická zapravení žaludů přímo do půdy, co má za následek výrazně lepší klíčivost bukvic a s tím spojenou i lepší ujímavost semenáčků (Jarvis, 1964). Primární roli při přirozené obnově musí hrát dub s příměsí zejména stinných dřevin, jejich funkce spočívá v podpoře správného růstu a rovnosti kmínků (Stimm et al., 2021). Tato příměs však musí být vždy v podúrovni, jinak dub předroste a následně zahubí. Mezi nejvhodnější způsob z uvedených hledisek můžeme zařadit způsob obnovy skupinovitý (Kohler et al., 2020). Při umělé obnově se aplikuje holosečný nebo

násečný způsob. Tento hospodářský způsob zajišťuje dostatek světla a také omezuje nebezpečí napadení padlím dubovým (Poleno et al., 2009).

Dub se vyznačuje odlišnými ekologickými nároky a růstovými strategiemi oproti buku, což se odráží v jejich vzájemné interakci i v dynamice smíšených porostů (Ligot et al., 2013; Maleki et al., 2020). V porostních směsích se uplatňuje ekologická komplementarita. Dub využívá vyšší intenzitu světla, lépe odolává klimatickým extrémům a roste v nad úrovni, zatímco buk efektivně využívá stinné mikrostanoviště a přispívá k dlouhodobé stabilitě porostu (Pretzsch et al., 2012; Saha et al., 2013). Ve smíšených porostech dochází ke kompetici, protože buk díky své stínomilnosti a morfologické plasticitě často přerůstá dub a omezuje jeho vitalitu, zejména v pozdějších fázích vývoje porostu (Collet & Chenost, 2006; Ligot et al., 2013). Bez cílených pěstebních zásahů, prosvětlování či probírek, má buk tendenci stát se dominantní složkou porostu na úkor dubu, což může vést ke snížení podílu dubu v dlouhodobém horizontu (Maleki et al., 2020). Směsi buku a dubu jsou také považovány za perspektivní z hlediska adaptace na klimatickou změnu (Pretzsch et al., 2012; Rötzer et al., 2017). Z pěstebního hlediska je proto nezbytné aktivně podporovat dub v mladých porostech, zejména v raných fázích vývoje, a regulovat zastoupení buku tak, aby nedocházelo k jeho úplné dominanci a potlačení dubu (Maleki et al., 2020). Optimální struktura a prostorové uspořádání těchto směsí závisí na konkrétních stanovištních podmínkách i na dlouhodobých cílech hospodaření (Saha et al., 2013; Forrester et al., 2018).

3.1.5 Jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia* L.)

Jeřáb ptačí společně s břízou bělokorou je zařazován mezi pionýrské dřeviny, díky svým biologickým vlastnostem (Räty et al., 2016). Je schopen osidlovat exponované stanoviště, kde se jiné pionýrské dřeviny nedokážou uchytit. Roste i ve vysokých polohách, kde již bříze a osice příliš nedaří (Motta, 2003). Prosperuje jak na sutích, tak i na ekotypech s výraznou vrstvou surového humusu (Myczkowski, 1955). Jeřáb má vysokou adaptabilitu na klima, teplotní fluktuace i velmi mrazivé zimy snáší dobře. Odolává také suchu, a to jak na sutích, tak i na skalnatých svazích (Somora, 1958). Přirozený výskyt má jeřáb má v zakrslých (jeřábových) smrčinách, kde tvoří dřevinu přimíšenou nebo vtroušenou (Motta, 2003). Dle Koblížka et al. (2001) nevyhledává hluboké rašelinné půdy. Porosty jeřábu se vyskytují v nejvyšších lokalitách

klimaxových smrčin. Na těchto stanovištích extrémních horských poloh, které byly zasaženy imisním dopadem, tvoří jeřáb ptačí přípravné porosty pro následné přestavby (Vacek, Tesař 1991). Dle Kantora (1989) je jeřáb jedna z nejdůležitějších melioračních a zpevňujících dřevin v horských polohách. Dříve se jeřáb primárně využíval k ochraně půdního horizontu a k tvorbě přípravných porostů – náhradní dřevina těžko zalesňovaných ploch (Klika, 1947). Pro svoje vlastnosti byl použit na rozsáhlých plochách po kůrovcových či větrných kalamitách, na svazích ohrožených erozí, sesuvy nebo lavinami. Následně i na lokalitách kde nápor sněhu ztěžuje zalesňování. V souvislosti s rozšiřováním diaspor je na tom jeřáb obdobně jako bříza (Raspe et al., 2000). Jeřáb ptačí pro osídlování nových ploch vyžaduje alespoň minimum humusu v půdním substrátu (Svoboda, 1957); dokáže se také ujmout i v trouchnivějícím dřevě. Jelikož je jeřáb zařazován mezi pionýrské dřeviny, nebyl až primárně obhospodařován jako u většina cílových dřevin, avšak pohled na jeho přítomnost v porostu se časem mění. V minulosti byl jeřáb vyřezáván z přirozených náletů a nebyl o něj dlouhodobě ekonomický zájem. S přihlédnutím k toleranci jeřábu a jeho široké ekologické valenci, zejména vůči imisně ekologickému stresu, lze predikovat jeho nárůst v zastoupení v porostní skladbě (Fanta, 1997). Jak uvádí Vacek et al. (2009) je to pro jeho porostotvorné a meliorační vlastnosti na imisně silně poškozených stanovištích s vysokým ekologickým stresem.

Jeřáb ptačí má v porostních směsích významný vliv na strukturu, dynamiku a ekologickou stabilitu (Burga, Bührer, 2019). Jedná se o typickou pionýrskou a světlomilnou dřevinu, která se uplatňuje zejména v raných fázích sukcese (Zerbe, 2000) a často osidluje, obdobně jako bříza, narušené či otevřené plochy, například po disturbancích (Červenka et al., 2020). Buk díky své toleranci k zastínění dokáže v podrostu jeřábu dlouhodobě přežívat a postupně jej převyšovat a vytlačovat (Burga, Bührer, 2019). Ve smíšených porostech jeřáb často zůstává v podúrovni nebo na okrajích porostu, kde plní významnou ekologickou roli – podporuje diverzitu (Malíček et al., 2019), poskytuje potravu a úkryt pro živočichy a přispívá k obnově půdní vrstvy díky bohatému opadu listů a plodů (Burga, Bührer, 2019). Jeřáb je vhodné využívat jako dočasnou příměs, která připravuje podmínky pro následné uplatnění klimaxových dřevin (Čížková et al., 2019). Správně navržené porostní směsi jeřábu a buku tak představují strategii pro zvýšení ekologické stability, biodiverzity a dlouhodobé

produkční hodnoty lesa zejména na stanovištích ovlivněných emisemi (Ujházyová et al., 2016).

3.1.6 Jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior* L.)

Jasan ztepilý má svůj areál rozšíření v celé Evropě a rozkládá se i do významné části Asie (Kerr, Cahalan 2004). V Severní Americe tvoří rod jasan významnou část přírodních lesů (Kashian, Witter 2011). Jasan je velmi plastický druh dřeviny, je schopen růst na stanovištích s velkým rozpětí růstových podmínek. V našich podmínkách se vyskytuje od nížin až po horské oblasti, vyhledává též svažité terény (Stöhr, Lösch, 2004) Roste jak na chudých půdách na živiny, tak i na velmi živných půdách (Dufour, Plégay 2008). Jak uvádí Scherrer et al. (2011) jasan ztepilý má vysokou toleranci k suchu a také je odolný oproti silnému mrazu.

Přirozené zastoupení jasanu je 0,6 %, v současnosti je zastoupen 1,5 % a v doporučené skladbě jeho zastoupení činní 1,4 % (MZe, 2023). Jasan ztepilý tvoří v lesních ekosystémech převážně přimíšenou složku druhové skladby (Ellenberg, 2010). Dominantně se prosazuje na stanovištích s dostatečnou zásobou výměnných kationtů, tj. na stanovištích obohacených dusíkem (Hofmiester et al., 2008). V nižních horských a podhorských oblastech je jasan zastoupen zpravidla ve smíšených aluviálních porostech s olší (Neuhäuslová, Kana 1999; Matuszkiewicz, 2008). Výraznější zastoupení jasanu lze nalézt v aluviální lesích mírného pásu, a to díky strukturální rozmanitosti a bohatosti rostlinného společenstva (Szymura et al., 2010). Vysoká hustota se ve stejnověkých čistých jaseninách se udržuje poměrně vzácně (Goff et al., 2011).

Jasan ztepilý v minulosti netrpěl žádným výrazným biotickým činitelem (Barnes, Wagner, 2003). V posledních třech desetiletích dochází k jeho postupnému odumírání v řadě oblastí Evropy (Bakys et al., 2009). Dle Dobrowské et al. (2011) je v současnosti ohrožen mnoha hrozbami. Mezi aktuální hrozbu pro jasan můžeme zahrnout hmyzího škůdce *Agrilus planipennis*, který je původním druhem ve východní Asii a může zahubit až 85 % zdravých jasanů v lesních porostech v rozmezí 3-5 let (Poland, Mccullough, 2006). Tento hmyzí škůdce v Severní Americe způsobil úhyn již milionů jedinců jasanu (Slegert et al., 2007). Toto ohrožení není však v ČR jediný problém. Velice závažné onemocnění způsobuje houba *Hymenoscyphus fraxineus* (amorfní forma*: Chalara*

fraxinea T. Kowalski) (Bakys et al., 2009). Tato houba způsobuje plošné odumírání jasanů a radikálně snižuje početnost jasanů (Orlikowski et al., 2011). První záznamy odumírání jasanů způsobené houbou *Hymenoscyphus fraxineus* bylo zaznamenány v Polsku v 90. letech 20. století (Kowalski, 2006). Toto onemocnění se rychle se rozšířilo do celé části východní, střední a severní Evropy (Skovsgaard et al., 2010).

V porostních směsích s bukem se jasan uplatňuje především na stanovištích s vyšší dostupností živin a vody, kde jeho rychlý růst a schopnost vytvářet kvalitní dřevo významně přispívají k produkční hodnotě lesa (Thomas et al., 2016). Ve směsi s jasanem často dochází k výrazné kompetici, zejména v hustších porostech, kde buk svým zápojem omezuje vitalitu jasanu a může jej postupně vytlačovat (Saxe, Kerstiens, 2005). Jasan však vyniká rychlým růstem v mládí a schopností využívat světlejší mezery v porostu, což mu umožňuje udržet se v porostní směsi zejména v raných a středních fázích vývoje lesa (Beyer et al., 2013). Z hlediska půdotvorných a ekologických funkcí je směs jasanu a buku považována za přínosnou – jasan obohacuje půdu o živiny díky rychleji rozkládatelnému opadu listí (Thimonier et al., 2019) a přispívá k vyšší biodiverzitě bylinného patra (Mitchell et al., 2014). V porostních směsích je vhodné využívat jasan spíše jako příměs s nižším zastoupením (Skovsgaard et al., 2017).

3.1.7 Javor klen (*Acer pseudoplatanus* L.)

Javor klen řadíme do skupiny tzv. „suťových dřevin“, právě z důvodů jeho stanoviště, které je ideálně balvanité, suťové a či roklinové (Hein et al., 2009). Skeletem silně obohacené půdy osidluje za přívětivé vlhkosti (Úradníček et al., 2009). S ohledem na světelné požadavky lze zařadit javor klen, obdobně pak i javor mléč, do kategorie polostinných dřeviny. Jejich výskyt však nelze ani vyloučit na vysoce zastíněných lokalitách. Výskyt přízemní vegetace za sníženého zakmenění negativně neovlivňuje uchycování přirozené obnovy (Musil, Möllerová, 2005). Přirozené zastoupení javoru je 0,7 %, v současnosti je zastoupen 2,2 % a v doporučené skladbě jeho zastoupení činní 1,9 % (MZe, 2023). Tato výhoda předurčuje obnovu javoru klenu podrostním hospodářským způsobem. Javor se řadí do skupiny dřevin poměrně odolných vůči pozdním mrazům (Poleno et al., 2009). Javor je pro své ekologické vlastnosti vhodný pěstovat ve směsích, např. s bukem lesním (Petritan et al., 2007). Na prudkých svazích (balvanitých a suťových půdách) je javor dominantnější než buk, dosahuje zde

vyššího zastoupení, a to zejména ve směsi s jedlí, jasanem a eventuálně i s jilmem horským v suťových javořinách (Poleno et al., 2009). Významnou výhodou klenu je jeho výraznější rychlost růstu v mládí oproti ostatním konkurenčním dřevinám, proto by měla obnova javoru klenu nastupovat dříve než u buku (Hein et al., 2009). Uvolněný prostor po javoru je buk svým světlostním přírůstem schopen velmi dobře vyplnit. Tyto vztahy mezi bukem a klenem bývají často v mládí narušovány vlivem spárkaté zvěře. Javor je velmi ceněná dřevina zejména s ohledem na prodej dýhy (Kadunc, 2007). Její bezesporná výhoda je ve výskytu v specifických mikro stanovištích, kde se jiné dřeviny často nedokážou efektivně uchytit. Výskyt přirozené obnovy javoru bývá bezproblémový, z důvodů jeho každoroční fruktifikace (Vacek et al., 2018). Javor je v mládí tolerující ke stínu a k tlaku buřeně, avšak v podobě příměsi je lokálně silně potlačován spárkatou zvěří, obdobně jako ostatní vtroušené dřeviny (Borowski et al., 2021). Má lehká okřídlená semena (v 1 kg je více než 10 tisíc čistých semen), které roznáší vítr na velké vzdálenosti (Hong, Ellis, 1990). Javor je potřeba, zpravidla individuálně, chránit před srnčí zvěří, která působí největší škody (Vacek et al., 2009).

Javor roste především na suťových a roklinových stanovištích, kde je schopen konkurovat buku, díky své toleranci k proměnlivým světelným i půdním podmínkám (Vacek et al., 2018). V rámci smíšených porostů s bukem se uplatňuje jejich ekologická komplementarita: zatímco buk je dominantní klimaxová dřevina s vysokou tolerancí k zastínění a preferencí úrodnějších, vlhčích půd, javor vnáší do porostu vyšší druhovou pestrost a zlepšuje půdní prostředí díky svému opadu bohatému na živiny (Grygoruk, 2016). Z hlediska produkčního mají směsi buku a javoru příznivý vliv na růst a stabilitu porostu, neboť kombinace těchto druhů vede k efektivnějšímu využití stanovištních zdrojů, vyšší ekologické stabilitě a lepší odolnosti vůči abiotickým stresům (Pretzsch et al., 2016; Ujházyová et al., 2016). V přirozených podmínkách je doporučováno udržovat javor jako příměš se zastoupením 10–20 % (Piovesan et al., 2005; Hein et al., 2009).

3.1.8 Modřín opadavý (*Larix decidua* Mill.)

Modřín opadavý je dominantně rozšířen ve středních až vyšších polohách hor střední Evropy, jeho výskyt je zaznamená také i v nižších polohách (Fellner et al., 2016). Jedná se o pionýrskou dřevinu, která se snadno zmlazuje na minerální půdě (Matras, Pagues, 2008). V podmínkách České republiky je vůči abiotickým vlivů dostatečně

odolný a stabilní. Jak uvádí Musil et al. (2002) je náročný na půdní vlhkost a živiny bohatší půdy. Je schopen prosperovat i v drsném klimatu. Přirozený areál výskytu modřínu opadavého je na našem území celkem malý. Přirozený původ modřínu je připisován do malé oblasti Sudet, resp. do oblasti Jeseníků (Musil et al., 2002; Vacek et al., 2009). Přirozené zastoupení modřínu je klasifikováno jako + (původní), v současnosti je zastoupen 3,9 % a v doporučené skladbě jeho zastoupení činní 4,2 % (MZe, 2023). Dle paleoekologických poznatků považujeme modřín opadavý za původní složku přirozených lesů v České republice (Jankovská, 2007).

Modřín je náročný na světelné podmínky, z tohoto důvodu je vhodné ho uvolňovat a pěstovat v nadúrovni oproti ostatním dřevinám (Vacek et al., 2018). Pro optimální růst vyhledává živné a hluboké půdy, na kyselých a skeletovitých půdách probíhá jeho růst méně optimálně (Vacek et al., 2009). S ohledem na nedostatečné krytí půdy je modřín pěstován se stínomilnými listnáči. Čisté monokultury nevytváří a nedoporučují se, ideálně tvoří příměs v porostní směsi (Fér, Pokorný, 1993). Smíšení je doporučováno v řadách nebo v menších hloučcích (Novák, Slodičák, 2006). Modřín vhodně zpevňuje okraje porostů na bývalých zemědělských půdách, kde se často sází pro ochranu od návětrného kraje (Vacek et al., 2009). Ve vhodně smíšených porostech představuje modřín významnou produkční složku už ve fázi prvního výchovného zásahu (Bartoš, Kacálek, 2011). To potvrzují i vysoké hodnoty průměrného ročního objemového přírůstu (Podrázský et al., 2011).

V porostních směsích modřín svým řídkým zápojem a rychlým růstem v počátečních fázích vývoje porostu zajišťuje dostatek světla a příznivé mikroklima pro přirozené zmlazení buku (Souček, 2024). Buk naopak v podúrovni modřínu dlouhodobě přežívá a postupně jej převyšuje, což odpovídá přirozené sukcesní dynamice lesa (Saha et al., 2013; Martiník et al., 2024). Směsi modřínu a buku mohou přispívat k vyšší ekologické stabilitě, lepší odolnosti vůči disturbancím (Jansons et al., 2015) a efektivnějšímu využití stanovištních zdrojů, zejména v podmínkách klimatické změny (Pretzsch et al., 2016). Z hlediska růstové dynamiky je však třeba zohlednit, že modřín je citlivý na zastínění a v hustších bukových porostech může být postupně potlačován (Bartoš & Kacálek, 2011). Optimální výsledky přináší skupinové či pásové smíšení, které umožňuje modřínu udržet vitalitu a zároveň využít jeho pionýrské vlastnosti v raných fázích obnovy lesa (Klíma, 2006; Martiník et al., 2024).

3.1.9 Smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) Karst.)

Smrk ztepilý řadíme mezi nejvýznamnější hospodářskou dřevinu vyskytující na našem území, ale také i v Evropě (Janda et al., 2014). Smrk se umělou kultivací rozšířil v podstatě do všech LVS (velice často v monokultuře), ale jeho produkční optimum v ČR je v nadmořské výšce 550 až 1 000 m. Přirozené zastoupení smrku je 11,2 %, v současnosti je zastoupen 43,0 % a v doporučené skladbě jeho zastoupení činní 28,3 % (MZe, 2023). Povrchový tzv. talířový kořenový systém typický pro smrk ztepilý, není schopen při silnějším větru kmen s korunou udržet a častokrát dochází ke zlomení kmene nebo úplnému vývratu (Vicena et al.,1979). Smrk v mladém věku je tolerantní ke stínu, v pozdějším věku je ale spíše polostinný. Na živiny je smrk značně plastický, je schopen snášet i půdy velice omezené na živiny (Vacek et al., 2020a). Vysoké obsahy živin však u smrku způsobují různé druhy hnilob. Smrk je také velmi často napadán kloubnatkou smrkovou (*Gemmamyces piceae*) (Zýka et al., 2018) a také václavkou smrkovou (*Armillaria ostoyae*) – (Černý, 1989). Smrk vytváří mnoho ekotypů a je vhodně adaptován na místní mikroklimatické podmínky, odolává tlaku sněhu a námrazy, a to zejména úhlem nasazení větví, typem větvení a tvarem koruny (Vacek, 2004). Interval semenných let a s ním spojená kvantita a kvalita se různí v jednotlivých smrkových porostech. Tato variabilita je dána lokálními stanovištními a porostními podmínkami (Svoboda, 1953).

Snížená schopnost generativního rozmnožování smrku při horní hranici lesa je vykompenzována vegetativním rozmnožováním ve formě tzv. hřížení. (Vacek et al., 2012). Ve vysokých polohách je obtížné také uchycení semenáčků (vliv větru, sněhu, členitost terénu, nízké teploty atd.). Nové generace využívají mezernaté světliny mateřského porostu pro svoje uchycení a odrůstání (Vacek et al., 2009). Právě takováto místa mají příznivější stav humusu a přízemní synusie, společně s mikroklimatickými podmínkami. Tyto specifické stanoviště umožňují uchycení a odrůstání semenáčků (Lokvenc, 1959). Přirozená obnova se nachází nejčastěji po maloplošné obnově lesa nebo u různých variant výběrného hospodářského způsobu. (Lundqvist, 1993). Tyto formy obnovy mají oproti holosečnému způsobu hospodaření výhody spočívající v efektivnější abundanci a uchycení přirozené obnovy. Jak uvádí

Mayer a Otta (1991) dochází k širší a dlouhotrvající možnosti uplatnění důsledného výběru, nižšímu provoznímu riziku, větší stabilitě a lepší ekologické funkčnosti.

Kombinace smrku a buku má zásadní význam pro produkční i ekologickou stabilitu lesa (Pretzsch, 2003; Hilmers et al., 2019). V porostních směsích se uplatňuje ekologická komplementarita těchto druhů – smrk efektivně využívá světlo a rychle roste v mládí, zatímco buk dokáže dlouhodobě přežívat ve stínu a postupně přebírat dominantní postavení v porostu (Pretzsch, 2003; Vacek et al., 2019). Smíšené porosty smrku a buku vykazují vyšší celkovou produkci biomasy a větší ekologickou stabilitu než monokultury, což je dáno efektivnějším využitím prostoru, světla a půdních zdrojů (Pretzsch, 2003; Hilmers et al., 2019). Směsi těchto druhů jsou odolnější vůči klimatickým extrémům, škůdcům a chorobám, což je zvláště významné v kontextu klimatické změny a zvyšujícího se rizika sucha či větrných kalamit (Pretzsch et al., 2012; Vacek et al., 2021). Kompetiční vztahy mezi těmito druhy jsou ovlivněny stanovištními podmínkami, zejména dostupností vody a živin (del Río et al., 2014). Smrk je citlivější k suchu a mělký kořenový systém jej činí zranitelnějším vůči výkyvům klimatu, zatímco buk je v tomto ohledu stabilnější a dokáže lépe čelit stresovým podmínkám, včetně epizod sucha (Pretzsch et al., 2012; Hilmers et al., 2019). Z pěstebního hlediska je optimální skupinové nebo hloučkovité smíšení, které umožňuje smrku udržet vitalitu (na stanovištích jemu přirozených) a zároveň využít stabilizačních a půdotvorných vlastností buku (Novák et al., 2017).

3.2 Struktura lesních porostů

3.2.1 Druhová struktura

Druhová struktura porostu vyjadřuje výčet druhů dřevin spolu s jejich zastoupením v porostu. Jak uvádí Crow et al. (2002) vzájemné koincidenci funkce lesních ekosystémů ovlivňuje majoritně právě druhová skladba společně s celkovou strukturou porostu. Druhové složení je ovlivňováno zejména biotopem, cyklem živin a v neposlední řadě mikrostanovištěm (Carvalho, 2011). Dále řadou abiotických faktorů, jako jsou světelné podmínky (Kunstler et al., 2005; Ishii, Asano, 2010), teplota (Lindner et al., 2010; Wagner et al., 2010), vlhkost (Arrieta, Suarez, 2005), topografie (Poleno et al. 2009; Vacek et al., 2015b), půdní podmínky (Kozlowski, 2002; Poleno et al., 2009). Kromě abiotických faktorů druhovou skladbu ovlivňuje i vegetační pokryv (Ulbrichová et al.,

2006; Bílek et al., 2014), škody zvěří (Ammer, 1996; Vacek et al. 2014a, 2014b) nebo konkurence mezi jednotlivými dřevinami (Cavard et al. 2011).

Porosty rozdělujeme na porosty smíšené (v porostu je zastoupeno více druhů dřevin) nebo porosty nesmíšené, kde se vyskytuje pouze jeden druh dřeviny (typické smrkové nebo borové monokultury) – (Pretzsch et al., 2015). Porosty dále můžeme dělit na jehličnaté a listnaté. Zastoupení jednotlivých dřevin porostu je definováno jako plošný podíl jednotlivých dřevin v porostu. Hlavní dřeviny mají zastoupení větší než 30 %, přimíšené 10–30 % a vtroušené do 10 % (Poleno et al., 2007). Smíšený porost je charakteristický náhodným rozmístěním jednotlivých dřevin na ploše. Dle Korpela (1991) rozlišujeme formu smíšení na jednotlivou, řadovou, pásovou, hloučkovitou, skupinovou, ostrůvkovitou nebo plošnou (Korpeľ, 1991). Druhová struktura je vyhodnocována na třech úrovních: druhová heterogenita, druhová vyrovnanost a druhová bohatost (Fabrika, 2005). Druhová heterogenita vyjadřuje druhovou bohatost i druhovou vyrovnanost (Shannon, 1948; Simpson, 1949). Druhová vyrovnanost popisuje relativní zastoupení jednotlivých druhů v porostu (Hill, 1973; Plelou, 1975). Množství jednotlivých druhů v daném porostu označujeme druhovou bohatost (Margalef, 1958; Menhinick, 1964).

3.2.2 Věková struktura

Věkovou skladbu porostu lze popsat rozdílem věků stromů jednoho nebo více druhů dřevin, které tvoří porost (Vilén et al., 2012). Toto věkové členění je vyjadřováno ve věkových stupních nebo třídách a jejich změny poskytují důležité informace zejména s ohledem na managment lesního porostu (Korpeľ, 1991). Základní typ členění dělí porosty dle věku na porosty stejnověké nebo různověké. Věková skladba ovlivňuje jak životnost, tak i mortalitu a tvoří tak důležitou populační charakteristiku (Průša, 1985; Vacek et al., 2007). Stabilní věková struktura různověkého přírodního lesa je typická zastoupení jedinců v nejmladších věkových stupních. Převážného zastoupení jedinců v nejstarších věkových stupních je tak dokladem stárnutí a ústupu populace (Průša, 1985). S ohledem na věkovou diferenciaci, růstové schopnosti jednotlivých stromů a druhů dřevin dochází v rozrůzněnosti růstu porostu. Ta má za následek rozdílnou tloušťkovou a výškovou strukturu porostu (Füldner, 1995). Dle vzhledu a zejména věku porostu se proto rozlišují jednotlivé růstové a vývojové fáze lesa (Poleno et al., 2007). Jednotlivé vývojová stádia a disturbanční procesy ovlivňují tloušťkové a výškové

rozdělení jednotlivých dřevin v porostu (Král et al., 2010). Velká variabilita věkové struktury se nachází v přírodních lesích s dominancí dlouhověkých stín tolerantních druhů (např. buku lesního, jedle bělokoré atd.) – (Trotsiuk et al., 2012). Minimální věková, a i druhová variabilita se nachází ve stejnověkých monokulturách.

3.2.3 Prostorová struktura

Prostorová struktura porostu je hodnocena v horizontálním a vertikálním směru. Horizontální struktura porostu je posuzována z pohledu hustoty porostu, zakmenění a zápoj porostu. Na vertikální strukturu porostu je pohlíženo z pohledu jednotlivých porostních pater (jednoho nebo více) nebo porostních vrstev (Vacek, 1982; Vacek et al., 2010). Dále lze rozlišit nepravidelnost uvnitř korunové vrstvy, vertikální a horizontální rozrůzněnost (mozaikovitost) na úrovni porostu (Schütz, 2002). Správným managementem lesních porostů lze přispět ke zvýšení diverzifikace ve všech zmíněných úrovních (Poleno et al. 2007b; Vacek et al., 2015). Horizontální rozmístění stromů je ovlivňováno zejména způsobem a postupem vzniku porostu. Menší roli pak hraje redukce počtu stromů přirozeným vylučováním a cílevědomým zásahem lesního hospodáře (Průša, 2001; Poleno et al., 2007b). Pro studium horizontální struktury porostu jsou často používané distribuční indexy založené na vzdálenosti jednotlivých stromů k jejich nejbližšímu sousedovi (Clark, Evans, 1954). Významně jsou také využívány distribuční indexy založené na vzdálenosti mezi náhodně vybraným bodem a aktuálními pozicemi stromů (Hopkins, Skellam, 1954; Plelou, 1959; Mountford, 1961). Jak uvádí Assunção (1994) pro studium horizontální struktury se využívají i distribuční indexy kalkulující s úhly mezi nejbližšími sousedními stromy. Nejnovější způsoby zjišťování prostorového rozmístění stromů využívají prostorovou statistiku. Díky distribučním funkcím vyjadřují horizontální strukturu průběžně (Ripley, 1977; Penttinen et al., 1992).

Dle Průši (1985) ovlivňuje vertikální strukturu porostu zejména věk stromů, následně pak různá růstová rychlost jednotlivých druhů stromů a konečně i jejich cenotické vztahy na daném stanovišti. Podle těchto charakteristik zaujímají stromy buďto trvalé nebo dočasné postavení v porostních vrstvách. Vertikální struktura je variabilně měnitelná, a to převážně zvolenými pěstebními postupy (Průša, 2001). Úrovňové probírky efektivně rozrůzňují postavení stromů v rámci korunové vrstvy. Pomocí výběrných principů v maloplošném podrostním hospodářství či výběrným

hospodářským způsobem lze docílit na vhodných stanovištích trvalou vertikální diferenciaci porostu (Korpeľ et al., 1991).

3.2.4 Genetická struktura

Genetická struktura lesních porostů představuje klíčový aspekt stability a adaptability lesních ekosystémů (Paule, 1992). Tato struktura je určena frekvencemi alel a genotypů v populacích lesních dřevin a je výsledkem dynamických procesů, které probíhají pod vlivem proměnlivých ekologických podmínek a působení mikroevolučních faktorů, jako jsou selekce, mutace, migrace, izolace a náhodné změny (Müller-Starck et al., 2015). Genetická struktura není statická – v čase se vyvíjí v závislosti na přirozených procesech i na zásazích člověka – umělé selekce, přenosů reprodukčního materiálu nebo šlechtitelských postupů (Piotti et al., 2013).

Zásadním cílem trvale udržitelného lesního hospodářství je zachování vysoké genetické diverzity v populacích lesních dřevin a široké variability používaného reprodukčního materiálu. K tomu slouží zejména využívání autochtonních populací domácích druhů, které jsou zdrojem pro přirozenou obnovu i šlechtění (Gömöry, Longauer 2014; Ratnam et al., 2014). Genetická diverzita je základním předpokladem schopnosti populace adaptovat se na měnící se podmínky prostředí, včetně klimatických změn, výskytu škůdců či chorob (Kremer et al., 2012; Boden et al., 2021).

Biodiverzita lesních ekosystémů je komplexní pojem zahrnující úroveň ekosystémovou, druhovou i vnitrodruhovou (genetickou). Právě vnitrodruhová diverzita je v rámci genetické struktury populací definována spektrem alel a genotypů, což je zvlášť významné u dlouhověkých druhů, jako je buk lesní (Michal et al., 1992; Hrivnák et al., 2017). U buku je většina genetické variability koncentrována uvnitř populací, zatímco rozdíly mezi populacemi jsou minimální, což je dáno efektivním genovým tokem, zejména prostřednictvím pylu, který se šíří na velké vzdálenosti a brání výraznější diferenciaci (Rajendra et al., 2014; Sjölund a Jump, 2015).

Genetická struktura bukových porostů je výsledkem interakce mezi genovým tokem, selekcí a prostorovou izolací. Buk vykazuje značnou ekologickou plasticitu, což mu umožňuje adaptovat se na širokou škálu stanovišť a podmínek (Geßler et al., 2007; Vacek et al., 2019a). Tato adaptivní genetická diverzita je klíčová pro odolnost vůči klimatickým stresům, jako je sucho či mráz (Cocozza et al., 2016; Aranda

et al., 2018;). Fragmentace stanovišť a lesnické zásahy mohou vést k redukci genového toku, zvýšení inbreedingu a selekčnímu posunu ve prospěch určitých fenotypů, což může negativně ovlivnit dlouhodobou stabilitu a vitalitu porostů (Poleno et al., 2009; Paffetti et al., 2012; Fuchs et al., 2020). S postupující klimatickou změnou navíc vzrůstá význam zachování genetické diverzity jako zásobárny adaptačního potenciálu pro budoucí generace lesních dřevin (Alberto et al., 2013; Fady et al., 2016).

3.3 Vývoj lesních porostů

3.3.1 Obecné zákonitosti vývoje lesa

Dle Pretzsche (2009) je vývoj lesa typický strukturálními změnami v průběhu času. Tyto změny se odvíjejí od přírodních disturbancí a antropogenních vlivů (Pretzsch, 2009). Dynamika lesního porostů je popisována jako určitý vývojový cyklus stromových kohort. Leibundgut (1993) tento proces popisuje od regenerace porostu přes úspěšné odrůstání, dorůstání, dospělost, stárnutí až do rozpadu a zpět k obnově porostu. Znalosti o spontánních vývojových procesech přírodního lesa jsou důležité pro pochopení funkcí lesa jako ekosystému (Cobb et al., 2017), i když převážná část lesů byla kvůli lidské činnosti značně pozměněna (Barbero et al., 1990). Pro pochopení těchto procesů a dynamiky lesních ekosystémů jsou příhodné zejména postupy přírodě blízké obhospodařování lesů v podmínkách bez zásahu člověka (Korpel´, 1995; Poleno et al., 2007; Trotsiuk, 2012).

Z pohledu fylogenetického vývoje jsou lesy druhově bohaté a stabilní ekosystémy. (Waring, Schlesinger, 1985). Disturbance jako proces rozrušování a následné obnovy porostů přírodních lesních ekosystémů, je připisován k malému vývojovému cyklu lesa (Seidl et al., 2014). K pochopení přírodních lesů a jejich jsou důležité ekologické znalosti původních dřevin. Důležitý je také produkční predispozice každé jednotlivé dřeviny v hospodářském lese (Dieler et al., 2017). Mezi nejdůležitější středoevropské klimaxové dřeviny můžeme zařadit buk, jedli a smrk (Poleno, 1994).

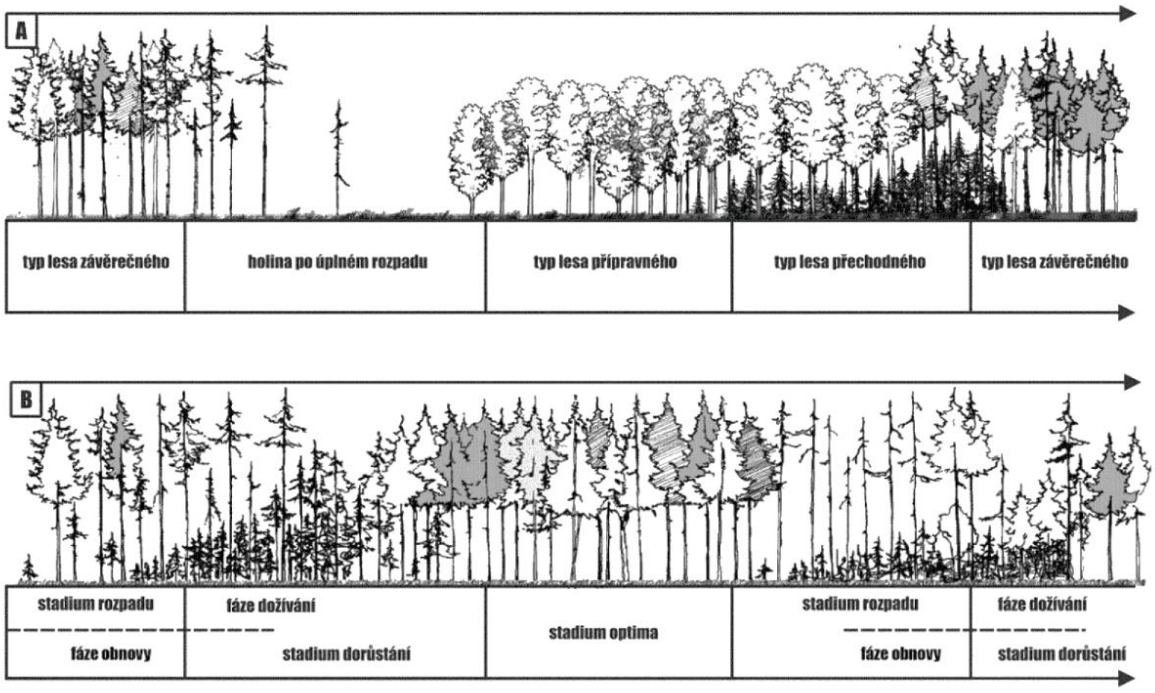
Vývojový cyklus přírodního lesa se cyklicky vyvíjí tzn. střídají se jednotlivá vývojová stádia a fáze. Při průběhu se v různé míře a s různou intenzitou využívá produkčního a růstového prostoru. Vývojový cyklus je výrazně měněn jak v horizontální, tak i

vertikální struktuře (Gratzer et al., 2004; Pretzsch, 2009). Jak uvádí Veblen (1992) a Korpeľ (1995) přírodní lesy mírného pásma vytváří základní rámec časové a prostorové dynamiky lesních ekosystémů. Kromě textury těchto lesů je význačné poznání využití růstového prostoru korunami stromů daných dřevin (Jucker et al., 2015). Tuto důležitost je třeba brát s ohledem na jejich stav a vývoj biomasy (Houghton, 2005). Pro výzkum přírodních zákonitostí a procesů jsou přírodní lesy jedinečné objekty výzkumu, a to zejména ty, které jsou v podstatě neovlivněné antropogenními činnostmi (Korpeľ, 1995; Brang, 2005; Vacek et al., 2010).

Ekologicky podložené a ověřené poznatky pocházející právě z informací o struktuře a vývoji přírodě blízkých lesů, jsou aplikovány ve formě přírodě blízkého obhospodařování lesů na kulturně pozměněné lesní porosty (Lewis et al., 2019). Pro vhodný lesnický management je podstatné vyhodnocení strukturální a druhové diverzity těchto porostů. V této sounáležitosti stojí tvorba funkčně integrovaných lesů. Jak uvádí Saniga a Schütz (2002) právě díky těmto koncepcím se vytvářejí stabilní, strukturované a vitální, lesní porosty, které budou do budoucna plnit ekologické, produkční a environmentální funkce lesa.

3.3.2 Vývojové cykly přírodních lesů

Vývojové cykly přírodních lesů představují dynamické systémy. Jejím charakteristickým rysem jsou permanentní cyklické změny. V minulosti bylo vytvořeno mnoho vývojových klasifikací, které mají svůj základ ve skladbě porostu, růstových fázích, struktuře porostu nebo jeho fyziologických vlastnostech (O´Hara, 1996). Mezi základní koncepty popisující dynamiku přírodních lesů můžeme zařadit malý a velký vývojový cyklus (Korpeľ 1995; Obr. 1.), dále pak vývojový model podle Angelstam, Kuuluvainen (2004) nebo dle Oliver, Larson (1996). Sumární zhodnocení změn v porostu v přírodním lese lze popsat následujícími cykly. Velky vývojový cyklus lesa jako první cyklus je charakteristický sekundární sukcesí, která se rozprostírá na velké ploše řádově na několika hektarech a časově v rozpětí desetiletí. Malý vývojový cyklus, jako druhý cyklus lesa, probíhá v rámci klimaxu na malých plochách a v časových periodách staletí (Korpeľ, 1991; Poleno et al., 2007).



Obr. 3. Velký a malý vývojový cyklus lesa (Vacek et al., 2007).

Vznik lesa jako biocenózy je dlouhodobý proces. Půdní a klimatické podmínky, které se právě na tomto procesu podílejí, působí v dlouhodobém časovém měřítku. (Podrázský, 1999). Vznik lesa není tedy momentálním odrazem prostředí ani stanoviště, ale spíše vychází z historického působení těchto procesů na souboru druhů a stanoviště (Svoboda, 1953).

Velký vývojový cyklus lesa

Velký vývojový cyklus je dán převážně velkoplošným rozpadem lesních porostů, z důvodů silných a plošně významných disturbancí. Začátek vývoje nových porostů je dán vznikem velkých holin. Tento vývoj je popsán třemi základními fázemi (Barnes et al., 1998). V přípravné fázi sekundární sukcese se rychle šíří a uchycují světlomilné (tzv. pionýrské) druhy dřevin (břízy, olše, topoly, osiky, jeřáby, vrby nebo borovice) a formují tzv. přípravný les (Vacek et al., 2009). Tyto pionýrské dřeviny přípravného lesa mají specifické vlastnosti. Velmi rychlý růst v mládí, častá a bohatá fruktifikace a v neposlední řadě excelentní přizpůsobivost místním podmínkám, předurčují tyto dřeviny k osidlování extrémních stanovišť (Korpeľ, 1995). Nevýhody pionýrských dřevin jsou zejména: krátká životní amplituda a silná náročnost na světelný požitek. Tyto vlastnosti jsou snižují konkurence schopnost oproti klimaxovým dřevinám

(Shimano, 2000). Klimaxové dřeviny je v pozdější fázích vytlačují pionýrské dřeviny a zaujímají jejich pozice v porostním prostředí (Pickett, White, 2013). V přechodovém stádiu se začínají prosazovat stín tolerující dřeviny (buk, smrk, jedle), které následně využívají spodní růstový prostor přípravných dřevin. Pionýrské dřeviny jsou následně nahrazovány právě dřevinami, které jsou schopny efektivněji využít mikroklimatické podmínky místního stanoviště. Tento proces je uskutečňován podrůstáním pionýrských dřevin (Chapman et al., 2006), probíhá většinou velice pomalu (i několik staletí) – (Matuszkiewicz et al., 2013). Nahrazování přípravných dřevin bývá omezeno např. reprodukcí semenného materiálu klimaxových dřevin (Bellemare et al., 2002), dále pak typem opadu, ekologickými a půdními podmínkami prostředí (Hermy, Verheyen, 2007). V závěrečném stádiu lesa dominují klimaxové dřeviny, které se nejlépe adaptovaly na lokální stanoviště. Tuto adaptabilitu popisuje Košulič (2010) jako předem danou selekci a fixaci jednotlivých generací na mikrostanovištní podmínky. Semenná produkce klimaxových dřevin nastupuje v pozdějším věku a je nepravidelná vůči pionýrským dřevinám. Transportní vzdálenost semen od mateřských porostů je s ohledem na jejich váhu a velikost omezena (Poleno et al., 2007). Typické přednosti klimaxových dřevin se nacházejí v jejich odolnosti vůči klimatickým extrémům, v pomalém růstu v mládí a pozdní kulminací přírůstu ve vyšším věku. Tyto dřeviny jsou typické dlouho trvající životaschopností (Vacek et al., 2010). Akumulace biomasy, včetně charakteru a kvality opadu, je ovlivňována kompetičním vývojem dřevin stínomilných a slunomilných. V neposlední řadě je ovlivňován i koloběh živin (Jacob et al., 2010; Harmon et al., 2013). Výsledná dřevinná skladba následně odráží vlastnosti daného prostření. Závěrečné stádium je finální částí velkého vývojového cyklu lesa (Poleno et al., 2007).

Malý vývojový cyklus lesa

Malý vývojový cyklus lesa byl popsán na principu vývoje etáží přírodě blízkých smíšených lesů (Leibundgut, 1993; Otto, 1994; Korpeľ, 1995). Probíhá v klimaxové fázi (Vacek et al., 2007) na plochách cca od 0,3 do několika ha. Délka vývojového cyklu odpovídá velikosti celkové plochy jednotlivých stádií, a vychází z druhového složení a místních podmínek. Podlaski (2004) doplňuje, že jeho trvání bývá od několika let až po několik stovek let. Charakteristický je také vývoj v poměru živého a odumřelého dřeva, který se v jednotlivých stádiích mění (Šamoni a Vrška, 2007). Jednotlivá stádia označujeme jako stádium rozpadu, dorůstání a optima či zralosti

(Korpeľ, 1982). Každé stádium má vlastní strukturu a odpovídá určitému stupni vývojového cyklu přírodě blízkých lesů (Ellenberg, Leuschner, 1996; Jaworski, 1997). Z práce Leibundgut (1959) byly jednotlivé fáze až do 90. let 20. století klasifikovány pouze vizuálně. Až Podlaski (2004) po podrobnějším vyhodnocení specifik určil dílčí fáze jednotlivých stádií.

Stádium dorůstání má fázi obnovy, selekce, vícevrstevné struktury a jednovrstevné struktury s autoredukcí, na niž navazuje fáze poklesu. Ve stádiu rozpadu rozlišujeme fázi obnovy, dvouvrstevné struktury, vícevrstevné struktury a selekce. K vyhodnocování jednotlivých částí vývojových cyklů se dají i přesnější metody vyhodnocování (Šamonil, Vrška, 2007). Příkladem mohou být např. dendrochronologické analýzy (Podlaski, 2004), statistické metody (Podlaski, 2006; Vacek et al., 2010) či metody opakovaného měření studovaných porostů (Vrška et al., 2006; Jaworski, Podlaski, 2007), kdy se velmi dobře zachycuje dynamika stromových pater. Jednotlivé fáze a stádia jsou výrazně odlišné (Poleno et al., 2007), právě proto je dynamika určujícím faktorem (Šamonil, Vrška, 2007). Stadiu dorůstání se vyznačuje vznikem nové generace. Nový jedinci naplno využívají své růstové schopnosti (Vacek et al., 2007). Snižuje se objem odumřelého dřeva, a naopak se zvyšuje objem dřeva živého (Šamonil, Vrška, 2007). Během tohoto stadia je výstavba nejvíce výškově, věkově, tloušťkově a prostorově rozrůzněna (Korpeľ, Saniga, 1993). Hlavním znakem tohoto stádia je početné zastoupení stromů ve spodní nebo střední etáži, dále pak vysoký stupeň zápoje, nízká mortalita v horní etáži a celková vysoká vitalitou stromů. Průměrných hodnot dosahuje početnost stromů a s ní i zásoba dřeva v porostu. Mezery v porostním zápoji, vzniklé odumření stromů staré generace z předcházejícího vývojového cyklu, jsou velmi rychle zapojovány. Závěr stádia dorůstání, které následně přechází do stádia optima, je typický výškovou nivelizací i jinak rozrůzněných porostů (Poleno et al., 2007).

Stádium optima má nejvyšší objemovou zásobu, a minimální objem odumřelého dřeva (Šamonil, Vrška, 2007). Životnost jednotlivých dřevin převyšuje dobu jejich výškového přírůstu, vzniká tak vyrovnaný porost a diferencovanými tloušťkami. Věková rozdílnost může dosahovat až 200 let (Korpeľ a Saniga, 1993). Stádium optima je charakteristické stromy nejsilnějších stromových tříd, následně velmi malý počtem jedinců na ploše a částečně rozvolněným zápojem. Vzhledově se stádium optima

připomíná zapojený hospodářský les s téměř homogenní výstavbou porostu (Poleno et al., 2007).

Stádium rozpadu je řazeno do závěrečného stádia malého vývojového cyklu lesa. V této fázi dochází ke snížení porostní zásoby živých stromů, a naopak k nárustu objemu mrtvá dřeva (Šamonil, Vrška, 2007). Nový jedinci nahrazující staré odumírající stromy nejsou schopni svým přírůstem nahradit objem odumřelého dříví. Prostorová struktura se v této fázi dynamicky mění a vyvíjí, vytvářejí se hloučky a skupinky stromů, které jsou prokládány světlinami atd (Poleno et al., 2007; Diaci et al., 2012). Původní dominance staré porostu přestává platit naopak zvyšuje se význam nově nastupující generace mladého porostu. Malý vývojový cyklus se tak uzavírá a porost se znova dostává na počátek studia dorůstání (Vacek et al., 2007).

3.3.3 Dynamika bukových lesů

Drtivá část lesních porostů nacházejících se na Evropském kontinentu byla ovlivněna lidskou činností (Vanbergen et al., 2005). Z tohoto důvodu nyní nacházíme pouze fragmenty lesních porostů, které můžeme označit za původní les, tj. prales (Seidl et al., 2014; Holec et al., 2015). U takovýchto lesních ekosystémů je dynamika změn popsána např. velkým a malým vývojovým cyklem (Korpeľ, 1995). Přírodě blízké lesy, charakteristické svou původní dřevinnou skladnou, velice diferencovanou horizontální a vertikální strukturou, se na území České republiky vyskytují pouze z 1,1 % z celkové plochy (Vanbergen et al., 2005) Přírodní lesy např. na Slovensku tvoří kolem 5 % z celkové plochy lesa (Šmelko et al., 2008). Právě z důvodů nedotknutelnosti a zachovalosti těchto přirozených ekosystémů je jim věnována stále větší pozornost (Scherer-Lorenzen et al., 2005). Přírodní lesy jsou ideální objektem pro výzkum, zejména věkové, prostorové a druhové struktury (Commarmot et al., 2013; Nagel et al., 2013). Právě díky těmto studiím jsme schopni pochopit jednotlivé principy a funkční závislosti, které jsou následně využity k racionalizaci lesního hospodaření. Studium smíšených a bohatých porostů v dnešní době má stále zvyšující se význam, zejména v kontextu právě probíhající klimatické změny a abiotických a biotický disturbancí (Bolte et al., 2010; Pretzsch et al., 2010; Pretzsch, Schütze, 2014). Různé druhy disturbancí se také vyskytují v přírodních lesích, ale svou pestrostí a diverzitou jsou schopny těmto nepříznivým tlakům odolat a stále existovat (Angelstam, Kuuluvainen, 2004; Štefančík, Bošeľa, 2014).

Změna druhové skladby lesních porostů, z důvodů nedostatků dřevní suroviny, vytvořila v lesích nerovnováhu, kterou se snažíme v současnosti zvrátit (Tomášková, 2004). Buk jako původní dřevina vyskytující se na našem území má o 32 % menší zastoupení než po poslední době ledové (Vacek et al., 2018). A díky další faktorům jsou bukové porosty vystavené silnému stresu. Ten je způsobován zejména kyselými depozicemi CO_2, SO_2, expozicemi O_3, extrémním suchem, velmi nízkými teplotami, silnými větry a také často nevhodnými půdními podmínkami (Buttoud, 2000; Bridgman et al., 2002; Kärenlampi, Skärby; Gallo et al., 2014) Všechny tyto vlivy společně s kontinuálními antropogenními zásahy působí změnu bukových porostů.

Při bližším zkoumání dynamiky bukových porostů, v co nejpřirozenějších podmínkách, docházíme ke zjištění cykličnosti tří mozaikovitých vývojových stádiích v dlouhodobém časovém horizontu, které jsou specifické diferencovanou vertikální strukturou (Rademacher et al., 2004). Jedním z rysům těchto bukových porostů je vysoká strukturální bohatost (Dierschke, 1990). Mezery v porostech, vyvolené pádem přestárlého stromu vyvolávají několik efektů (Kenderes et al., 2008) S uvolněným prostorem je spjat zvýšený přísun srážek do nižších vrstev až k samotnému půdnímu horizontu. Spolu se srážkami a osluněním se mění i cirkulace větrných proudů (Poleno, Vacek, 2011). Stávající bukový porost, se kromě nové generace vyvíjející se v prostorách po odumřelém jedinci, intenzivně růstově vyvíjí. Jedinci přirůstají zejména tloušťkově, ale i výškově (Dittmar et al., 2003). Bukové porosty ve stádiu optima mají plný zápoj, plné zakmenění s velmi omezenou přízemní vegetací (10–40 % max.) – (Rademacher et al., 2004). Bukové porosty s plochou přes 70 ha se vyvíjejí jako plošně kontinuální porosty, a kvantitativně i kvalitativně se výrazně neliší (Juchheim et al., 2017). Malé bukové fragmenty porostů i přesto vykazují vysokou strukturální bohatost. I tyto malé ostrůvky, nacházející se ve větších intenzivně obhospodařovaných porostech významně přispívají ke zlepšení biodiverzity a stability lesních porostů (Nocentini, 2009; Heiri et al., 2009; Brunet et al., 2010; Schall et al., 2018).

3.4 Obnova lesa

3.4.1 Obnovní způsoby

Obnova lesa, spočívající v procesu nahrazení stávajícího porostu novou generací lesních dřevin, při komplexní aplikaci pěstebních opatření. Je vnímána jako základní

atribut pěstování lesa (Duda, 1995), a souvisí s použitím určitého hospodářského způsobu, který je specifický jednotlivými těžebně-obnovnými postupy. Hospodářský typ lesa je tedy výsledkem uplatnění určitého hospodářského způsobu (Greduš, 1976).

Hospodářské způsoby v principu odpovídají obnovním způsobům (podrostní, násečný, holosečný, výběrný, jak je definuje vyhláška č. 298/2018 Sb., o zpracování oblastních plánů rozvoje lesů a o vymezení hospodářských souborů). Obnovní způsob, který obsahuje způsoby výchovy a péče o porosty, je nejvýznamnějším prvkem a charakteristikou hospodářského způsobu. Simon a Vacek (2008) rozdělují obnovní způsoby, které bývají často různě kombinovány a diferencovány, takto:

a) Celoplošná obnova:

- holá seč, kdy se na velké ploše vykácejí všechny stromy,
- clonná seč, kdy se na velké ploše vybírají stromy k těžbě postupně, zpravidla rovnoměrně po celé ploše;

b) Maloplošná obnova, těžba probíhá na početných malých ploškách v porostu, které se zvětšují až se spojí v jednu plochu (Jeník,1994). Obnova na ploškách probíhá jako:

- holá seč (kotlíkovou, pruhovou),
- clonná seč,
- násek (pruhová seč spojující holosečný a clonný postup);

c) Výběrný způsob je prováděn nepravidelný výběr jednotlivých stromů (Frank et al., 1978):

- výběrná seč (výběrný les s nepřetržitou dobou obnovní),
- pomístně skupinovitě clonný způsob (s uplatňováním výběrného principu s dlouhou obnovní dobou – kolem poloviny doby obmýtí) (Mráček, 1989).

Při spojením různých druhů sečí se vytvářejí různé kombinované obnovní způsoby. Tyto obnovní cíle se aplikují s ohledem na dosažení určitého obnovního cíle, které koresponduje se zásadami ochrany lesa, kdy se využívá racionální a šetřivý způsob těžby i vyklizování vytěženého dřeva (Remeš et al., 2010).

V komplexu pěstebního cíle obnova lesa představuje pouze jednu část dílčích úkolů (Simon, Vacek, 2008). Pro stanovení pěstebního cíle ve smyslu jeho správného definování, s přihlídnutí k účelné obnovní technice, je velmi důležitá hluboká analýza stavu porostu, resp. zhodnocení současných a předpokládaných cílů včetně

provozních možností (Vacek et al., 2009). Schématické řešení nepřináší vždy exaktní výsledky bez větších ztrát, a proto je vhodné vytvoření specifického přístupa pro každé stanoviště i porost (Jauss et al., 2020). K místním podmínkám prostředí nebývá kladena významná pozornost, a to z důvodů příliš velkých pracovních úseků a mnohdy i kvůli zbytečnému administrativnímu zatížení (Poleno et al., 2009).

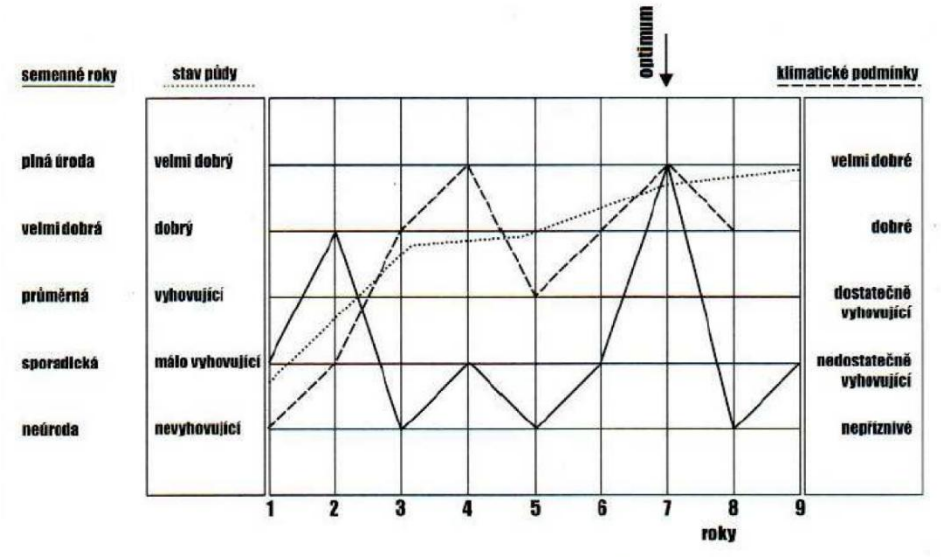
3.4.2 Předpoklady přirozené obnovy

Přirozená obnova jako prvek dynamiky lesních ekosystémů je dle Dobrowolské (1998) a Palucha (2005) náhodný jev, který závisí na mnoha faktorech a jejich kombinacích. Mezi takové faktory zařazujeme individuální biometrické vlastnosti každé dřeviny (Kershaw et al., 2016), jejich zdravotní stav, historii užívání krajiny a i, v dnešní době, silný vliv býložravců. Mezi klíčové prvky při obnově stromové složky v porostu lze zařadit: druhovou, věkovou a výškovou strukturu lesních porostů (Husch et al., 2002). Stabilita a funkčnost lesních porostů je dána také regenerační schopností jednotlivých dřevin v porostu (Vacek et al., 2009).

Pro úspěšné uchycení obnovy je potřeba přítomnost několika faktorů v jeden přesný moment, a to za příznivé konstelace stanovištních podmínek (Jarčuška, 2009; Barna, 2011). Pro zmlazení určitého druhu dřevin je podstatná její přítomnost v porostu, resp. její semenný opad. Hospodářský způsob podrostní je uváděn jak jeden z nejpříhodnější obnovních způsobů pro uchycení semenáčků pod mateřským (Raymond et al., 2009). Vzetí semenáčků a jejich následné přežití je dáno ideálním stavem půdy (vhodného klíčního lůžka), to je zabezpečováno biologickou přípravou půdy, která je spojována s cílenou těžbou dříví, při které se snižuje zakmenění a zápoj, zvyšuje se přísun světla a vody do spodních partiích porostu (Vacek et al., 2020b). Mechanická příprava půdy se využívá v lokalitách, kde biologická příprava půdy je nedostatečná, a to formou rozrušování půdního krytu mechanizací (přirozená stanoviště lužní a borová) – (Kubin, Kemppainen, 1994). Příprava půdy je vzpjatá s obnovím způsobem a novou nastupující generací dřevin. Rychlost rozpadu hrabanky, vývoj humusu a s tím spjatý vznik přízemní vegetace je dán způsobem obnovní těžby (Vacek, 1981). Proti vysychání semen je důležité jejich zakrytí tenkou vrstvou minerální půdy (León-Lobos, Ellis, 2002).

Dalšími předpoklady pro uchycení přirozené obnovy jsou vhodné klimatické podmínky – porostní klima a porostní povětrnost. Opad semen, vzdálenost doletu, ale i vzetí semenáčků závisí právě na těchto porostních předpokladech (Bellemare et al., 2002).

Mezi důležité aspekty vzniku přirozené obnovy je výskyt semenného roku, který bývá lesním hospodářem jen velmi těžce ovlivnitelný. Přirozená obnova úspěšně vznikne tehdy, pokud se všechny faktory a podmínky střetnou v jeden čas (Vacek et al., 2009).



Obr. 4. Příznivé podmínky přirozené obnovy lesa a vznik příznivé časové shody všech základních předpokladů pro vznik náletů. (upraveno podle Wanselow 1949 in Poleno et al., 2009).

3.4.3 Specifika přirozené obnovy

Přirozená obnova je specifická delší dobou vzniku oproti obnově umělé (Šmelková, Šmelko, 2011). Vzniká již při správné načasování fruktifikace mateřských porostů a končí dosažením růstové fáze mlaziny. Velmi podstatná je návaznost přirozených procesů na sebe, které pak tvoří jeden společný sled (Vacek et al., 1995). Pro přirozenou obnovu jsou vhodnější chladné oblasti, ve středních a vyšších polohách, kde se vyskytuje i více srážek. Tyto na srážky příznivější lokality jsou pro dosažení a vývoj přirozené obnovy snazší (Borghetti, Giannini, 2001). Vliv slunce a větru je zde příznivější oproti nízko položeným nebo exponovaným lokalitám (Fischer, Lindner, 2002). Uchycení přirozené obnovy je nejsnazší na edafické kategorii kyselé (K). Kyselá kategorie je zároveň základní kategorií ekologické řady, která je nejrozšířenější v ČR,

a to právě kvůli menšímu zabuřeňování půdy (Vacek et al., 2009). Jedním z problémů je přirozená obnova stanovištně nevhodných dřevin, velmi často se k těmto dřevinám přistupuje negativně, což je na místě, pokud se jedná o invazivní nepůvodní dřeviny (Mansourian, 2005). Nepůvodní dřeviny mohou najít využití v podobě tzv. zápojných dřevin. Nežádoucí nálety původních dřevin lze uvést nálety smrku v nižších vegetačních stupních, s příměsí buku, jedle, javoru, modřínu, borovice apod. Tyto porosty v souvislosti s kůrovcovou kalamitou (Berec et al., 2013), větnou kalamitou (Brázdil et al., 2018) či z dalších důvodů biotických a abiotických, bývají nahrazovány přirozenějšími smíšenými porosty, odpovídají přirozeným podmínkám. Dřeviny jako modřín, borovice i javor mléč dokážou postupně předrůstat cílové dřeviny. Při přerůstání žádoucí dřeviny může docházet k jejímu pohlcování, proto se pak tyto nevhodné dřeviny z porostů vyřezávají. Potlačení výskytu těchto dřevin je dáno v omezení jejich vzniku či přežívání (Klimo et al., 2000). Např. takové omezení může spočívat v nedostatečném přísunu vody a světla (udržení horní etáže ve vysokém zápoji). Tento prostor je následně využit dřevinami stinnými jako je například jedle či buk (Saniga, Balanda, 2008). Při nedostateční oslunění dochází u nežádoucích dřevin k redukci počtu jedinců či snížení přírůstu. Stinné dřeviny mají naopak vysoké toleranci k zastínění a po prvním zásahu lesníka budou již předrůstat nálety nežádoucích dřevin samy (Korpeľ et al., 1991). Na lokalitách sušších je konkurenční boj přesunut spíše o vodu a živiny, než o světelný požitek (Bolte, Villanueva, 2006). Na těchto stanovištích mají slunomilné dřeviny výhodu oproti stínomilným dřevinám, která vychází z jejich tolerance k zastínění (Thorn et al., 2019).

3.4.4 Výhody a nevýhody přirozené obnovy

Hlavní výhodou přirozené obnovy je zachování autochtonních, ale i alochtonních (nepůvodních populací na daném území), které jsou pro stanoviště geneticky osvědčené (Kleinschmit et al., 2004). Nepůvodní dřeviny neznamenají nevhodné dřeviny pro dané stanovištně. Jestli je alochtonní dřevina vhodná pro určité stanoviště, je dáno jejím vzrůstem, vitalitou a také produkcí (Vacek et al., 2020a). Přirozená obnova pocházející pouze z kvalitního reprodukčního materiálu dřevin, které se na těchto stanovištích nacházejí, vylučuje použití reprodukčního materiálu ze stanoviště nevhodného, získaného s řadou nejistot při jeho nákupu (Korpeľ et al., 1991; Vacek et al., 2020a). Další výhodou je velmi dobrá adaptabilita přirozené obnovy na mikroklimatické podmínky prostředí. Toto přizpůsobení nelze jinak docílit (Vacek et al.,

2015). Velkou výhodou je zachování vysoké genetické diverzity populací (Vacek et al., 2009). Dále pak nerušený růst a vývoj semenáčků na přirozených stanovištích. Nezasahování do kořenového systému oproti sazenicím, to zajišťuje lepší mechanickou stabilitu a zakořenění než vysazené kultury (Mauer, 2005). Následuje péče o mlaziny. Výběr při pěstebních zásazích je v hustých mlazinách bezproblémový. Dochází zde k autoredukci velkého počtu jedinců na lokalitě – značný podíl asi 80–90 % je vyselektován. Tato pěstební racionalizace snižuje náklady na výchovu (Reininger, 1992). Dále je možnost získání náletových semenáčků, které je možné využít k zaškolkování a vytvoření tak krytokořených nebo prostokořených sazenic. Nebo se semenáčky dají použít k přímé výsadbě do mezernatého porostu (Kantor, 2001). Přirozenou obnovou se dají ušetřit náklady za sadbu nebo síji. Značná úspora se jeví i s ohledem na přípravu půdy a vylepšování mezer (Ambrož et al., 2015). Při předpokládaných vysokých počtech přirozené obnovy je i menší škoda způsobená zvěří (Motta, 1996). Dále se dá zvýšit hodnotový přírůst prosvětlovaného porostu, s ohledem na předchozí podrostní, výběrné a výstavkové lesní hospodářství (Bolte et al., 2009). Tento přírůst také poskytuje ochranu citlivějším dřevinám (jedli, buku, javoru) oproti nepříznivým klimatickým podmínkám (Ammer et al., 2008).

Mezi nevýhody přirozené obnovy můžeme označit nepravidelnost fruktifikace jednotlivých stromů (Vacek et al., 2018). Variabilita semenných roků jednotlivých dřevin častokrát znemožňuje úspěšnou přirozenou obnovu v každém roce (Vacek Mareš, 1984). Pravidelně každý rok plodí javory, břízy, lípy, habry a olše. Modřín a borovice mívají semenný rok každý druhý rok. U ostatních dřevin bývají semenné roky delší. Slabší úroda bývá v mezidobý mezi semennými roky, menším počte semen znamená i menší přirozenou obnovu. Silné semenné roky nejsou pro vznik náletu také velmi vhodné. Dle práce Gömöry et al. (1998) přehoustlé porosty mají problém s prořeďováním, i když je jejich genetická variabilita vysoká. Podpora přirozeného zmlazení ve formě autoredukce tkví v pomalém postupu uvolňování náletů (Mareš, Vacek, 1984). Mezi další problém můžeme zařadit nerovnoměrnost hustoty náletu. Dle specifických mikrostanovištních podmínek mohou vznikat přehoustlá místa, i mezery, které je nutné doplnit (Schwartz et al., 2013). Při zanedbání tohoto doplnění následně dochází ke snižování kvality okrajových stromů, které pak mají jednostranně zavětvenou korunu (Kantor, 2001). Mezi další nevýhodu přirozené obnovy lze zařadit pouze obnovu těch druhů dřevin, které se v mateřském porostu nacházejí (Poleno et

al., 2009). Pro změnu druhové skladby je pak umělá obnova nenahraditelná. V druhově bohatých lesích ale i v smrkových monokulturách se občas nacházejí semenáčky druhů, které se dostaly do porostu z jiných míst (Sagwal, 2020). Tento transfer je realizován pomocí ptáků, hrabošů či veverek ale i mravenců (Gorb et al., 2000). Velké množství tzv. náletů bývá v místě, kde se nacházejí různé druhy dřevin pohromadě. Břízy, javory, topoly, ale i jasany dokáží transportovat svá semena na velkou vzdálenost pomocí vzdušných proudů (Nathan et al., 2002). U těžkých semen dubu a buku hraje roli terén. Díky sklonu jsou schopny se samovolně přemisťovat, ale jen na omezenou vzdálenost. K transportu semen pomáhá voda a při silných srážkách i půdotok (Vacek et al., 1996). K nasemenění stačí převážně jeden zástupce (javor, buk, modřín či borovice), a v nejbližším okruhu bývá zastoupení přirozené obnovy vysoké (Poleno et al., 2009).

3.5 Výchova a management lesních porostů

3.5.1 Zásady a cíle výchovy

Za výchovu lesních porostů lze považovat systematicky, opakovaně a záměrně ovlivňující zásahy do růstového a vývojového procesu jednotlivých stromů, skupin nebo celých porostů (Štefančík, 2013). Tyto záměrné zásahy jsou vykonávány s ohledem na stanovené provozní cíle lesního hospodaření. Výchova lesních porostů začíná již záhy u nejranějších růstových fází, pokračuje přes fázi mlazin, tyčkovin, tyčovin až do dospívajících kmenovin (Smith et al., 1997). Z časového hlediska je to dlouhotrvající proces, který má za výsledek předem určený pěstební a produkční efekt (Vacek et al., 2018). Při realizaci výchovy lesních porostů je kladen důraz na několik požadavků, jako je například porostní hustota, rozmístění stromů na ploše, kvalita stromů, druhová skladba, zdravotní stav jedinců ale i optimální stav porostního prostředí (Molotkov, 1966; Poleno et al., 2009).

Regulace počtu stromů má za následek dosažení určitého provozního optima s ohledem na produkci porostu (Pettersson, 1993), stabilitu (Slodčák, Novák, 2006) a ostatní funkce. Počty jedinců v jednotlivých věkových stádiích se časem mění (Ameztegui, 2017). Snižující se počet jedinců je kompenzován zvyšující se kruhovou základnou a s ní spojenou zásobou porostu (Pretzsch, 2014). Ke stanovení správného a optimálního počtu slouží tzv. modely výchovy lesních porostů (Vacek et al., 2018).

Řešení otázky správného stanovení porostní hustoty ne jedním z nejdůležitějších úkolů ve výchově lesní porostů. Porostní hustotou a přírůsty se zabýval např. Assman (2013). Mezi další požadavky na výchovu lesních porostů lze uvést rozmístění jednotlivých dřevin. Při aplikaci osevních postupů (zejména při umělé obnově) je snaha vytvořit ideální vnitřní geometrii, která vyplývá z biologických, pěstebně technických a technologických hledisek (Vacek et al., 2018). Toto rozmístění je důležité zejména s ohledem na růstovou plochu stromů a je aplikováno v pravidelném rozestupu (sponu). Tato pravidelnost má výhodu v racionalizaci a efektivnosti následné výchovy porostu (Vacek et al., 2020b).

Kvalita jednotlivých stromů, jako další požadavek výchovy lesních porostů je zajišťována fenotypovou selekcí (Koskela, 2007). Jedná se o plánovaný výběr jedinců, kteří jsou ze stromového inventáře odstraňovány, a to podle vnějších, okulárně zjistitelných znaků (Horgan, 2003). Přírodní výběr a jeho selekce aplikovaná v přirozené obnově se u obnovy umělé nahrazuje výběrem umělým (Reid, 2018). Ten je rozlišován na individuální výběr (zaměřený na každého jedině z porostu zvlášť) anebo výběr schématický (zaměřený na plošný výběr jedinců). Posouzení každého stromu má významný dopad, jak na kvalitu, tak i stabilitu následně vychovávaného porostu, ale je finančně a časově velmi náročné (Poleno et al., 2009). Plošné zásahy nikterak kvalitu v zásadě nemění, ale jsou efektivní a finančně přijatelné.

Druhová skladba, která se podílí na biologické diverzitě lesního prostředí, je plánovitě usměrňována druhem směsi, stupněm smíšení a způsobem zaměření výběru na jedince konkrétního druhu (Økland, 2003; Vacek et al., 2020b). Vyhláška č. 298/2018 stanovuje cílové dřeviny podle jednotlivých hospodářských souborů a také melioračních a zpevňujících dřevin, které dle této vyhlášky musí tvořit procentuální příměs při zakládání nových porostů. Dále se pak v porostech oceňují jednotlivé přimíšené cenné listnáče, které zlepšují biodiverzitu a často tvoří i zajímavou finanční stránku při zpeněžování porostu (Sendak,1991; Vrška et al., 2001; McNeely, Schroth, 2006). Zdravotní selekce, tvořící další prvek výchovy lesních porostů, je zaměřena na vyhledávání stromů nemocných a napadených škůdci (Gauthier, 2015; Nowakowska, 2020). Při selekci stromů z porostu je přihlíženo k druhu a významu choroby a k intenzitě napadení (poškození). Intenzivně se problematice ohrožení lesa věnuje vyhláška č. 101/1996. Regulace porostní struktury spočívá ve výběru druhově a tvarově nevhodných jedinců, podpoře nestejnověkosti, tloušťkové a výškové

diferenciaci a úpravě zápoje k dosažení optimálního působení ekologických faktorů, působící na lesní prostředí (Lähde et al., 1999; Vacek et al., 2018; Senf, 2021).

3.5.2 Přestavby monokultur

V dnešní době stále se rozvracející se monokulturní porosty smrku a často i borovice, dovedli lesníky k uvědomění, že právě maximální výše těžeb a zachování lesní půdy jako takové, nejsou jediné funkce lesa (Angelstam et al., 2005). Důležitou a podstatnou roli hrají mimoprodukční funkce lesa (Szymańska, Kalejta, 2018). K odklonu od pasečního způsobu hospodaření naváděli lesníci jako např. Bernhardt, Gayer. Ekonomicky a v určité míře jednoduchosti se uchytilo holosečné obhospodařování lesů na tvorbu stejnorodých a stejnověkých lesních porostů (monokultur) – (Klimo et al., 2000). Tento monokulturní způsob pěstování lesa bez jakéhokoli ekologického a pěstebního předpokladu byl aplikovaná na nejrůznější stanoviště (Spiecker, 2000). Lesní hospodářství ve své podstatě tak bylo špatně pochopeno a bylo k němu přistupováno spíše jako intenzivnímu zemědělství, s jednoduchými plantážnickými postupy (Vacek et al., 2018). Monokulturně založené porosty, nejen že jsou z pohledu biodiverzity výrazně chudé (Felton et al., 2010), ale mají větší náchylnost k poškození (Tučeková, Longauerová, 2012), zejména hmyzími (Bejer, 1988), sněhovými, ale i větrnými kalamitami (Seidl, Blennow, 2012). Tyto obtíže v lesním hospodářství se objevili v 18. století, kdy značně vzrostla potřeba technického dřeva. V tomto kontextu se výrazně změnila druhová skladba lesních porostů, která přetrvává v určité podobě do současnosti (Dieler et al., 2017). Labilnost takovýchto lesních porostů s katastrofálním rozpadem na některých místech (Hais, 2003) vedla k změně pohledu na lesní hospodaření zejména v souvislosti se změnou druhového skladby lesních porostů. Již od poloviny 20. století probíhá změna lesních porostů na ekologicky stabilnější lesní ekosystémy s větší biodiverzitou (Vacek, Poleno, 2009).

Transformace monokulturních lesních porostu v druhově a strukturálně bohatší lesní ekosystém lze provést pomocí přestaveb lesního porostu (Gärtner, Reif, 2004). Přestavbou je míněna jak přeměna lesního porostu (změna druhové skladby), tak i převod (změna hospodářského způsobu) – (Poleno et al., 2009). Smyslem přestaveb je tedy cílená tvorba smíšených, věkově a prostorově strukturovaných porostů (Santopuoli et al., 2021). Nové porostní směsi, oproti monokulturně založenému smrku, lépe odpovídají stanovištním podmínkám. Na přirozených stanovištích ve

vhodném plošném rozmístění s diferencovanou vertikální strukturou jsou tyto lesní ekosystémy výrazně rezistenční vůči působení škodlivých faktorů (Newton, 2010; Vacek et al., 2018). Tato bohatost je spojena také s flexibilitou lesního hospodaření, kdy jsou využívány různé druhy a kombinace maloplošného obhospodařování (Emborg et al., 2000; Kathke, Bruelheide, 2010). Hlavní důvod přestaveb monokultur v podobě selhávání růstu, kvality a zdravotního stavu na stanovištích nepřiměřených je dále umocněn znečištěním ovzduší a poškozením lesní půdy (Klimo et al., 2000; Tesař, 2000; Fabiánek et al., 2009). V nejbližší budoucnosti přichází otázka změny lesního hospodářství a ekosystému v souvislosti s globální klimatickou změnou (Sturrock et al., 2011; Vacek et al., 2021a). Právě probíhající kůrovcová kalamita ještě více podporuje dynamiku přeměn monokulturních porostů v druhově a strukturálně bohaté ekosystémy (Hlásný et al., 2021). Dlouhá doba převodů je za těchto okolností snížena, a dává tak prostor při obnově nového porostu využít dřeviny stanoviště vhodné (Svenning, Skov, 2007). Změna lesního hospodaření by měla podporovat přestavbu lesních porostů např. opuštění časových prvků hospodářské úpravy lesa věkových tříd s náhradou v podobě přírodě blízkého způsobu hospodaření (Vacek et al., 2018).

3.5.3 Přírodě blízké způsoby pěstování lesů

Přírodě blízké způsoby obhospodařování převážně kulturních lesů v ČR jsou založeny na trvale udržitelném lesním hospodaření (Poleno et al., 2009). Toto hospodaření má několik charakteristik. S lesem je nakládáno jako s ekosystémem tzn., je odklon od výlučné péče o lesní dřeviny a jejich porosty směrem k péči o celé lesní ekosystémy (Pretzsch, 2008). Poškozené a chřadnoucí lesy jsou přestavovány v porosty stabilnější a odolnější (Führer, 2000). Vytváří se optimální struktura lesních ekosystémů diferencovaně dle půdní poměrů s ohledem na pěstební a produkční cíle lesního hospodaření (Bohn, Huth, 2017). Dochází k přechodu od plošného spíše ke skupinovitému nebo individuálnímu způsobu hospodaření (Hannah, 1988). Je využíváno spontánních procesů tzn. přirozené obnovy, kompetice a autoregulace (Bettinger et al., 2016). Vytváří se a podporuje se víceúčelové způsoby hospodaření, dle funkčního zaměření a možností lesních ekosystémů s ohledem na funkční vyrovnanost (Vacek et al., 2018). S ohledem na terénní únosnost a dostupnost jsou vybírání těžebně-dopravní technologie poškozující minimálně přírodní prostředí (Cantú et al., 2017). Zpřístupnění lesů ve formě dopravní cestní sítě je zdůvodněno

ekologicky a ekonomicky v návaznosti na terénní klasifikaci a technologickou typizaci lesních pozemků (Gucinski, 2001; Watkins et al., 2003). Přírodě blízké pěstování lesa není omezeno žádným pěstebním způsobem nebo formou. Každý hospodářský způsob je více či méně extenzivní, a tedy i přírodě bližší (Schütz, 1999; Bílek et al., 2016). Mezi nejdůležitější přírodě blízké způsoby, které jsou využívány řadíme: výběrné hospodaření (výběrný les), les trvale tvořivý (Dauerwald) a pěstování porostní zásoby (Vacek et al., 2018).

Výběrný hospodářský způsob je charakteristický neustálou obnovou a výchovou na téže ploše (Frank et al., 1978). Výběrný les je vrcholovým produktem výběrného způsobu hospodaření (Saniga, Vencurik, 2007). Tento způsob hospodaření lze popsat výběrnou těžbou jednotlivých stromů (bez ohledu mýtní nebo předmýtní těžby) na celé ploše porostu v krátkých na sebe navazujících časových úsecích. A to při postupném vrůstání spodní a střední vrstvy do těžbou uvolněných mezer v porostu (Ammon, 1946). Ve výběrném lese se neobnovují a ani nepěstují stromy podle plochy, ale podle početnosti. To vytváří prostor pro růst velmi starých stromů, kde je maximalizovaný objemový a hodnotový přírůst (Šebík, Polák, 1990). Ve výběrných lesích je odmítána šablonovitost a je snaha o maximalizaci diverzity, resp. rozrůzněnosti lesního porostu (Remeš, 2008). Tento hospodářský způsob se snaží v co největší míře uplatňovat biologickou racionalizaci (Schütz, 2011). Jak uvádí Thomasius (1992), výběrný les představuje nejvyšší formu lesa trvale tvořivého. Dále je jeho existence založena zejména na vhodné druhové skladbě (stinné dřeviny) a ideálních růstových podmínkách, a to zejména dostatečné množstvím srážek (nad 1 000 mm) – (Poleno et al., 2009). Jako základní nástroj pro obnovu, a i výchovu je výběrná seč (Vyskot et al. 1978). Výběrný les je charakteristický svým prostorovým uspořádáním, resp. nepravidelností rozmístěných stromů. Základ tvoří hlouček, tedy stromy různého věku, tlouštěk, výšek atd., které svou spojeny růstovými vazbami (Ammon, 2009). Plocha porostu je prakticky plně zaplněna, prostor je vyplněn jak horizontálně, tak i vertikálně všemi růstovými fázemi lesa. Tato výstavba je kontinuální a zásoba se udržuje na určité úrovni (Košulič, 2010). Trvalost produkce a stálost lesního prostředí jako takového jsou základní rysy výběrného lesa (Poleno, 1996). Mezi nejideálnější edafické kategorie, kde by se výběrný lesní porost mohl vyskytovat, lze zařadit kyselou a svěží edafickou řadu (Průša, 1999). Bohatá vrstevnatost lesního porostu omezuje pohyb vzduchu a snižuje výpar. Tyto porosty jsou znakem odolnosti oproti bořivým

větrům (Poleno, Vacek, 2011). Dlouhá doba vývoje jednotlivých jedinců v prostoru výběrného lesa zaručuje velmi dobré prokořenění a ukotvení v půdě (Ammon, 2009). Odolnosti přispívají i spádnější a dlouhé koruny stromů s nižším těžištěm (Košulič, 2010). Pro správné stanovení vzorové (vyrovnané) struktury výběrného lesa, která zajišťuje jeho kontinuitu, se nejvíce využívá modelu tloušťkové struktury založené na Liocourtově křivce (Doležal et al., 1969).

S pojmem les trvale tvořivý (Dauerwald) přišel jako první profesor lesnické akademie v Eberswalde Moller (1921, 1922) – (Sieber, 2013). Jeho myšlenka lesa trvale tvořivého, kterou přirovnával k živému organismu, se nesetkala v počátcích s úspěchem (Troup, 1927). Profesor Moller přesně tento termín nedefinoval, měl zato, že to má být všeobecně platný hospodářský princip, který neměl lesopěstitelské technické znaky a neshodoval se se žádnou formou lesa (Stiers et al., 2020). S postupem času Dauerwald lze definovat trvale krytím půdy smíšeným porostem, kdy je zajištěna trvalá produkce dřeva v každé jeho části (Poleno et al., 2009). Výchova porostů probíhá pod krytem mateřského porostu. Dále je pak charakteristický dostatečnou porostní zásobou dřeva s maximálním přírůstem, trvalou podporou cenných jedinců a těžbou momentálně nejhorších kusů (Helliwell, 1997). Nepřetržitelnost obnovní těžby je realizována jednotlivým výběrem nebo maloplošným způsobem bez velkých holosečí (Poleno 1996; Poleno et al. 2009). V současných podmínkách je les trvale tvořivý chápán jako les smíšený, tvořený ze stanoviště odpovídajících a hospodářsky významných dřevin (Sieber, 2013). Je to les mozaikovitý, věkově, tloušťkově a prostorově rozrůzněný. Je obhospodařovaný zpravidla jednotlivým nebo skupinovitým výběrem s kombinací maloplošných pasečných prvků (Vacek et al., 2018). Funguje na principu biologické racionalizace, resp. na využívání přírodních sil (přirozená obnova, přirozený výběr, autoredukce), takový to les je rezistentní oproti klimatické změně (Dobrovolný, 2013).

Pěstování porostní zásoby zformuloval teoreticky Rubner, a zakládá se na trvalém uplatňování výběru v lesních porostech (bez ohledu na jejich věk) (Vacek et al., 2020a). Základem je přechod od plošného hospodaření k individuálnímu výběru jednotlivých stromů (Pretzsch, 2008). Každý jednotlivý strom byl zhodnocován z pohledu kvality a produkce, na tomto základě je následně vytvářen selektivní výběr (Graham et al., 2007). Rubner neuváděl žádný hospodářský způsob, který je vhodný k pěstování porostní zásoby, spíše vytvořil tři kategorie, které umožňují péči o porostní

zásobu. Způsoby, které umožňují péči o porostní zásobu viděl především ve skupinovitě clonném způsobu, výběrném způsobu a v lese trvale tvořivém (Vacek et al., 2018).

3.5.4 Specifika pěstování bukových porostů

Při pěstování bukových porostů je důležité jejich kvalitativní rozdělení, které vychází z růstových podmínek, křivosti kmínku a hustotě obnovy (Wagner et al., 2010; Peters, 2013). Bukové porosty tedy rozdělujeme na kvalitní bukové porosty, méně kvalitní bukové porosty a porosty se zpožděnou výchovou. Kvalitní porosty se vyznačují vysoko hustotou z přirozené obnovy (umělá obnova min. 10 tis. jedinců na hektar) a kvalitou jedinců (Remeš et al., 2016). Méně kvalitní bukové porosty mají sníženou počáteční hustotu s převahou jedinců s vadami kmínku (Ostrofsky et al., 1986). Následují porosty se zpožděnou výchovou. To jsou porosty, ve kterých neproběhl žádný výchovný zásah. Zanedbáním péče o takovéto porosty došlo ke zvýšenému podílu vtroušených pionýrských listnáčů a k tvorbě netvárných jedinců v úrovni (Štefančík, 2013). Podle současného stavu porostů jsou navrhované jednotlivé výchovné zásahy. Porosty horší kvality jsou obhospodařovány extenzivněji a v některých případech jsou dokonce rekonstruovány (Štefančík, Štefančík, 2001; Vacek et al., 2018).

Cíl pěstování buku lesního spočívá ve vypěstování kvalitních jedinců s dlouhý kmenem, který je ceněným sortimentem (Wagner et al., 2010). Výchova bukových porostů začíná již v nárostech, pokud se jedná o obnovu přirozenou, nebo v kulturách, pokud se jedná o obnovu umělou. První zásah se stanovuje nejpozději při porostní výšce 2 m (Štefančík, Bošeľa, 2014). Další prořezávkové zásahy by pak měli následovat v max. 3letých intervalech v závislosti na stavu porostu (Vacek et al., 2018). První fáze výchovy předurčuje vývoj a výsledný porost v dospělosti. Negativní výběrem se odstraňují nevhodní a přerostlí jedinci (Rozenbergar et al., 2008).

První prořezávkové zásahy jsou situovány do horní a střední vrstvy mlaziny a aplikuje se zde negativní výběr (Peters, 2013). Odstraňují se předrostlící a obrostlíci, kteří snižují kvalitu ostatním jedincům. K specifikám buku lze zařadit jeho schopnost udržovat vhodnou porostní strukturu autoregulací (Mataji, Namiranian, 2003). Intenzita výchovných zásahů má být mírná až slabá, nesmí docházet k tvorbě mezer (Vacek et

al., 2018). Zápoj porostu nesmí poklesnou pod 0,9. Mlazina po vykonaném zásahu musí zůstat stále zapojenou mlazinou. Silná hustota porostu napomáhá přirozenému čištění kmenů buku (Freist, 1980; Suss, Muller-Stoll, 1980). Genetická predispozice buku tvoří vidlice, které jsou pro další vývoj porostu nežádoucí (Štefančík, 1996). Je tedy důležité takovéto jedince z porostu odstraňovat. Zásahy bývají převážně plošné individuálním způsobem (Coppini, Hermanin, 2007). Buk při uvolnění je schopen velmi rychle využít volného prostoru k růstu a tím i efektivně zapojuje porostní mezery (Cai et al., 2021). Následně buk velmi rychle reaguje zvýšeným přírůstem na uvolnění, a to nejen v mladém věku (Peters, 2013). Dokáže zvětšovat prorůstovou kapacitu koruny v souvislosti s uvolněním a osluněním (Messier, Nikinmaa, 2000).

Mezi negativa při pěstování bukových porostů lze zařadit jeho značnou náchylnost k rozrůstání korun do šířky, vytváření nepravidelných až excentrických korun a někdy i zakřivení kmene vlivem fototropismu (Schröter et al., 2012; Câmpu et al., 2008). Obnova buku s ohledem na jeho stínomilnost je bezproblémová (Petritan et al., 2007; Krueger et al., 2009. Proto jsou využívány nejčastěji clonné způsoby obnovy (podrostní hospodářský způsob, násečný ale i výběrný) – (Brunet et al., 2010; Westergren et al., 2015). Kulminace běžného výškového přírůstu u buku je až kolem 45 let. Objemový přírůst kulminuje až kolem 80 let, to znamená, že buk reaguje na výchovná opatření velmi kladně a silně až do vysokého věku (Vacek et al., 2018). S probírkami se u bukových porostů mění negativní individuální výběr na pozitivní a jsou podporovány ty jedinci, kteří následně budou tvořit cílové zastoupení v porostu (Boncina et al., 2007). Z porostu jsou obdobně jako v prořezávkách odstraňovány jedinci tvarově a zdravotně nevhodní (Ostrofsky et al., 1986). V závislosti na stanovišti je cíl 130 až 200 ks/ha nadějných jedinců (Vacek et al., 2018). Pro výchovu se nejčastěji dají použít výchovné modely podle Štefančíka či Schädelina (Poleno et al., 2007b).

3.6 Poškozování buku spárkatou zvěří

Škody zvěří vznikají převážně na nejmladších lesních porostech (Cukor et al., 2019a; Fuchs et al., 2021). Škody na lesních porostech způsobuje převážně zvěř spárkatá, která stále zvyšuje své početností stavy (Stewart, 2001; Vacek, 2017b). Lesní hospodáři se díky tlakům zvěře dostávají do svízelné zejména ve vztahu k ochraně, pěstování a obnově lesních porostů (Olesen, Madsen, 2008). Stavy zvěře, přesahující

několika násobně únosné stavy, na některých lokalitách prakticky znemožňují vypěstovat novou generaci porostu. Bez mimořádně nákladných ochranných opatření se jinak listnaté a smíšené porosty nedají v ranných věkových fázích vůbec pěstovat (Pfeffer, 1961; Nopp-Mayr et al. 2011).

Sounáležitost lesního hospodářství a myslivosti je v současné době velmi problematická. Již od poloviny 19. století se se škodami ve formě ohryzu, okusu, vytloukání snaží lesníci bojovat (Kessl,1957). Pro účinné a efektivní odstranění škod zvěří je potřeba pochopení složitých potravinových vztahů, které na určitém místě existují. Mezi hlavní důvod můžeme zařadit, kromě jiného početnost volně žijící zvěře, které by měla být úměrná úživnosti prostředí ve kterém se nachází (Tuma, 2008). Úživnost prostředí lze popsat jako poskytnutí dostatku potravy pro zvěř, bez nadbytečného poškozování porostů (Vala, 2016). Myslivecké hospodaření má být založené na přiměřených stavech volně žijící zvěře (Sloup, 2007). Spárkatá zvěř svým okusováním a spásáním může vyselektovat některé druhy rostlin úplně nebo částečně, díky čemuž může dojít ke změně vah v mezidruhové kompetici (Moser et al., 2006).

3.6.1 Škody okusem

Škody okusem registrujeme na pupenech, letorostech, jehlicích, listech nejčastěji na semenáčcích nebo sazenicích, a to převážně ve výšce od 20 cm do 130 cm (Engeßer, 2015). Největší problém je u okusu terminálního, při kterém je poškozen hlavní růstový pupen a jedinec se tak nemůže efektivně rozrůstat směrem do výšky. Boční okus nemá až tak fatální dopady na výškový přírůst (Švestka et al., 1990; Fuchs et al., 2021), avšak při intenzivnímu a opakovanému okusu může dojít až k úplnému zastavení růstu, a tedy k nezajištění kultury nebo nárostu. S tím se snižuje jednak kvalita jedinců (tvorba vidlic, deformace kmene atd.) a zvyšuje se konkurenceschopnost buřeně (Mrkva, 1995; Fuchs et al., 2023). Poškození zvládají lépe vitálnější jedinci na vlhčích půdách. Silný a opakovaný okus může způsobit až tzv. bonsajovitost (Eiberkle, 1968).

Obr. 5. Bonsajovitost buku lesního při pravidelném okusu (foto autor práce).

Pokud se okus odehrává na větší ploše, může dojít ke zničení celé přirozené nebo umělé obnovy. V tomto případě pak musí dojít k tzv. vylepšování, nebo v horší variantě úplnému novému zalesnění. Tím se však prodlužuje doba zajištění kultur a rostou finanční náklady (Švestka et al., 1990). Okusem trpí všechny cílové dřeviny, nejčastěji jsou však poškozovány jedinci druhu, který je v porostu nejméně zastoupený (Ammer, 1996; Motta, 1996; Vacek, 2017a). Druhové preference jsou nejvíce známé u listnatých dřevin a u jedle (Vacek et al., 2014a). Z jehličnatých dřevin je nejvíce poškozována kromě zmíněné jedle (Liss, 1998), také douglaska, následně smrk a borovice. Zvěř škodí jak v zimních měsících, tak i letních (Tuma, 2008). Intenzita okusu je dána tedy početností volně žijící zvěře, úživností prostředí, druhovou a věkovou porostní skladbou a zejména pak mysliveckým hospodaření (Reimoser, Gossow, 1996).

Porosty poškozené okusem se dají jednoznačně rozeznat (Putman, 1996). Spárkatá zvěř pro terminální a boční okus používá velmi často stoličky. Právě díky okusu

stoličkami bývají na zbytcích letorostů a silnějších větvích roztřepená vlákna. Pokud se jedná o slabé výhony je řezná plocha nerovná a okraj je velmi často s neúplně odtrženým lýkem. Okusem kromě spárkaté zvěře škodí i hlodavci a zajíci (Gill, 1992). Hlodavec zanechávají stopy po hlodácích na řezné ploše. V přízemní části škodí i zajíci, stopy po zubech nebývají patrné, výhony jsou ostře odkousnuty (Mrkva, 1995).

Obr. 6. Okus terminální (vlevo) okus terminální a zároveň boční (vpravo) – (foto autor práce).

3.6.2 Škody loupáním kůry a ohryzem

Loupání vzniká v letní období a je nejvýznamnější u jehličnatých dřevin (Cukor et al. 2019a, 2019b). Zvěř odtrhává kůru v celých částech z kmene nebo z kořenových náběhů (Nopp-Mayr, 2011). Toto poškození se děje, když lýkovou částí proudí míza. Loupání kůry probíhá nejčastěji na mladých jedincích ve vývojovém fázi mlaziny, než se na kůře vytvoří hrubá borka (Tuma, 2008). Jak uvádí Gheysen et al. (2011), starší porosty odolávají a zvládají poškození loupání lépe než mladší porosty. Jsou případy kdy zvěř strhává velké části kůry, takovéto poranění stromů je následně doprovázeno infekcí dřevokazných hub, např. pevníkem krvavějícím (*Stereum sanguinolentum*), který způsobuje červenou hnilobu oddenku (Čermák, Strejček, 2007). Zesláblé stromy

mají sníženou vitalitu, stabilitu, přírůst a při silném větru a sněhu se díky hnilobě poškozují mechanickou stabilitu dřeva, velmi snadno lámou (Mrkva, 2001). Snížená kvalita dřeva se následně projevuje i u jejich zpeněžení (Tuma, 2008). Nejvýznamnější škody tvoří jelení zvěř, která v rozsahu nejčastěji od 100 do 200 cm, loupe kůru na kmeni. Loupání je také zaznamenané u mufloní zvěře, která spíše preferuje kůru na kořenových nábězích (Mrkva, 1995).

Ohryz je obdobný jako loupání s tím rozdílem že ohryz je prováděn zvěří v zimním období. V době vegetačního klidu kůrou neproudí míza a kůra je díky tomu odolnější. Toto poškození je tedy méně invazní pro stromy oproti loupání (Rozman et al., 2015). Podobně jako loupání ohryz způsobuje zejména zvěř jelení a mufloní. Poškození je typické, v ranách jsou přítomny stopy řezáků. Nejčastěji je ohryzem poškozován smrk (Švarc, 1981), ale i ostatní dřeviny (Uhlířová et al., 1996). Podobně jako u loupání jsou stromy náchylné k infekci a napadání dřevokaznými houbami (Tuma, 2008). Navíc poškozené stromy více sensitivní na klimatické extrémy, zejména dlouhodobé sucho (Cukor et al., 2019a, 2019b). Důvod loupání a ohryzu není přesně definován, může se jednat o nedostatek potravy, návyk, stres nebo je také spojován s nedostatkem vápníků a dalších minerálních látek, které se právě hojně nacházejí právě v kůře (Mrkva, 1995; Malík, 2007).

3.6.3 Ochrana proti zvěři

Pro ochranu lesa proti tlakům zvěře existuje několik způsobů ochrany. Ochrana lesa se vždy odvíjí od druhu škůdce a lokality jeho působení (Malík, Karnet, 2007). Za škůdce je považován každý živočišný nebo rostlinný druh, jenž způsobuje ekonomickou ztrátu (Vreysen et al., 2007). V ochraně lesa proti škodám zvěří se využívá biologické, mechanické a chemické ochrany. Jakákoli ochrana je další nadbytečnou dávkou ekonomických zdrojů do prostředí. Mezi nejzákladnější opatření je dodržování minimálních a normovaných stavů zvěře, při který nedochází k výrazným škodám na lesních porostech (Švestka et al., 1998).

Biologická ochrana spočívá ve zvyšování úživnosti prostředí. V dnešních monokulturních porostech je právě tato úživnost omezena (Scherer-Lorenzen, Schulze, 2005). Přirozená úživnost je dána hospodářským způsobem, tvarem lesa, ale i vlastnostmi půdy (okyselování) a imisemi (Cislerová, 2001). Pro zvěř je vhodný

podrostní hospodářský způsob a les nízký (Švestka et al., 1998). Velké množství kvalitní potravy pro zvěř se nachází v přírodních nebo přírodě blízkých lesích. Smíšené a listnaté porosty s dostatkem keřové, bylinné a travinné vegetace daleko lépe snášejí tlak zvěře. Listnaté dřeviny přispívají k lepší úživnosti prostředí. Takové to porosty nabízejí větší množství kvalitní pastvy (Havránek et al., 2010). Do biologické ochrany spadá také chov zvěře v přiměřených počtech, poměru pohlaví a stáří. Je potřeba dodržovat normované stavy zvěře. V lokálních revírech je však normovaný počet zvěře i několikanásobně překročen. Z tohoto důvodu je neustálé vytvářen tlak zvěře na lesní porosty (Poleno et al., 2009). Mezi biotechnické způsoby ochrany patří přezimovací obůrky pro zvěř, kde je zvěř přes zimu přikrmována a neškodí tak na produkčních lesních porostech. I ¾ zachycené jelení zvěře v přezimovací obůrce podstatně sníží škody na lesních pozemcích (Švestka et al., 1998).

Mechanická ochrana proti zvěři v podstatě představuje oplocení, díky kterému se zvěř nemůže dostat ke dřevině. K tomu omezení je vyžíváno mnoho typů a forem mechanických prostředků (Čermák, Mrkva, 2007). Mechanické ochranou lze chránit celé porosty nebo jen jednotlivé stromy. Nejpoužívanějším jsou dřevěné a pletivové oplocenky. Dřevěné kvůli své poměrně krátké životnosti jsou nahrazovány spíše pletivovými oplocenkami (Mauer, 2005). Ty mají delší životnost a dají se použít i vícekrát. Ochrana porostů formou oplocenek je časově i finančně nákladná obrana ale velmi spolehlivá. Oplocenky mají i své nevýhody, díky nedostatečnému sešlapování půdy se vytváří konkurence porostů (Wasem, Häne, 2008) a také snižují pastevní plochu pro zvěř. Při stavbě oplocenek se musí dbát zejména na správnou výšku oplocenky, především kvůli druhu zvěře, která způsobuje škody. V oblastech s jelení zvěří se volí výška 2,5 až 3,0 metry, proti mufloní a dančí zvěři se volí 2,0 až 2,5 metrů a proti srnčí a černé zvěři 1,5 až 2,0 metry (Jurásek, 1998). Výška oplocení se volí i dle místních klimatických podmínek. Zimní období na horách je charakteristické větší mocností sněhové přikrývky, a proto se v těchto lokalitách stavějí oplocenky vyšší, aby je zvěř nemohla překonat (Tuma, 2008). Kromě plošných oplocenek se pro ochranu jednotlivých sazenic nebo stromům využívají individuální mechanické ochrany (Vacek, 2017b). Tyto ochrany jsou vyráběné z tyček, drátěného pletiva nebo plastů. Ukotvení oplůtků se jeví jako obtížné (lze porazit člověkem, zvěří, větrem i sněhem). Větší počet individuálních ochran je v porostu těžké opravovat a kontrolovat, dochází tak zpravidla znehodnocení práce i nákladů (Švestka et al., 1996). Mezi další

individuální ochranu můžeme zařadit ochranu terminálního výhonu sazenice různě tvarovanými toulečky z plastů, či drátěnými spirálami. U těchto prostředků je nutná kontrola a úprava dvakrát do roka. Občas se k ochraně výhonů používala i koudel (Zabloudil, Korhon, 2005).

Chemická ochrana proti zvěři je v ČR současně nejvíce používaná (Zahradník, Vacek, 2021). Princip ochrany spočívá v odpuzovadlech na bázi průmyslově vyráběných repelentů (Forst et al., 1985). Ošetření sazenice jsou díky repelentů pro zvěř neatraktivní, a to díky chuti a vůni (Jakl et al., 2016). Základní předpoklad je neškodnost těchto repelentů jak pro dřeviny, tak pro volně žijící zvěř (Cislerová, 2001). Repelenty působící komplexně na základní smysly zvěře jsou v horizontu delší aplikace zvěří ignorovány, a proto se repelenty stále inovují a mění (Švestka et al., 1998). Repelenty se využívají proti zimnímu a letnímu okusu, loupání a ohryzu zvěří, dále pak k ošetření ran již vzniklých. Repelenty aplikujeme podle místa poškození např. mladý porost chráníme nátěrem terminálu (Jelínek, 2007). Způsob aplikace repelentů je ovlivňován dřevinou, roční období, způsobem výsadby, jejím věkem, sponem sazenic, členitostí terénu, výskytem zvěře atd. Repelenty, které se využívají k ochraně lesních porostů jsou uváděny v seznamu registrovaných přípravků na ochranu lesa vydávané státní rostlinolékařskou správou. V tomto seznamu je uváděn výčet aktuálně povolených přípravků, jejich dávka a způsob aplikace (Vosátka, 2007). Repelenty k ochraně lesních kultur se aplikují postřikem nebo nátěrem. Nátěr je prováděn pro ochranu listnatých sazenic a starších jehličnatých stromů, pomocí dvojice kartáčů na dlouhých rukojetích s fíbrovými štětinami postavenými proti sobě. Postřik repelentů je využíván pro ochranu mladých sazenic jehličnatých dřevin vysázených v těsnějším sponu nebo v pruzích (Chmelenská, 2014). Rozptyl postřiku ochraňuje i postranní větévky s pupeny (Poleno et al., 2009).

3.7 Ostatní ohrožení a onemocnění buku

3.7.1 Biotické ohrožení

Jak již bylo zmíněno buk lesní je nejvíce ohrožen okusem a loupáním spárkatou zvěří. Avšak buk je považován za dřevin spíše méně ohroženou negativními činiteli, které ho nedokážou vystavit extrémnímu životnímu stresu (Clasen et al. (2011). Jeho existence a odolnost je spjatá s jeho výskytem v původních a příznivých stanovištích, které

napomáhají jeho vývoji do budoucna (Fang, Lechowicz, 2006). S výskytem na původních lokalitách koresponduje i jeho genetická stabilita, která byla s jeho vývojem stabilizována (Müller et al., 2018). Tito geneticky významní jedinci, tvořící jádro čistých bukových či smíšených lesů jsou limitováni, kromě již zmíněného okusu a loupání, také biotickými negativními činiteli (hmyzími škůdci, houbami, hlodavci) a abiotickými negativními činiteli (imise, těžké kovy, klimatická změna) – (Geßler et al., 2007; Langer, Bußkamp, 2021).

Mezi významné hmyzí činitele ohrožující buk lze zařadit štětconoše bukového (*Calliteara pudibunda* L.), který například v historii způsobil holožíry na Chomutovsku (Heiermann, Schütz, 2008), dále pak červec bukový (*Cryptococcus fagisuga* Lindinger) a motýl Hranostajník bukový (*Stauropus fagi* L.) – (Gora et al., 1996; Mazzoglio et al., 2005). Bejlomorka buková (*Mikiola fagi)* a bejlomorka bučinová (*Hartigiola annulipes)* vytvářejí na povrchu listů hálky, které způsobují zmenšení listové plochy, snížení růstu a vitality. Výskyt a intenzita napadení se vyvíjí v závislosti na klimatických podmínkách a konkrétní lokalitě. Napadení může nejčastěji pozorovat na nejmladších jedincích přirozené obnovy. Toto poškození může omezit přirozenou obnovu buku a narušit pěstební činnost výpěstků v lesních školkách (Pilichowski et al., 2017). Další potenciální hrozbou pro starší bukové porosty v budoucnu je lýkožrout bukový (*Taphrorychus bicolor* Herbst.) a polník zelenavý (*Agrilus viridis* L.). Ačkoli jsou tyto druhy brouků v současnosti méně časté a bez závažnějšího vlivu na bukové porosty, klimatická změna může jejich dopad výrazně prohloubit. Důvodem je nárůst oslabených stromů se sníženou vitalitou, který vytváří ideální podmínky pro přemnožení těchto dvou škůdců (Lakatos, Molnár, 2009).

Nekróza kůry buku, především vyvolaná houbami rodu *Nectria spp.*, představuje závažnou chorobu, která vede k vadnutí a úhynu stromů (Račko et al., 2020). Poškozené dřevo ztrácí svou kvalitu a většinou je využíváno pouze jako palivové, což přináší značné ekonomické ztráty. V lesním hospodářství je proto důrazně doporučováno minimalizovat poškození stromů při těžbě (Mititelu et al., 2021).

Starší bukové porosty mohou trpět výskytem nepravého jádra, které vzniká v důsledku nedostatku vápníku v půdě, zvýšené vlhkosti v jádru kmene nebo výskytem silných mrazů. Toto nepravé jádro se liší fyzikálními a mechanickými vlastnosti od zdravého

dřeva a je často náchylné k hnilobě, což snižuje jak stabilitu stromu, tak i hodnotu dřeva (Durrant et al., 2016).

Obr. 7. Významní škodliví činitelé buku lesního – Bejlomorka buková (*Mikiola fagi Hartig*) v jižním Polsku (vlevo) a odumírání kůry způsobené *Nectria* spp. na středním Slovensku (vpravo) – (foto: Zdeněk Vacek).

Buk je v nejohroženější fázi svého vývoje po vyklíčení. Naklíčené bukvice mohou být zkonzumována divokými prasaty (*Sus scrofa* L.) – (Frauendorf et al., 2016; Drimaj et al. 2020), anebo se stanou zdrojem potravy pro holuby (*Columba palumbus* L.), pěnkavy (*Fringilla coelebs* L.), myšice lesní (*Apodemus flavicollis* Melchior), norníky (*Clethrionomys glareolus* Schreber) a další druhy volně žijících živočichů (Vacek, 2017b).

Mezi dřevokazné houby kolonizující zdravé buky, lze zařadit troudnatce kopytovitého (*Fomes fomentarius* L.). Jeho výskyt v živém dřevě může významně ovlivnit zdravotní stav stromů a jejich dlouhodobou stabilitu (Cristini et al., 2023). Mycelium proniká do dřevní hmoty prostřednictvím různých mechanických poranění kmene, jako jsou polámané větve, mrazové trhliny či korní spály. V těchto prasklinách se vytváří charakteristické bílé podhoubí (syrrocium), které signalizuje přítomnost infekce (Schwarze,1994). Houba způsobuje bílou hnilobu, která rychle postupuje dřevem a výrazně narušuje jeho mechanickou pevnost. Infekce je často doprovázena tvorbou mechanických trhlin na kmeni, což značí zvýšené riziko statického selhání stromu (Dyson et al., 2024).

3.7.2 Abiotické ohrožení

Abiotické ohrožení zahrnuje komplexní soubor fyzikálních a chemických vlivů prostředí, které mohou způsobit oslabení, poškození nebo dokonce úhyn bukových porostů v celém jejich přirozeném areálu rozšíření (Lindner et al., 2010). Sucho patří mezi nejzávažnější abiotické stresové faktory pro buk lesní, který vykazuje ve srovnání s jinými listnatými dřevinami nižší odolnost vůči nedostatku vody (Gessler et al., 2007). Dostupnost půdní vody představuje klíčový limitující faktor pro vitalitu a produktivitu buku, přičemž její nedostatek ovlivňuje nejen základní fyziologické procesy, ale také konkurenční schopnost vůči ostatním druhům dřevin (Leuschner et al., 2006).

Výzkumy ukazují, že buk je na přísušek nejcitlivější především na počátku vegetačního období, kdy i krátkodobé období sucha může vyvolat předčasný opad listí a prosychání korun (Rukh et al., 2023). Fyziologická odezva na sucho je charakterizována významným poklesem stomatální vodivosti o 80–85 % při mírném až intenzivním suchu, což vede k poklesu čisté fotosyntézy (Gebauer et al., 2020). Hydraulická vodivost kmene se při suchu snižuje o více než 92 %, což má za následek pokles kambiální aktivity a tvorbu užších letokruhů s menším počtem cév (Schuldt et al., 2020). Kritické prahové hodnoty pro buk byly definovány na základě předúsvitového listového vodního potenciálu: při hodnotách vyšších než -0,4 MPa nejsou detekovatelná hydraulická omezení, při rozmezí -1,3 až -2,1 MPa dochází k embolizaci a defoliaci, a při hodnotách nižších než -2,8 MPa transpirace ustává a odumírání koruny přesahuje 20 % (Schuldt et al., 2020).

Vysoké teploty v kombinaci se suchem představují obzvláště nebezpečnou kombinaci. Experimentální studie prokázaly, že buk udržuje vyšší stomatální vodivost a transpiraci při zvýšeném deficitu nasycení vodními parami až do kriticky nízkých hodnot půdní vlhkosti (Hesse, 2024) Extrémní letní sucha způsobují u buku nevratné poškození spojené s vyčerpáním uhlíkových rezerv a zvýšenou náchylností k patogenům, což bylo patrné zejména během výjimečných suchých období v letech 2018–2020 (Rukh et al., 2023). Mrazové škody poškozují květy a čerstvě vyrašené listy, ale mrazuvzdornost buku vykazuje vysokou schopnost aklimatizace, přičemž listové primordium může být odolné až do -40 °C (Vitasse et al., 2014).

Větrné poškození nepředstavuje významný faktor pro bukové porosty díky vyšší odolnosti vůči větru než u jehličnanů (Schütz et al., 2006). Během větrných bouří je 70 % poškozených stromů vyvráceno a 30 % zlomeno, přičemž střední až velké kmeny jsou náchylnější (Hörmann et al., 1996). Ledovka poškozuje především stromy větší než 30 cm DBH ve vyšších nadmořských výškách (Klopčič et al., 2020) Znečištění ovzduší (ozon) snižuje fotosyntetickou aktivitu a vede k užším letokruhům. Depozice dusíku krátkodobě podporuje růst, ale dlouhodobě destabilizuje ekosystémy (Bytnerowicz et al., 2007). Zaplavení narušuje transport sacharidů a vyvolává produkci ethanolu v kořenech (Kreuzwieser, Rennenberg, 2014). Zhutnění půdy omezuje příjem vody a živin (Waltert et al., 2002). Požáry významně poškozují buk, který není adaptován na oheň (Maringer et al., 2016).

3.8 Vliv klimatické změny na růst a vývoj lesních porostů

Lesní hospodářství je klimatickou změnou ovlivněno ve dvou oblastech (Kirilenko, Sedjo, 2007). Ovlivněny budou růstové podmínky porostů a úložiště vzdušného uhlíku, jelikož je uhlík fixován převážně v lesních porostech (Schoene, Bernier, 2012; Pukkala, 2018). Výsledný dopad klimatické změny na lesní hospodářství, je dán samotnou intenzitou klimatické změny a lidskou reakcí na tyto změny (Pokorný, 2013). Změna klimatických podmínek stanoviště bude tvořit nejvýznamnější vliv na lesní ekosystémy (Lindner et al., 2010). V závislosti konkrétního porostu a lokálních podmínkách stanoviště může změna klimatických podmínek působit na lesní porost jak negativně, tak i pozitivně (Jaworski, Hilszczański, 2013; Hisano et al., 2018). Růst dřevin může být zvýšenou koncentrací CO_2 eskalován, tento jev můžeme řadit mezi vlivy kladné (Urban et al., 2011). Výsledkem působením změn klimatu by tedy měla být změna potenciálu stanoviště pro pěstování porostů lesních dřevin a naproti tomu také změna tolerance a nároku lesních dřevin ke stanovištním podmínkám (Lindner et al., 2010). Tato změna klimatu znamená posun stanovištních podmínek přibližně o dva lesní vegetační stupně směrem k nižším vegetačním stupňům (Vacek et al., 2018). Částečné snížení tohoto negativního posunu je možné právě díky zvýšené koncentraci CO_2 v atmosféře (Talhelm et al., 2014), a to nejvýrazněji v nižších vegetačních stupních. Tento efekt má za následek zvýšení tolerance dřevin ke stresovým podmínkám (Vacek et al., 2020b). Výsledkem těchto klimatických změn bude zvýšený tlak abiotických a biotických činitelů na lesní porosty, což v našich podmínkách

s ohledem na kůrovcovou kalamitu lze sledovat již nyní (Foster et al., 1997; Zemek, Herman, 2001; Teshome et al., 2020). Zhoršené podmínky pro pěstování smrku, i s jeho nepůvodností ve středních a nižších polohách, vylučují jeho existenci na těchto stanovištích s ohledem na klimatické aspekty (Klimo et al., 2000; Klimo, Kulhavý, 2006).

Očekává se, že závažná a častá sucha se stanou vážným rizikem pro lesní ekosystémy v důsledku klimatické změny (Kolström et al. 2011). Měnící se klimatické podmínky způsobují změny ve struktuře lesů a lesnických strategiích (Fürst et al. 2007; Nabuurs et al. 2007). Podstatné zvýšení teploty vzduchu doprovázené souběžným poklesem srážek během vegetačního období ve střední a jižní Evropě zvyšuje pravděpodobnost dlouhých a intenzivních letních such (EEA 2004). Z těchto důvodů by smíšené porosty, kde je buk hlavní složkou, měly být zakládány pouze na vhodných stanovištích. Nedostatek srážek a intenzivnější sucha způsobují posun v lesních vegetačních stupních (Lindner et al. 2014).

Růstová odezva dřevin na klimatickou změnu se nejvýrazněji projevuje v dlouhodobém časovém horizontu (Büntgen et al., 2007), zejména již zmíněným posunem hranic výškových vegetačních stupňů (Vanoni et al., 2016). Porozumění těmto probíhajícím posunům je klíčové pro tvorbu strategií udržitelného lesního hospodaření v podmínkách klimatické změny (Kulhavý, 2004). Výškové vegetační stupně představují regionální rámce klimatických podmínek, které určují růstové možnosti lesních dřevin v hospodářských lesích, jež jsou dominantní v temperátních oblastech Evropy (Svobodová et al., 2009; Vacek et al. 2023). Modelování dopadů klimatické změny tak poskytuje důležité podklady pro navrhování adaptačních opatření v porostech buku (Mindáš, Škvarenina 1996) a zároveň slouží jako vědecky podložené ekologické i ekonomické zdůvodnění pro uplatňování adaptačních přístupů v lesním hospodaření (Machar et al. 2017).

Vliv globální klimatické změny na lesní ekosystémy zatížené stresem je mimořádně komplexní a dosud není dostatečně objasněn (Kolström et al., 2011). Kromě makroklimatických faktorů hraje významnou roli genetická výbava porostů, vazba na konkrétní ekotyp a specifické mezoklimatické podmínky (Kramer et al., 2010; De Frenne et al., 2019). Taková diferenciace musí být podložena konkrétními údaji o původnosti porostů, makroklimatu i mezoklimatu dané lokality, protože mezi

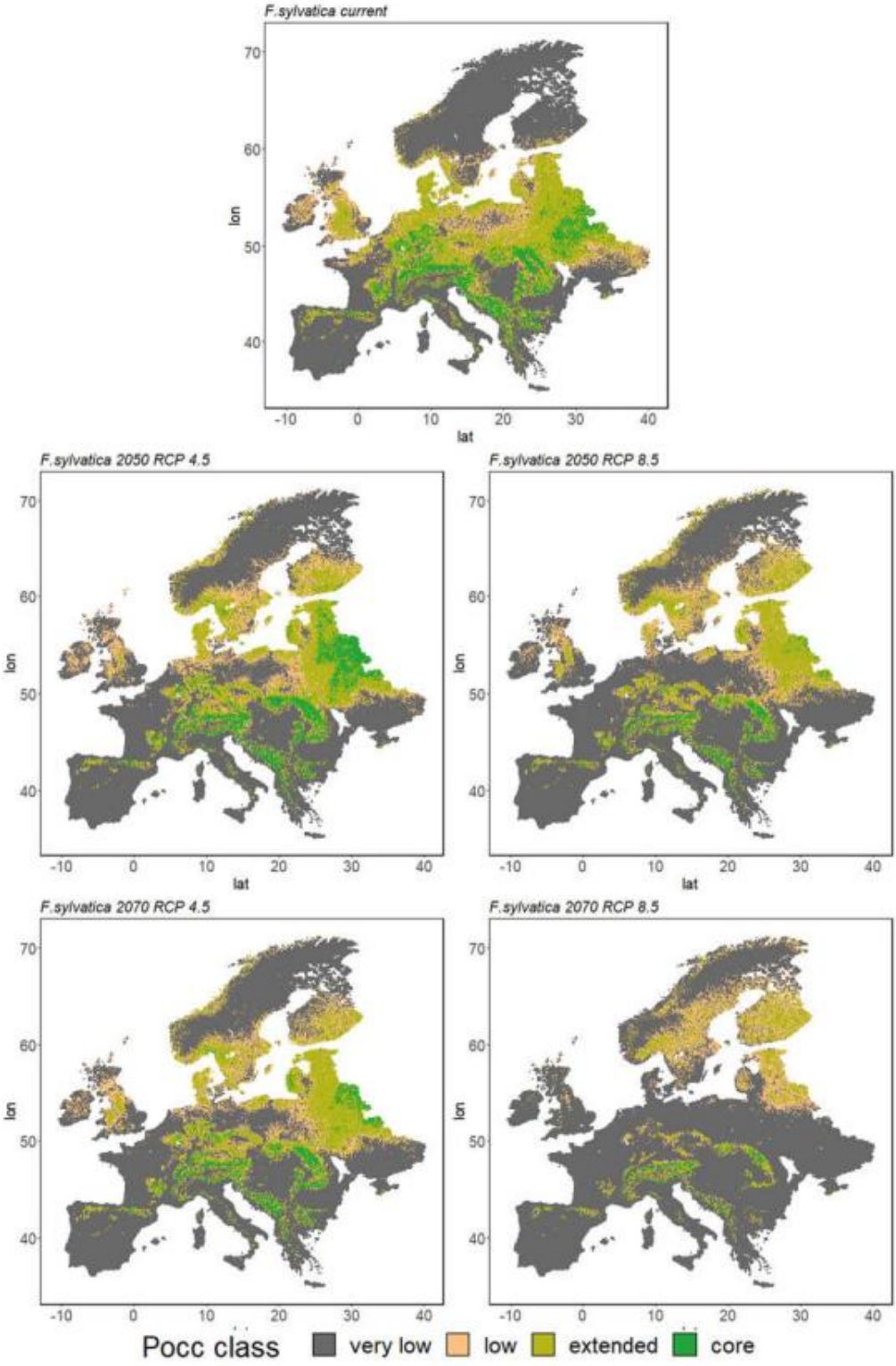
stresovými faktory dochází k synergickým efektům, které je obtížné přesně identifikovat (Svobodová, Voženílek, 2009; Brang et al., 2014;). Odolnost dřevin je výrazně ovlivněna také trofností půdy, respektive vlastnostmi podloží a kvalitou humifikace, kterou pozitivně ovlivňuje příměs listnáčů, stejně jako příznivé vlhkostní poměry v závislosti na obsahu a kvalitě humusu a mineralizace (Borůvka et al., 2005; Leuschner et al., 2006). Obecně platí, že ve vyšších nadmořských výškách, tedy ve vyšších lesních vegetačních stupních, je limitujícím faktorem především teplota, zatímco srážek je relativní dostatek (Dittmar et al., 2003). V nižších polohách je naopak hlavním limitujícím faktorem nedostatek srážek, přičemž negativní vliv zvýšené teploty se zde projevuje zejména prostřednictvím vyšší evapotranspirace (Rötzer et al., 2013). Čtvrtý lesní vegetační stupeň (bukový) lze obecně označit za přechodovou zónu, kde mají teplota i srážky obdobný význam. Tento stupeň představuje rozmezí, v němž směrem k vyšším stupňům narůstá význam teploty a klesá význam srážek, zatímco směrem k nižším stupňům naopak roste význam srážek a klesá význam teploty (Machar et al., 2017).

3.8.1 Rozšíření a vývoj buku v kontextu klimatické změny

Rozšíření buku lesního jako jednoho ze základních druhů listnatých dřevin v Evropě (Packham et al., 2012; Chianucci et al., 2016) hraje při trvale udržitelném lesním hospodaření důležitou roli (Bolte et al., 2007; Barna, Bošela 2015). Jeho význam nalezneme nejen v ekologickém působení (Drobyshev et al., 2014) ale, také má velký význam z ekonomického hlediska (Shahverdi et al., 2013). Jeho dominance ve střední Evropě na vlhkých až mírně suchých půdách v submontálních nadmořských výškách může být ohrožena (Ellenberg 1996). Ke zhoršení následně může dojít i ve vitalitě a konkurenceschopnosti (Fotelli et al. 2003) předpokládanými změnami klimatu (Bilela et al. 2012; Machar et al. 2017). Za významný negativní faktor je dle IPCC (2007) stanovena snížená dostupnost vody, která snižuje produktivitu a vitalitu lesních ekosystémů ve střední Evropě. Ve vazbě na globální klimatickou změnu je buk, zejména ve středu areálu svého rozšíření, poměrně výrazně úspěšnou dřevinou (Leuschner et al. 2006; Bolte et al. 2010; Králíček et al. 2017). Gessler et al. (2007) se zabývá protilehlými svahy a udává, že svah severovýchodní je relativně studený a vlhký, který nyní reprezentuje aktuálně většinu bučin ve střední Evropě. Svah jihozápadní je naproti tomu suchý a teplý, který do budoucna bude, dle autorů, tvořit potencionální klima bukových porostů ve střední Evropě. V návaznosti na klimatické

změny jsou více příznivé podmínky pro růst buku lesního než pro růst smrku ztepilého (Králíček et al., 2017; Kolář et al., 2017). Přírodě blízký management hospodaření a jeho strategie by měly řešit jak ekologická, tak i ekonomická rizika (Seidl et al. 2014; Schelhaas et al. 2015). Kramer et al., (2010) zdůrazňuje že adaptace na klimatické změny může vést ke genetickým a fenotypově strukturovaným populacím na celém území výskytu druhu již během několika generací, a to v závislosti na použitém systému lesního hospodaření. Dle práce Dulamsuren et al. (2017) zvýšené oteplování a zmenšený přísun srážek snižuje přírůst a produkci buku lesního v nižších polohách. Se sníženým obsahem vody v půdě je snížen i příjem dusičnanů. Významná ztráta dusíku ovlivňuje správný růst semenáčků, a to nejčastěji na vápnitém podloží (Dannenmann et al., 2016). Snížená dostupnost vody a zvýšený stres ze sucha má za následek nižší produkci biomasy a vyšší pravděpodobnost mortality (Rötzer et al., 2013). V kontextu klimatické změny je důležitá i sluneční aktivita. Při zhodnocení množství úhrnu srážek a sezónní teploty jsou zásadní počty a intenzity slunečních skvrn (Šimůnek et al., 2021).

Přestože je buk vnímán všeobecně za relativně odolný vůči abiotickým i biotickým stresorům, jeho vitalita a produkce jsou silně ovlivněny dlouhodobým suchem, zvýšenými teplotami a extrémními klimatickými výkyvy (Vacek et al., 2023b; Knutzen et al. 2017). V nižších a sušších polohách buk ztrácí konkurenceschopnost, což může vést k poklesu jeho zastoupení (Vacek et al., 2023b). Naopak ve vyšších a vlhčích polohách může jeho význam růst (Aertsen et al. 2014b; Vacek et al. 2019). Adaptace buku na klimatickou změnu zahrnuje zejména výběr vhodných proveniencí, podporu přirozené obnovy a pěstování smíšených, strukturně diferencovaných porostů, které zvyšují odolnost a stabilitu ekosystémů (Brang et al., 2014; Bošeľa et al., 2016b; Vacek et al., 2021a). Důležité je také využívání přírodě blízkých pěstebních metod, přičemž nejoptimálněji se jeví výběrný způsob hospodaření, který umožňuje rychlou reakci na změny a podporuje dlouhodobou vitalitu porostů (Brang et al. 2014; Štefančík et al., 2018b). Přesto je nezbytné sledovat možné posuny v areálu rozšíření buku a přizpůsobovat lesnické strategie aktuálním i predikovaným klimatickým podmínkám, včetně rizika sucha, škůdců a chorob (Knutzen et al., 2017; Vacek et al., 2023b). Při radikálním nezhoršování klimatických podmínek má buk potenciál zůstat klíčovým druhem středoevropských lesů. Adaptační opatření by měla zahrnovat zajištění diverzity stanovišť i genofondu (Kramer et al. 2010; Vacek et al. 2023)



Obr. 8. Vývoj buku lesního s o ohledem na vývoj klimatu příznivější (vlevo) a pesimističtější (vpravo) – (Koch et at., 2022).

3.8.2 Hospodaření s bukem během klimatické změny

Jedním z nejvhodnějších nástrojů pro rozvoj a udržení buku s lesních porostech jsou přírodě blízké způsoby pěstování lesa. Buk je v mnoha ohledech ideální dřevinou pro tento typ hospodaření – je stínomilný, dobře regeneruje pod mateřským porostem a v optimálních podmínkách vykazuje vysokou vitalitu a produkci (Brang et al., 2014; Štefančík et al., 2018b).

Koncept přírodě blízkého hospodaření staví na podpoře přirozené obnovy, strukturní diferenciaci porostů, podpoře smíšených dřevinných skladbách a minimalizaci zásahů, které narušují půdní mikroklima a koloběh živin. Základem je přechod od věkově stejnověkých porostů k mozaikovitým, prostorově i věkově diferencovaným lesům, kde jednotlivé skupiny stromů různého věku a velikosti zvyšují odolnost vůči narušení a podporují adaptabilitu na klimatické extrémy (Messier et al., 2015; Bošeľa et al., 2016b; Saniga et al., 2022). Významnou roli zde hraje výběrný způsob hospodaření, kdy je cílem nejen produkce kvalitního dřeva, ale také podpora přirozené obnovy a dlouhodobé stability (Poleno et al., 2009; Štefančík, 2022).

Prakticky se tento přístup projevuje zejména pozitivní výběrem, kdy je vybírána skupina tzv. cílových stromů, které jsou po dosažení požadovaného průměru těženy a vzniklé mezery jsou rychle vyplňovány přirozenou obnovou (Štefančík 1984; Šumichrast et al., 2023). Pro dosažení vyšší odolnosti a stability porostů je vhodné pěstovat buk ve směsi s dalšími dřevinami, které mají odlišné ekologické nároky a doplňují se ve využívání zdrojů (Fuchs et al., 2023). Ve vyšších a chladnějších polohách je tradiční a osvědčená kombinace buku se smrkem ztepilým, protože oba druhy využívají různé vrstvy půdního profilu a lépe tak hospodaří s vodou a živinami. V nižších a teplejších oblastech je vhodné buk kombinovat s dubem zimním, nebo dubem letním, které lépe snášejí sucho a vysoké teploty, a přispívají k udržení stability porostu i během extrémních epizod sucha. Velmi perspektivní je také kombinace buku a jedle bělokoré na stanovištích s dostatkem vláhy, protože obě dřeviny si nekonkurují v kořenovém prostoru a směsi vykazují vyšší růstovou stabilitu i po extrémních suchých obdobích (Vacek et al., 2021a). Na sušších a písčitých stanovištích lze buk kombinovat s borovicí lesní, která je odolnější vůči nedostatku vody, avšak v plně zapojených porostech může být buk dlouhodobě konkurenceschopnější (Bošeľa et al., 2016a). V podhorských a horských oblastech se osvědčují směsi s javorem klenem a

mléčem, které zvyšují ekologickou stabilitu, produkční schopnost a druhovou rozmanitost porostů (Pretzsch et al., 2013). Velikost těžených skupin by neměla přesahovat 4–5 arů, což umožňuje vznik mozaikové struktury a různověkých porostů (Schütz, 1990). Takto diferencované lesy vykazují vyšší ekologickou stabilitu, lepší odolnost vůči suchu i škůdcům a zároveň vyšší produkční kvalitu dřeva (Lapin et al., 2008; Vacek et al., 2023a).

Přírodě blízké hospodaření je také spojeno se zachováním habitatových stromů, odumřelého dřeva a podporou přirozené obnovy, což přispívá k biodiverzitě a ekologickým funkcím lesa (Brang et al., 2014). V rámci adaptačních opatření je doporučováno sledovat posuny vegetačních stupňů, pečlivě volit provenience buku a podporovat genetickou diverzitu (Kramer et al., 2010; Vacek et al., 2023a). Výzkumy ukazují, že mozaiková struktura bukových lesů, vznikající v důsledku přírodě blízkého hospodaření, zvyšuje jejich ekologickou stabilitu a schopnost adaptace na měnící se klima (Lapin et al., 2008; Brang et al., 2014). Takové porosty jsou schopné lépe čelit extrémním výkyvům počasí, suchu i biotickým hrozbám (Bošeľa et al., 2016a; Vacek et al., 2023a).

V praxi je vhodné začít s přestavbou věkových lesů na mozaikové porosty již ve středně starých porostech, podporovat skupinovou přirozenou obnovu a vytvářet pestrou věkovou a prostorovou strukturu. Výběrný způsob hospodaření na principu skupinového výběru je v tomto ohledu nejvhodnější metodou (Poleno et al., 2009). Výsledkem je vznik pestrých lesních ekosystémů, které jsou nejen produkčně efektivní, ale především odolné a adaptabilní vůči budoucím změnám klimatu (Saniga et al., 2022).

3.8.3 Adaptační opatření proti negativnímu působení klimatické změny na lesní porosty

Pro zmírňování negativních dopadů změn klimatu na lesy byly vytvořeny tzv. adaptační opatření. Problematikou adaptace lesních porostů na globální klimatické změny se dlouhodobě zabývá řada autorů (např. Spittlehouse, Stewart, 2003; Millar et al., 2007; Bolte et al., 2009; Bošeľa et al., 2016; EUFORGEN, 2024; ETC-CA, 2024). Například v ČR je strategie adaptačních opatření na globální klimatické změny v lesních porostech součástí Národního lesnického programu (ÚHÚL, 2013), přičemž klíčová

opatření zahrnují podporu přirozené obnovy, zvýšení druhové diverzity a úpravu managementu (FOREST EUROPE, 2020; BMEL, 2023). Změna klimatu a následná adaptace je definována jako „*očekávaní nepříznivých vlivů a realizace přiměřených opatření pro vyhnutí se, nebo zmírnění těchto vlivů, nebo využití příležitostí, které mohou vzniknout*“ (EUROPEAN COMMISSION, 2014). Tento soubor opatření zohledňuje nestabilitu klimatických podmínek a směřuje ke zvýšení flexibility hospodaření v lesích a snižování rizik poškození nebo zničení lesních porostů (Lindner et al., 2014; Forestry Commission UK, 2025).

Autoři Spittlehouse, Stewart (2003) popisují tři oblasti, na které je třeba se při adaptaci zaměřit. V každé oblasti vymezují její rizika a krátkodobá a dlouhodobá adaptační opatření. Z pohledu lesního hospodářství je nejdůležitější první oblast, která je popsána jako efekt pravidelných vln vysokých teplot a epizod sucha na přírůst lesních dřevin. Mezi očekávaná rizika můžeme zahrnout zejména redukci přírůstu, nárůst škod vlivem požárů a přemnožení biotických škůdců, pokles kvality a množství vytěženého dřeva, redukci přirozené obnovy a nárůst výskytu invazních druhů (Allen et al., 2010; Forzieri et al., 2022). Autoři uvádějí jako krátkodobá opatření zejména využití odolnějších proveniencí lesních dřevin, zavedení efektivnějších technologií zpracování i méně kvalitního dřeva, zavedení klimatických proměnných do růstových modelů lesa a definování principů krajiny odolné vůči požárům (Rajendra et al., 2014; ETC-CA, 2024). Mezi dlouhodobá opatření lze zahrnout modifikace semenářských oblastí a transferu osiva mezi nimi, zavádění alternativních genotypů lesních dřevin a nových druhů (EUFORGEN, 2024; Forestry Commission UK, 2025). Z pěstebně a hospodářsko-úpravnické oblasti se jedná o zvýšení podílu sanitárních výchovných a obnovních zásahů, dále pak změna délky obnovní doby porostů. Mezi další opatření lze zařadit změny krajiny zaměřené na minimalizaci šíření biotických škůdců (Brang et al., 2014; BMEL, 2023).

Adaptační opatření je potřeba realizovat a přijímat s ohledem na vnitřní a vnější strukturu lesa, tak aby byl les schopen čelit novým budoucím podmínkám. S ohledem na tuto strategii je potřeba přijímat rozhodnutí o managementu lesa, který je důležitou součástí této adaptace. Adaptace managementu spočívá ve zvýšení flexibility hospodaření, zejména maximální využívání přírodních procesů, zvýšení druhové a genetické diverzity porostů a počtu využívaných dřevin, a také snížení dob obmýtí zranitelných dřevin (ÚHÚL, 2013; FOREST EUROPE, 2020). Tyto postupy zajišťují

průběžné zhodnocování a upravování způsobů hospodaření s ohledem na nové poznatky, měnící se stav lesa a případné změny cíle hospodaření (Vacek et al., 2020c; Schnabel et al., 2025). Střední Evropa má výhodu ve větší možnosti adaptace než např. oblast mediteránní, která je podstatně výrazněji zasažena globálními klimatickými změnami (Lindner et al., 2010; Forzieri et al., 2022).

Jak uvádí Vacek et al. (2020) cílem adaptačních opatření by mělo být dosažení co největší pestrosti druhové skladby, a to jak z pohledu časového měřítka, tak zejména z prostorového hlediska. Cílová výchova lesních porostů má důležitý význam (Bošeľa et al., 2016), který lze spatřit ve snížení citlivosti na sucho (Pötzelsberger et al., 2015). Ke snížení a zamezení rizika velkoplošného rozpadu lesních porostů lze přistupovat zvýšením pestrosti druhové skladby, která se jeví jako klíčová při nastávající dynamických změnách růstových podmínek (Šimůnek et al., 2020; Schnabel et al., 2025). Tradiční hospodářské dřeviny, které jsou již nyní součástí doporučené dřevinné skladby, je vhodné doplnit a následně podporovat využíváním přípravných dřevin, jako jsou bříza, jeřáb, osika či olše (Poleno et al., 2009; ETC-CA, 2024).

Brang et al. (2014) uvádí posilování adaptačních schopností lesních porostů zvýšením diverzity dřevin pomocí přeměn porostů, zvýšením strukturální diverzity pomocí přestaveb lesa a pěstování různověkých porostů, udržení či zvýšení genetické variability v rámci druhů lesních dřevin. Tyto schopnosti lze dosáhnout zejména: dlouhodobou a bohatou přirozenou obnovou pocházející z mnoha stromů v porostu, obohacením domácí populace populacemi z teplejších a sušších oblastí (EUFORGEN, 2024), výchovou porostů neredukující jejich variabilitu, vyvíjením variabilního selektivního tlaku prostřednictvím fluktuace podmínek prostředí (BMEL, 2023). Také zvýšením odolnosti jednotlivých stromů k biotickým a abiotickým stresovým faktorům, a to silnějšími výchovnými (úrovňovými) zásahy, pěstováním dlouhých korun, větším růstovým prostorem jednotlivých stromů, přeměnou (přestavbou) vysoce rizikových porostů, a to zejména předčasnou obnovou (skupinovými sečemi nebo náseky), přestavbou, udržením relativně nízké zásoby porostů časnějším začátkem obnovy porostů a silnějšími výchovnými zásahami (ETC-CA, 2024; Forestry Commission UK, 2025;).

Kritickou výzvou pro lesy střední Evropy je klesající klimatická vhodnost původních druhů dřevin v důsledku rychle se měnících klimatických poměrů (Chakraborty et al.

2021). Očekává se, že probíhající chřadnutí a odumírání původních druhů dřevin povede ke změnám v celkové struktuře lesů (Menezes-Silva et al. 2019). To by mohlo vést nejen ke ztrátě ekonomicky významných druhů stromů, ale také k poklesu současné biodiverzity lesů (Vacek et al. 2023a; Konic et al. 2024). Jedním ze způsobů, jak čelit ztrátě rozmanitosti, produkce dřeva a potenciálu sekvestrace uhlíku v budoucích klimatických podmínkách, by mohla být podpora introdukovaných druhů stromů pocházející z regionů, které již mají podobné klimatické podmínky (Brang et al. 2016).

4 Metodika

4.1 Charakteristika zájmového území

Hlavním zájmovým územím pro zhodnocení dynamiky a managementu bukových porostů byly Krušné hory a Krkonoše. Ostatní pohoří Krušnohorské a Krkonošsko-jesenické subprovincie byly rozebrány v rešeršním článku – European beech (*Fagus sylvatica* L.): A promising candidate for future forest ecosystems in Central Europe amid climate change (Fuchs et al., 2024). Součást zájmového území bylo také Turecko, viz článek: Growth Responses of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Along an Elevation Gradient Under Global Climate Change (Fuchs et al., 2025). Zájmové území bylo v zahraničí rozšířeno také o polskou stranu Krkonoš a německou část Krušných hor. Dále radiální růst v kontextu změny klimatu byl srovnán se středními a nižšími polohami na území Lesů ČZÚ a ŠLP Křtiny, viz: Impact of technical water retention on European beech (*Fagus sylvatica* L.) resilience and growth dynamics (Vacek et al., 2025).

Krušné hory a Krkonoše jsou oblasti specifické pro studium lesních ekosystémů, neboť se vyznačují odlišnými, avšak extrémními klimatickými, geologickými a pedologickými podmínkami, které zásadně ovlivňují růst, vitalitu a stabilitu lesních ekosystémů (Hlásny et al., 2011; Fuchs et al., 2021). Krušné hory se rozprostírají na severozápadě republiky podél státní hranice s Německem a částečně zasahují i na německé území, zatímco Krkonoše se nacházejí na severovýchodě a tvoří nejvyšší pohoří České republiky a částečně zasahují i na polské území. Obě oblasti jsou charakteristické vysokými srážkovými úhrny, chladným klimatem a specifickou skladbou půdních typů, které v kombinaci s historickými i současnými antropogenními vlivy určují ekologickou dynamiku zdejších lesních ekosystémů (Kandler, Innes, 1995; Podrázský et al., 2019). Trvalé výzkumné plochy v rámci zájmového území byly situovány v nadmořských výškách v rozmezí přibližně 510 až 1310 metrů. Průměrná roční teplota vzduchu se v této oblasti pohybuje v rozmezí 2,6 °C až 7,5 °C. Tyto hodnoty odpovídají charakteristice horského klimatu s výraznými sezónními výkyvy (ČHMÚ, 2022).

Obě zkoumané oblasti vykazují výrazné rozdíly v geologickém podloží, reliéfu, mikroklimatických poměrech i v historii využívání krajiny (Machová et al., 2018).

Krušné hory jsou typické dlouhodobou antropogenní zátěží, zejména v souvislosti s průmyslovou činností a imisní kalamitou druhé poloviny 20. století, která zásadně ovlivnila složení a vitalitu zdejších lesů (Kandler, Innes, 1995). Krkonoše oproti tomu představují území s výraznými přírodními gradienty, od submontánních lesů až po alpínská bezlesí, a jsou významně ovlivněny extrémními klimatickými jevy, jako jsou silné větry, inverze či vysoké srážky (Hlásny et al., 2011). Obě oblasti jsou proto ideálními modelovými lokalitami pro studium lesních ekosystémů pod vlivem biotických i abiotických činitelů (Fuchs et al., 2021). Přehled základních stanovištních a porostních parametrů 42 trvalých výzkumných ploch v České republice, Německu, Polsku a Turecku je uveden v Tab. 1.

Tab. 1: Přehled základních stanovištních a porostních parametrů výzkumných ploch.

Reference	TVP	GPS	Stát	Nad. výška (m n. m.)	Expo-zice	Sklon (°)	Lesní typ	Zásoba (m^3 ha^{-1})	Věk	Zakme-nění
Fuchs et al. (2021)	1	50°38'37"N, 13°39'44"E	ČR	804	E	23	6S	280	170	7
Fuchs et al. (2021)	2	50°38'34"N, 13°39'45"E	ČR	800	E	20	6S	280	170	7
Fuchs et al. (2021)	3	50°35'50"N, 13°30'01"E	ČR	682	SW	12	6S	337	170	7
Fuchs et al. (2021)	4	50°35'50"N, 13°30'02"E	ČR	679	W	10	6S	337	170	7
Fuchs et al. (2021)	5	50°21'31"N, 13°02'55"E	ČR	672	SW	5	4C	64	130	3
Fuchs et al. (2021)	6	50°21'31"N, 13°02'54"E	ČR	668	SW	5	4C	64	130	3
Fuchs et al. (2021)	7	50°35'19"N, 13°30'12"E	ČR	633	NW	8	5S	396	170	8
Fuchs et al. (2021)	8	50°35'21"N, 13°30'16"E	ČR	637	NW	5	5S	396	170	8
Fuchs et al. (2021)	9	50°39'03"N, 13°17'46"E	DE	662	SW	7	4S	247	150	7
Fuchs et al. (2021)	10	50°39'03"N, 13°17'45"E	DE	665	S	6	4S	247	150	7
Fuchs et al. (in review)	11	50°30'08"N, 13°19'30"E	ČR	523	E	17	5F	260	134	8
Fuchs et al. (in review)	12	50°21'40"N, 13°03'05"E	ČR	738	SW	11	5B	485	121	7
Fuchs et al. (in review)	13	50°21'30"N, 13°02'52"E	ČR	655	SW	19	5A	486	130	5
Fuchs et al. (in review)	14	50°30'02"N, 13°19'01"E	ČR	651	S	15	5K	493	123	10
Fuchs et al. (in review)	15	50°34'49"N, 13°30'00"E	ČR	730	SW	15	5K	368	172	9
Fuchs et al. (in review)	16	50°36'37"N, 13°35'56"E	ČR	462	W	12	3K	269	221	5
Fuchs et al. (in review)	17	50°21'45"N, 13°03'20"E	ČR	731	NE	17	5A	449	131	7
Fuchs et al. (in review)	18	50°21'42"N, 13°03'25"E	ČR	725	E	19	5A	449	131	6
Fuchs et al. (in review)	19	50°31'01"N, 13°18'23"E	ČR	594	SW	18	5B	441	130	5
Fuchs et al. (in review)	20	50°31'37"N, 13°17'41"E	ČR	751	SW	9	6K	326	157	7
Fuchs et al. (in review)	21	50°35'49"N, 13°30'04"E	ČR	680	SW	10	6S	387	184	6
Fuchs et al. (in review)	22	50°37'38"N, 13°40'12E	ČR	523	E	25	4F	310	174	4
Fuchs et al. (in review)	23	50°21'34"N, 13°02'47"E	ČR	672	SW	12	5A	429	177	8
Fuchs et al. (in review)	24	50°30'51"N, 13°24'42"E	ČR	501	W	17	3S	159	175	4
Fuchs et al. (in review)	25	50°30'48"N, 13°24'43"E	ČR	504	W	22	3S	159	175	4
Fuchs et al. (in review)	26	50°31'40"N, 13°25'38"E	ČR	556	N	12	3K	179	145	5
Fuchs et al. (in review)	27	50°31'22"N, 13°18'32"E	ČR	752	E	31	6S	224	221	5
Fuchs et al. (in review)	28	50°31'25"N, 13°18'32"E	ČR	735	E	31	6S	224	221	5
Fuchs et al. (2025a)	29	50°50′11″N, 15°38′32″E	PL	510	NW	15	4B	822	193	6
Fuchs et al. (2025a)	30	50°44′21″N, 15°25′15″E	ČR	620	SW	22	5Y	656	195	8
Fuchs et al. (2025a)	31	50°39′57″N, 15°53′05″E	ČR	760	NE	35	5B	375	162	8
Fuchs et al. (2025a)	32	50°44′06″N, 15°32′21″E	ČR	940	E	24	6S	619	245	8
Fuchs et al. (2025a)	33	50°44′42″N, 15°32′46″E	ČR	1170	SW	17	7K	362	208	7
Fuchs et al. (2025a)	34	50°44′46″N, 15°32′58″E	ČR	1310	SW	21	9K	88	146	3
Fuchs et al. (2025a)	35	40°54′43″N, 31°12′27″E	TR	360	NW	23		303	119	5
Fuchs et al. (2025a)	36	40°51′42″N, 31°18′10″E	TR	570	N	30		589	189	8
Fuchs et al. (2025a)	37	40°57′15″N, 31°14′28″E	TR	740	SE	5		418	124	8
Fuchs et al. (2025a)	38	40°49′37″N, 31°25′05″E	TR	950	W	21		359	180	5
Fuchs et al. (2025a)	39	40°46′52″N, 31°28′00″E	TR	1150	SW	13		225	189	4
Fuchs et al. (2025a)	40	40°47′41″N, 31°28′16″E	TR	1430	NW	16		215	239	4
Fuchs et al. (2025b)	41	49°57'49"N, 14°47'37"E	ČR	440	SE	12	4K	305	69	9
Fuchs et al. (2025b)	42	49°18'29"N, 16°41'55"E	ČR	430	S	10	3K	284	68	9

4.1.1 Krušné hory

Krušné hory představují výrazný geomorfologický celek severozápadní části České republiky, který tvoří přirozenou hranici s Německou republikou. Z hlediska reliéfu se jedná o rozsáhlou náhorní plošinu s nadmořskými výškami mezi 700 a 1 000 m, která je na české straně ostře ohraničena zlomovým svahem spadajícím do podkrušnohorských pánví (Podrázský et al., 2019). Nejvyšším bodem je Klínovec (1 244 m n. m.). Reliéf Krušných hor je výsledkem složitého geologického vývoje, zahrnujícího kadomské, variské i alpinské vrásnění, což vedlo ke vzniku pestrého horninového složení s převahou krystalických břidlic, žul, rul a ryolitů. Tyto horniny jsou významným faktorem ovlivňujícím půdní pokryv, hydrologii i vegetační charakteristiku oblasti (Machová et al., 2018; Fuchs et al., 2021).

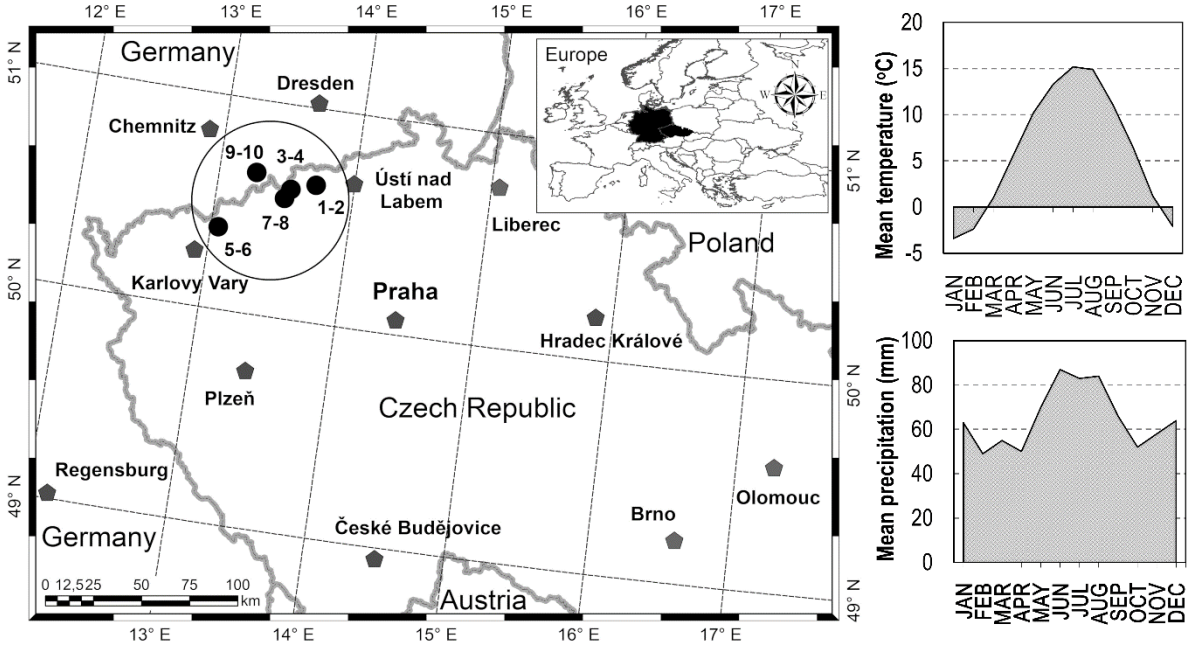
Klimatické poměry Krušných hor jsou určovány převážně chladným a vlhkým klimatem, kdy zejména náhorní plošina a hřebenové partie patří k nejchladnějším oblastem České republiky (Hlásny et al., 2011). Průměrná roční teplota se zde pohybuje v rozmezí 4–6 °C, v nejvyšších partiích klesá i pod tuto hodnotu. Roční úhrn srážek je značně variabilní v závislosti na nadmořské výšce a expozici, v hřebenových oblastech a na náhorní plošině běžně přesahuje 1 000 mm, v některých exponovaných lokalitách může dosahovat až 1 200 mm, zatímco v podhůří, ve srážkovém stínu se srážky pohybují kolem 650–800 mm (Kandler, Innes, 1995). Srážkový režim je charakteristický sezónními výkyvy s minimem v zimních měsících (zejména únor) a maximem v letním období (červen–červenec). Významnou část ročních srážek tvoří sněhové srážky, které v horských partiích zajišťují dlouhodobou zimní zásobu vody a přispívají ke stabilitě místních hydrologických poměrů. Vegetační období je zde krátké, často nedosahuje ani 140 dní v roce (Ramsar, 2018; ČHMÚ, 2022).

Půdní pokryv Krušných hor je podmíněn jednak geologickým podložím, jednak dlouhodobým působením klimatu a také historickými disturbancemi (Machová et al., 2018; Podrázský et al., 2019) Převládají zde kambizemě, kryptopodzoly, které v nejvyšších polohách přecházejí do podzolů, v zamokřených oblastech a v nivách vodních toků se vyskytují gleje a organozemě s mocným organickým horizontem (Wagner et al., 2010; Vacek et al., 2017). Půdy jsou obecně kyselé, s nízkou zásobou živin a omezenou pufrační kapacitou, což je důsledkem jak přírodních podmínek, tak i

historické antropogenní zátěže, zejména imisní kalamity druhé poloviny 20. století. V nejvyšších partiích a na náhorních plošinách se nacházejí rozsáhlá horská rašeliniště postglaciálního stáří, která patří k nejvýznamnějším biotopům v rámci České republiky a dosahují mocnosti až 14 m (Vacek et al. 2019; Vacek et al. 2020).

Vegetace Krušných hor je výsledkem dlouhodobého vývoje od konce poslední doby ledové a odráží jak přirozené podmínky, tak zásahy člověka. Dominantním typem přirozené lesní vegetace jsou mezotrofní bučiny (*Fagetum mesotrophicum*), jedlobučiny (*Abieto-Fagetum*) a smrkobučiny (*Piceeto-Fagetum*), které se vyskytují na stanovištích s dostatkem vláhy a živin. V sušších a teplejších polohách se objevují subxerotermní bučiny (*Fagetum subxerothermicum*), adaptované na nižší dostupnost vody a vyšší teploty. Ve vyšších nadmořských výškách a na extrémních stanovištích přechází vegetace do bukosmrkových a smrkových lesů, přičemž nad 950 m n. m. je již převaha smrku absolutní. Významnou součástí bioty jsou také suťové lesy na strmých svazích (*Tilio-Acerion*), olšiny v nivách vodních toků (*Carici remotae-Fraxinetum*) a rozsáhlá vrchoviště s unikátní rašeliništní flórou.

Z hlediska biodiverzity patří Krušné hory k územím s vysokým podílem přírodě blízkých biotopů, přičemž nejcennějšími jsou horská rašeliniště, fragmenty původních bučin a suťových lesů a některé reliktní druhy rostlin i živočichů. Významná je také mozaika otevřených ploch s jezírky, šlenky a bulty na rašeliništích, které vytvářejí unikátní mikroreliéf a poskytují útočiště řadě specializovaných druhů (Ramsar, 2018; Fuchs et al., 2021).



Obr. 9. Lokalizace porostů buku lesního na výzkumných plochách v Krušných horách a průměrné měsíční klimatické hodnoty (1960-2020); mapa byla vytvořena v softwaru ArcGIS 10 (Esri).

4.1.2 Krkonoše

Krkonoše představují nejvyšší pohoří České republiky, jehož geologický základ tvoří krkonošsko-jizerské krystalinikum. Tento komplex je budován převážně metamorfovanými horninami starohorního až prvohorního stáří, včetně svorů, fylitů, ortorul a krystalických vápenců, které vznikly během kadomského a variského vrásnění (Geologická encyklopedie, 2025). V období karbonu proniklo do těchto struktur mohutné těleso krkonošsko-jizerského plutonu, tvořeného biotitickými granity, jež určují morfologii hřebenových partií, včetně ikonického tvaru Sněžky (1603 m n. m.) – (Jungová et al., 2023).

Reliéf Krkonoš byl výrazně modelován během čtvrtohorních glaciálních a periglaciálních procesů. Ledovcová eroze vytvořila charakteristické tvary, jako jsou kary (např. Labský a Obří důl), trogy a morénové valy, zatímco mrazové zvětrávání formovalo kryoplanační terasy, kamenná moře a soliflukční valy, které nemají obdoby v jiných středoevropských pohořích (Sheposh, 2024).

Pohoří se vyznačuje oceánským klimatem s průměrnou roční teplotou v hřebenových oblastech kolem 0–2 °C a srážkovými úhrny přesahujícími 1200 mm/rok (ČHMÚ,

2022). V zimě zde sněhová pokrývka dosahuje až 300 cm a přetrvává 150–180 dní, což vytváří ideální podmínky pro perzistenci periglaciálních jevů (Sheposh, 2024). Letní teploty v nižších polohách (např. v údolí Labe) se pohybují kolem 14–16 °C, zatímco inverzní situace v zimě mohou vést k teplotním rozdílům až 20 °C mezi údolími a hřebeny (Hlásny et al., 2011). Extrémní mikroklimatické podmínky, jako jsou silné větry (až 55 m/s na Sněžce) a časté mlhy silně ovlivňují distribuci vegetace a půdní procesy.

Půdní pokryv Krkonoš je silně ovlivněn kyselým geologickým podložím a drsným klimatem. V nižších polohách převažují kambizemě, které ve středních polohách přecházejí v kryptopodzoly a ve vyšších polohách přecházejí v podzoly a rankery s vysokým podílem skeletu (Křížek, Uxa, 2013). V rašeliništích a zamokřených oblastech se vyskytují organozemě a gleje, jejichž mocnost nepřesahuje 2–3 m (Kocianová et al., 2020). Imisní zátěž v 80. letech 20. století způsobila acidifikaci půd (pH < 4,0) a úbytek živin, což vedlo k rozsáhlému odumírání smrkových porostů (Vacek et al., 2021a).

Hydrologická síť Krkonoš je tvořena řekami Labe, Úpa a Mumlava, které odvádějí vodu do Severního a Baltského moře. Specifickým rysem jsou horské prameniště s vysokou koncentrací rozpuštěného organického uhlíku (DOC), která jsou klíčová pro zásobování podhůří kvalitní vodou (Křížek, Uxa, 2013).

Vegetace Krkonoš je rozvrstvena do tří výškových pásem:

1. Submontánní stupeň (do 800 m n. m.): Dominují smíšené lesy s bukem lesním, jedlí bělokorou a javorem klenem na kambizemích (Vacek et al., 2021a).

2. Montánní stupeň (800–1200 m n. m.): Převládají smrkové lesy s vtroušeným jeřábem ptačím, které jsou na kyselých podzolech náchylné k disturbancím (vichřice, kůrovec) – (Kocianová et al., 2020).

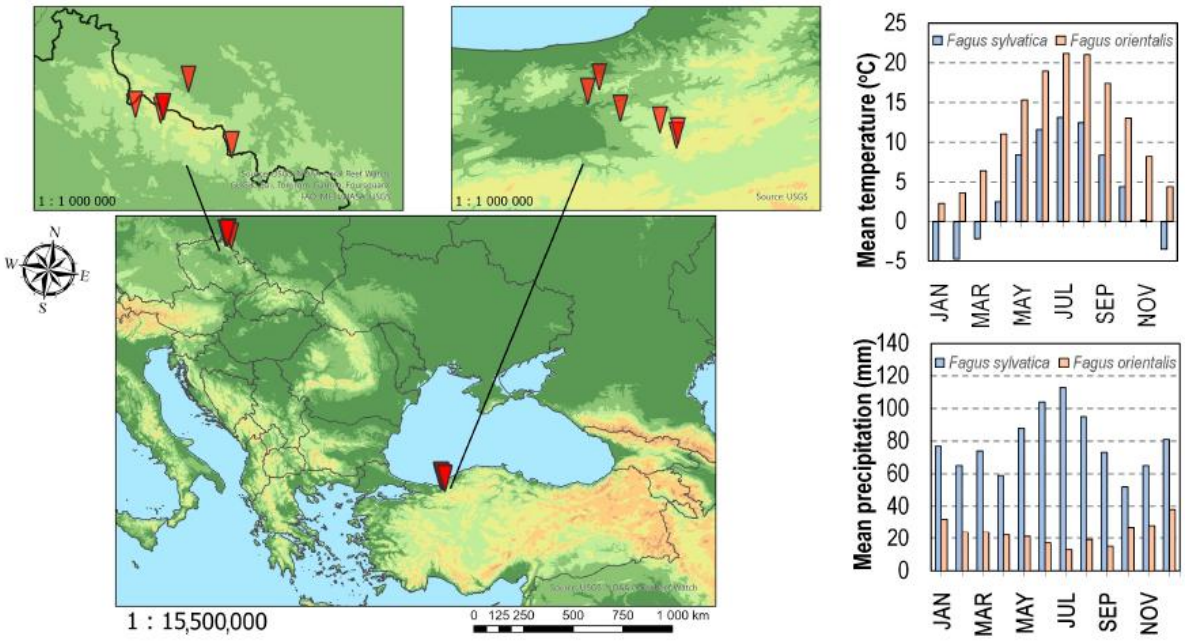
3. Alpínský stupeň (nad 1200 m n. m.): Tvořen klečovými porosty, smilkovými holemi a lišejníkovými tundrami s reliktními druhy, jako je jestřábník krkonošský (*Hieracium nigrescens*) – (Kocianová et al., 2020).

Unikátním ekosystémem jsou horská rašeliniště, která hostí endemity jako ostružiník krkonošský (*Rubus chamaemorus*) a masožravou rosnatku okrouhlolistou (*Drosera*

rotundifolia). Studie genetické variability invazního šťovíku alpského (*Rumex alpinus*) prokázala, že populace v Krkonoších mají nižší diverzitu oproti alpským, což naznačuje omezený genový tok a adaptaci na extrémní podmínky (Jungová et al., 2023).

Krkonoše byly po staletí ovlivňovány těžbou dřeva pro sklářský průmysl, pastvou a turismem. V 19. století zde vznikla síť horských bud, které sloužily jako základna pro průzkum hor, ale také přispěly k fragmentaci lesních porostů (Kocianová et al., 2020). Imisní kalamita v 80. letech 20. století zasáhla až 50 % lesní plochy, což vedlo k zalesňování i nepůvodními dřevinami, jako je smrk pichlavý a borovice pokroucená (Vacek et al., 2021b).

Krkonošský národní park (KRNAP), vyhlášený v roce 1963, se zaměřuje na obnovu přirozených ekosystémů. Mezi klíčová opatření patří reintrodukce jedle bělokoré, redukce spárkaté zvěře a využití dálkového průzkumu Země pro monitoring zdravotního stavu lesů (Vacek et al., 2021b).



Obr. 10. Lokalizace trvalých výzkumných ploch s bukovými porosty a průměrné měsíční klimatické hodnoty (1962-2020) pro Krkonoškou a Tureckou oblast; mapa byla vytvořena v softwaru ArcGIS 10.8 (Esri).

4.1.3 Lokality nižších poloh

Jedna ze studijních lokalit nižších poloh se nachází v lesích České zemědělské univerzity v nadmořské výšce 440 m n. m. Průměrná roční teplota je 7,8 °C a roční úhrn srážek je 623 mm; v průběhu období od dubna do září je průměrná teplota 14 °C. Délka vegetačního období je přibližně 158 dní (Bílek et al., 2009). Tato lokalita je charakteristická výraznou půdní heterogenitou s výskytem výhradně semihydromorfních a hydromorfních půdních typů (pseudoglej, stagnoglej, glej a jejich subtypy). Geologické podloží tvoří moldanubický granit s obsahem polygenetických jílů, přičemž povrch půdy je výrazně pokryt balvany. V areálu se nacházejí dva prameny – dochází zde k výraznému nasycení půdy vodou. To vede k vlhkostem překračujícím retenční kapacitu půdy, s pohybem gravitační vody, avšak bez povrchového odtoku, což vede k oglejení (Fuchs et al., 2025). Z typologického hlediska se jedná o stanoviště živinově středně bohaté bučiny (*Fagetum oligo-mesotrophicum*) (Viewegh et al. 2003).

Druhá lokalita se nachází na školním lesním podniku Mendelovy univerzity a leží v nadmořské výšce 430 m n. m. Průměrná roční teplota je 10,3 °C a roční úhrn srážek je 473 mm; v průběhu období od dubna do září je průměrná teplota 17,3 °C. Typickou charakteristikou této lokality je výrazná půdní homogenita s jediným půdním typem – modální kambizemí. Geologická stavba je tvořena především silikátovými sedimenty rudických vrstev s příměsí sprašových jílů, v kontaktu s vápencovým podložím Moravského krasu, které vystupuje do různé hloubky, avšak vždy mimo půdní profil. Lokalita vykazuje trvale nízké hodnoty půdní vlhkosti po celé vegetační období, zvláště během růstové sezóny. Typologicky je toto stanoviště zařazeno do živinově středně bohaté dubovébučiny (*Querceto-Fagetum oligo-mesotrophicum*) – (Viewegh et al., 2003).

4.1.4 Turecko

Jedna z výzkumných lokalit se nacházela v Turecku. Výzkum byl realizován podél výškového gradientu v rozmezí 360 až 1430 m n. m. v lesních porostech Černomořské oblasti (Black Sea Region, BSR) na území provincie Düzce v Turecku. Tato provincie se nachází v západní části BSR a spadá do Euro-sibiřské floristické oblasti. (Ayan et

al., 2022). Klimatické podmínky lokality charakterizuje průměrná roční teplota 13,4 °C a roční úhrn srážek přesahující 820 mm (Vacek et al., 2020d).

Půdní poměry jsou značně variabilní, přičemž textura půd kolísá od jílovité přes jílovitohlinitou až po hlinitojílovitou. Svrchní vrstva půdního profilu (hrabanka) dosahuje mocnosti 3–5 cm, horizont A je vyvinut do hloubky přibližně 10 cm, zatímco horizont B má tloušťku 40–60 cm (Yılmaz, 2019). Kamenitost půdy se pohybuje ve středních hodnotách, konkrétně mezi 10 a 30 % objemu. Celková hloubka půdního profilu činí 110 cm. Z hlediska půdní klasifikace se jedná převážně o půdy typu Inceptisols, konkrétně o subtyp Haplumbrepts. Jedná se tedy o půdy kambisolů. Podle klimatické klasifikace Köppena spadá studovaná oblast do dvou klimatických typů: Cfb (mírné oceánické klima) a Dfb (vlhké kontinentální klima s teplým létem) – (Peel et al., 2007).

4.2 Sběr dat

4.2.1 Stromové patro

Pro určení struktury a produkce mateřského porostu proběhlo měření na výzkumných plochách o rozměrech: 25 x 25 m (625 m²) – viz trvalé výzkumné plochy v Krušných horách. Při zjišťování růstové reakce buku lesního a buku východního bylo založeno celkem 12 TVP o rozměrech 40 × 40 m (1600 m²) – viz trvalé výzkumné plochy v Turecku. K měření bylo využito technologie FieldMap (IFER, Česká republika), která zaznamenává polohy všech jednotlivých stromů s výčetní tloušťkou (dbh) ≥ 4 cm, včetně měření korunové projekce ve čtyřech směrech. Tato technologie se využívá k přesnému a rychlému sběru dat z terénu. Vyhodnocení dat a jejich zpracování je pak provedeno pomocí programů v počítači (viz Analýza dat). U všech stromů byla změřena výčetní tloušťka posuvným měřidlem Mantax Blue (Haglöf, Švédsko) s přesností 1 mm, dále pak výška stromů a výška nasazení koruny. Výšky byly změřeny laserovým výškoměrem Vertex (Haglöf, Švédsko) s přesností 0,1 m. Za nasazení zelené koruny u jehličnatých dřevin je považován přeslen s nejméně se dvěma živými větvemi. Za nasezení koruny u listnatých dřevin se pak jedná o první rozdvojení kmene (Sharma et al., 2016). Výšky nasazení koruny byly též 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 klasifikace (Kraft, 1884) do pěti tříd: předrůstavé, úrovňové, z

části úrovňové, podúrovňové – vrůstavé, podúrovňové – částečně zastíněné, potlačené – životaschopné, potlačené – odumírající a odumřelé.

4.2.2 Přirozená obnova

Při zjišťování přirozené obnovy (viz. Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts. (Czech Republic and Germany) byly zvoleny trvalé výzkumné plochy v podobě transektů (celkem 10 ploch) o velikosti 3 × 30 m (90 m^2) směrem do po svahu pomocí lesnického ocelového pásma. Výzkumné plochy byly náhodně vybrány dle souřadnice pomocí RNG funkce. Hranice plochy byla vytyčeny minimálně 10 m od okraje porostu. Všechny rohy plochy byly stabilizovány. Následně plochy byly jednotlivé transekty rozděleny na 10 čtvercových ploch (3 × 3 m).

Při zjišťování struktury a produkce lesních porostů (článek zhodnocení různých způsobů hospodaření z hlediska udržitelnosti bukových lesů pod tlakem zvěře v českých horách) bylo pro určení kvantitativních a kvalitativních parametrů přirozené obnovy, založeno 5 zkusných čtvercových ploch o velikosti 3 × 3 m (celkem 45 m^2) na jedné trvalé výzkumné ploše. Výzkumných ploch bylo 18, bylo tedy hodnoceno celkem 90 zkusných čtvercových ploch.

Na každé zkusné čtvercové ploše byly změřeny jednotlivé semenáčky od 10 cm výšky až po DBH ≤ 7 cm. Navíc byly u každého jedince zaznamenány následující údaje: počet jedinců přirozené obnovy, druh dřeviny, výška, pěstební kvalita (hodnocena pouze u jedinců vyšších než 1 m na škále 1–4), stav okusu (starý, nový, opakovaný, bez poškození) a typ poškození (terminální, boční, kombinovaný, bez poškození). Výška byla měřena latí s přesností na 1 cm.

Hodnocení pěstební kvality jednotlivých jedinců proběhlo podle následující škály:

1. kvalita – rovný přímý vitální jedinec bez rozvětvení vykazující dobrý výškový přírůst a tvořící budoucí základ porostu,

2. kvalita – lehce křivý jedinec či jedinec s mírným rozvětvením, který v případě nutnosti může ještě nahradit jedince s kvalitou jedna, opět dobrý přírůst (Obr. 11),

Obr. 11. Semenáček buku lesního s pěstební kvalitou 2 (foto: autor práce).

3. kvalita – křivý rozvětvený jedinec z pěstebního hlediska nevhodný pro budoucí porost, vykazuje nepravidelný či malý přírůst,

4. kvalita – silně deformovaný či velmi rozvětvený jedinec vykazující minimální až nulový přírůst či odumírající jedinec s typickým keřovitým vzhledem (Obr. 12).

Obr. 12. Semenáček buku lesního s pěstební kvalitou 4 (foto: autor práce).

4.2.3 Dendrochronologie

Pro analýzu radiálního růstu byly z buků odebrány vývrty pomocí Presslerova nebozezu (Haglöf, Švédsko) ve výšce 1,3 m nad zemí ve směru po svahu. Výběr stromů probíhal náhodně (RNG funkce) a zaměřoval se na předrůstavé a dominantní jedince podle Kraftovy klasifikace (Kraft, 1884), které reprezentují horní stromové patro s průměrem ve výčetní výšce (DBH) nad 30 cm.

Při zjišťování a zhodnocení vlivu hospodaření na lesní porosty (článek zhodnocení různých způsobů hospodaření z hlediska udržitelnosti bukových lesů pod tlakem zvěře v českých horách) bylo u každé varianty lesního hospodaření (3 varianty) odebráno 36 vývrtů, což představovalo celkem 108 vývrtů.

Při zjišťování růstové reakce buku lesního a buku východního podél gradientu nadmořské výšky bylo odebráno na každé ploše 30 vzorků buku z úrovňových i

nadúrovňových stromů, klasifikovaných pomocí Kraftovy klasifikace (Kraft, 1884), celkem bylo odebráno 360 ks vývrtů. Roční přírůsty letokruhů byly měřeny s přesností 0,01 mm pomocí binokulárního mikroskopu Olympus na měřícím stole LINTAB a zaznamenávány v softwaru TsapWin (Rinntech).

4.3 Analýza dat

Základní parametry struktury, biodiverzity a produkce stromového patra byly vyhodnoceny v softwaru SIBYLA Triquetra 10 (Fabrika, 2005) na základě prostorově explicitních dat z terénních měření. Vstupní data zahrnovala všechny naměřené dendrometrické charakteristiky jednotlivých stromů, tedy druh, souřadnice, výšku, výčetní tloušťku (DBH), šířku koruny odvozenou z korunové projekce, výšku nasazení živé koruny a věk. Objem stromů byl vypočten pomocí objemových rovnic publikovaných Petrášem a Pajtíkem (1991). Pro hodnocení hustoty porostu bylo využity stupně zápoje podle metodiky Crookstona a Stage (1999) a relativní index hustoty porostu (SDI) (Reineke, 1933), který byl stanoven jako poměr aktuálního hustoty k jeho maximální hodnotě, přičemž maximální hustota pro buk (1 050 stromů na hektar) vycházel z růstových tabulek Halaje (1987).

Pro každou trvalou výzkumnou plochu byly pro stromové patro i přirozenou obnovu vypočteny indexy druhové bohatosti podle Margalefa (1958), druhové heterogenity podle Shannona (1948) a druhové vyrovnanosti podle Pielou (1975). Vertikální struktura byla hodnocena indexem Arten-profilu podle Pretzscha (1992), vertikální diverzitou dle Jaehneho a Dohrenbusche (1997) a Giniho indexem (1921). Horizontální struktura byla analyzována indexem agregace podle Clarka a Evanse (1954), kde hodnoty pod 1 značí shlukovitost a nad 1 pravidelnost rozmístění. Strukturální diferenciace zahrnovala výškovou a tloušťkovou diferenciaci podle Füldnera (1995) a korunovou diferenciaci dle Jaehneho a Dohrenbusche (1997). Komplexní diverzita porostu byla posuzována jako kombinace druhové diverzity, vertikální struktury, prostorového rozložení a korunové diferenciace. V Tab. 2. je uveden základní přehled indexů diverzity porostu a jejich interpretace.

Tab. 2. Přehled indexů diverzity porostu a jejich interpretace.

Kritérium	Kvantifikátor	Zkratka	Reference	Interpretace
Druhová diverzita	Bohatost	D (Mi)	Margalef (1958)	minimální D = 0, vyšší hodnoty = vyšší bohatost
	Heterogenita	H´ (Si)	Shannon (1948)	minimální H´ = 0, vyšší hodnoty = vyšší heterogenita
	Vyrovnanost	E (Pii)	Pielou (1975)	rozsah 0–1; minimální E = 0, maximální E = 1
Horizontální struktura	Index agregace	R (C&Ei)	Clark a Evans (1954)	průměrná hodnota R = 1; agregace R < 1, regularita R > 1
Vertikální struktura	Arten-profil index	A (Pri)	Pretzsch (1992)	rozsah 0–1; vyvážená vertikální struktura A < 0,3; výběrný les A > 0,9
	Vertikální diverzita	S (J&Di)	Jaehne a Dohrenbusch (1997)	nízká S < 0,3, střední S = 0,3–0,5, vysoká S = 0,5–0,7, velmi vysoká diverzita S > 0,7
	Giniho index	G (Gi)	Gini (1921)	rozsah 0–1; nízká diferenciace G < 0,3, velmi vysoká G > 0,7
Strukturální diferenciace	Tloušťková dif.	TMd (Fi)	Füldner (1995)	rozsah 0–1; nízká TM < 0,3, velmi vysoká diferenciace TM > 0,7
	Výšková dif.	TMh (Fi)		
	Korunová dif.	K (J&Di)	Jaehne a Dohrenbusch (1997)	nízká K < 1,0, střední K = 1,0–1,5, vysoká K = 1,5–2,0, velmi vysoká diferenciace K > 2,0
Komplexní diverzita	Diverzita porostu	B (J&Di)	Jaehne a Dohrenbusch (1997)	monotónní struktura B < 4; nerovnoměrná struktura B = 6–8; velmi diverzifikovaná struktura B > 9

Data letokruhů byla zpracována v programu R s využitím balíčku dplR (Team R Core, 2018; Bunn, 2010). Pro odstranění věkového trendu byla použita negativní exponenciální detrendace s vloženým splinem o délce třetiny věku stromu. Kvalita chronologií byla ověřena hodnotou signálu populace EPS (expressed population signal), přičemž za použitelnou byla považována EPS vyšší než 0,85 (Bunn et al., 2018). Dále byl sledován poměr signálu k šumu SNR (signal to noise ratio), meziřadové korelace (R-bar) a autokorelace (AR1) (Fritts, 1976; Wigley et al., 1984). signifikatně negativní roky byly identifikovány jako přírůstky menší než 40 % průměru za předchozí čtyři roky u alespoň 20 % stromů na ploše (Desplanque et al., 1999).

Pro vizualizaci druhové skladby a distribuce průměrů a výšek byly vytvořeny grafy v Excelu. Statistické testy zahrnovaly Shapiro-Wilkův test normality, Bartlettův test homogenity rozptylu a pro srovnání parametrů byla použita analýza rozptylu (ANOVA) s následným Tukeyho HSD testem, případně neparametrický Kruskal-Wallisův test v případě nesplnění předpokladů normality a homogenity. Periodicita růstu byla analyzována pomocí spektrální analýzy ve Statistica 13 (Tibco, 2017).

Vztahy mezi produkčními parametry, strukturou porostu, poškozením okusem a managementem byly hodnoceny pomocí analýzy hlavních komponent v programu CANOCO 5 (Šmilauer, Lepš, 2014). Před analýzou byla data standardizována a logaritmována. Výsledky byly prezentovány formou ordinačních diagramů a prostorové rozložení ploch bylo zpracováno v ArcGIS 10 (Esri, 2011). Tato metodika umožnila komplexní hodnocení vlivu hospodářských opatření a environmentálních faktorů na stabilitu bukových ekosystémů.

5 Výsledky – přehled publikovaných prací

Přehled publikovaných prací zahrnuje čtyři tematické okruhy, které jsou spolu provázané s důrazem na klimatické změny. První tematický okruh tvoří review o buku lesním (článek 1), druhý tematický okruh je zaměřen na škody zvěří (článek 2), třetí tematický okruh se zabývá růstovými procesy (články 3 a 4) a čtvrtý tematický okruh je orientován na způsoby pěstování (článek 5). Čtyři články byly publikované (2krát Central European Forestry Journal, 1krát Journal of Forest Science, 1krát Forests), jeden (článek 5) byl zaslán do redakce European Journal of Forest Research. Jednotlivé články na sebe tematicky úzce navazují a snaží se podchytit danou problematiku struktury, vývoje a managementu bukových porostů v širších souvislostech nejen ve střední Evropě (Česká republika, Německo, Polsko), ale i ve vazbě na buk východní v Turecku.

Tematický okruh 1: review o buku lesním (článek 1):

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

Tematický okruh 2: škody zvěří v bukových porostech (článek 2):

Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., & Gallo, J. (2021): Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts. (Czech Republic and Germany). Central European Forestry Journal, *67*(3): 166-180.

Tematický okruh 3: Růstové procesy buku v různých stanovištních a porostních poměrech (článek 3 a 4):

Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Černý, J., Cukor, J., Šimůnek, V., ... & Hájek, V. (2025a): Growth Responses of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Along an Elevation Gradient Under Global Climate Change. Forests, *16*(4): 655.

Vacek, Z., Tomášková, I., **Fuchs, Z.**, Šimůnek, V., Vacek, S., Cukor, J., ... & Duchan, M. (2025b): Impact of technical water retention on European beech (*Fagus sylvatica* L.) resilience and growth dynamics. Journal of Forest Science, 71(3): 124-137.

Tematický okruh 4: Pěstování bukových porostů (článek 5):

Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J., Šimůnek, V., Gallo, J. (2025c): Different Management Strategies for Sustainability of European Beech Forests under Game Pressure and Climate Change in Czechia Mountains. Europena Journal of Forest Research, in review.

5.1 European beech (*Fagus sylvatica* L.): A promising candidate for future forest ecosystems in Central Europe amid climate change.

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

Abstrakt

Buk lesní představuje strom budoucnosti s ohledem na probíhajících klimatickou změnu, avšak je důležité zhodnocení jeho rozšíření a hospodářského využití jako náhrady za ubývající dřeviny, které jsou v současné době na ústupu. Publikace se zabývá rozborem 140 literární rešerší, kde bylo zhodnoceno postavení a perspektiva buku lesního v kontextu klimatické změny jako klíčového druhu pro budoucí lesní ekosystémy střední Evropy. Bylo zjištěno, že buk je klimaxovou, stínomilnou dřevinou s vysokou ekologickou plasticitou, která umožňuje jeho úspěšné uplatnění v širokém spektru stanovišť, zejména ve středních a vyšších polohách. V minulosti došlo v důsledku změn hospodaření a preferencí jehličnanů k výraznému poklesu jeho zastoupení, přesto je v současnosti opětovně považován za perspektivní dřevinu, zejména jako náhrada za ustupující smrk ztepilý ve středních polohách.

Bylo potvrzeno, že buk je schopen přirozené obnovy pod mateřským porostem, avšak úspěšnost této obnovy je ovlivňována nepravidelností semenných let, klimatickými extrémy, pozdními mrazy, suchem a také vysokou populační hustotou spárkaté zvěře, která způsobuje intenzivní poškození semenáčků okusem.

V optimálních podmínkách, charakterizovaných dostatkem vláhy a živin, buk vykazuje intenzivní růst a schopnost vytlačovat konkurenční dřeviny. Naopak za podmínek dlouhodobého sucha a vysokých teplot dochází ke ztrátě jeho vitality, poklesu produkce i konkurenční schopnosti. Pro praxi bylo doporučeno upřednostňovat vhodný sadební materiál, podporovat přirozenou obnovu a uplatňovat přírodě blízké způsoby hospodaření, zejména výběrný a podrostní způsob, které nejlépe odpovídají ekologickým nárokům buku a zvyšují jeho stabilitu i biodiverzitu.

Z hlediska ohrožení bylo konstatováno, že buk je relativně odolný vůči většině biotických i abiotických stresorů, avšak je citlivý na dlouhodobé působení sucha, extrémní výkyvy teplot a některé choroby (např. nekróza kůry, houbové patogeny rodu *Phytophthora*). Významným rizikem je také narůstající tlak spárkaté zvěře, která omezuje přirozenou obnovu a snižuje kvalitu mladých porostů. V souvislosti s klimatickou změnou bylo zjištěno, že buk expanduje do vyšších poloh a severnějších oblastí, zatímco v nižších a sušších lokalitách může být jeho vitalita a produkce výrazně ohrožena. Modelové studie potvrzují, že v optimálních stanovištích lze očekávat i nadále jeho vysokou produkci a ekologickou stabilitu, zatímco v marginálních podmínkách je nutné počítat s poklesem růstu a rizikem odumírání.

Pro adaptaci lesních ekosystémů bylo doporučeno diverzifikovat druhovou skladbu, podporovat mozaikovitost a strukturálně diferencovanou výstavbu porostů a využívat pozitivní výběr horního stromového patra. Klíčové je také sledovat posuny lesních vegetačních stupňů a přizpůsobovat hospodářská opatření aktuálním klimatickým trendům. Celkově bylo konstatováno, že buk lesní představuje perspektivní dřevinu pro budoucí lesnictví střední Evropy, avšak jeho úspěšné pěstování bude podmíněno respektováním ekologických nároků, ochranou před zvěří a pružnou adaptací na klimatické změny.

Klíčová slova: přírodě blízké lesní hospodaření; přirozená obnova; produkce; ekologické nároky; hrozby

Cent. Eur. For. J. 70 (2024) 62–76 sciendo DOI: 10.2478/forj-2023-0020 CENTRAL EUROPEAN Forestry Journal

REVIEW PAPER

European beech (*Fagus sylvatica* L.): A promising candidate for future forest ecosystems in Central Europe amid climate change

Zdeněk Fuchs[1], Zdeněk Vacek[1], Stanislav Vacek[1], Jan Cukor[1, 2], Václav Šimůnek[1], Igor Štefančík[3], Pavel Brabec[1], Ivo Králíček[4]

[1]*Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, CZ-165 00, Prague 6, Czech Republic*

[2]*Forestry and Game Management Research Institute, v. v. i., Strnady 136, CZ-252 02 Jíloviště, Czech Republic*

[3]*National Forest Centre – Forest Research Institute Zvolen, T. G. Masaryka 2175/22, SK-960 92 Zvolen, Slovak Republic*

[4]*University of Hradec Králové, Faculty of Science, Rokitanského 62, CZ-500 03 Hradec Králové, Czech Republic*

Abstract

On the one hand, the European beech (*Fagus sylvatic*a L.) is the tree of the future due to ongoing climate changes, on the other hand, there are questions about its expansion and economic use as a replacement for the declining Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). This literature review examines 140 studies summarizing basic research on beech in the context of climate change. As a climax tree species, beech is becoming dominant again in parts of its original range at the middle and higher altitudes of Central Europe, following spruce. It is a shade-loving species that can thrive in various types of mixed forest stands. To cultivate beech, close-to-nature methods, shelterwood, or selection management are optimal. The occurrence of the beech seed year is influenced by factors such as precipitation, temperature, drought, and air pollution. Although beech is generally considered resistant to abiotic and biotic factors, it often needs protection against hoofed game browsing in the earliest stages of development. As climate change progresses, it is essential to cultivate beech in areas rich in precipitation and nutrients where it can thrive even under more extreme conditions. In optimal conditions, beech has shown intensive regeneration in recent years, aggressively displacing other tree species. However, with insufficient precipitation and prolonged periods of drought, beech loses its vigor, production, and ability to compete. For adaptation to climate change, it is recommended to select appropriate beech provenance, promote natural regeneration, and cultivate structurally differentiated stands through positive-selection thinning from above.

Key words: close-to-nature silviculture; natural regeneration; production; ecological requirements; threats

Editor: Bohdan Konôpka

1. Introduction

European beech is a tree species typical of oceanic and suboceanic climates. It is susceptible to drought and late frosts (Ningre & Colin 2007; Gazol et al. 2019). Beech forests form Central Europe's most important forest ecosystems, primarily at altitudes between 100 and 900 meters above sea level (von Oheimb et al. 2005). Beech is profoundly sciophilous, i.e., tolerates permanent shade, and therefore, is suitable for shelterwood and selection silvicultural systems (Barna 2011; Barna et al. 2011). Beech stands also endure thinning well, even at an older age, because their crowns respond well to release (Štefančík 2015; Štefančík et al. 2018a). Beech is a dominant tree species in a large spectrum of habitats, except for waterlogged soil, and is classified as a climax tree species (Slezák et al. 2016). Its representation in the Czech Republic, as well as in Central Europe, decreased significantly in the past. Its natural representation in the Czech Republic is 40.2%. Currently, it is only 9.3%, while the recommended share is 18.0% (MZE 2022). The shade-loving beech has the prerequisites for spontaneous natural regeneration in old stands with reduced stand density (Barna & Bošela 2015). However, on sites lacking the protection of the parent stand, its natural regeneration often suffers from late frosts and excessive weeds. To obtain high-quality wood, we need high-density and healthy young growth on suitable sites (Štefančík 2015).

**Corresponding author. Zdeněk Vacek, e-mail: vacekz@fld.czu.cz*
© 2023 Authors. This is an open access article under the CC BY 4.0 license.

The ability of beech to regenerate naturally is reduced as a consequence of a significant decrease in the quantity and quality of fructification due to air pollution (Vacek 1988). Additionally, the high fructification irregularity causes problematic and unreliable natural regeneration (Vacek & Mareš 1985). When beech is reintroduced, underplanting appears to be a suitable implementation method. In clearings, it should be planted using the ecological shelter of mature stands (Podrázský et al. 2019). Currently, beech is threatened by climate change, causing higher average temperatures and more frequent long-term droughts, affecting the growth, competitiveness, and shifts in distribution ranges of this tree species (Knutzen et al. 2017; Vacek et al. 2023).

The radial increment of European beech is better adapted to climatic fluctuations at lower and middle altitudes and in nutrient-rich habitats (Aertsen et al. 2014; Vacek et al. 2019). At lower altitudes, beech is more susceptible to fluctuations such as drought or summer heat. At higher altitudes, however, beech is limited by low temperatures and spring frosts, which can significantly damage it, especially during shooting (Králíček et al. 2017; Šimůnek et al. 2019; Vančura et al. 2022). The limitation of growth by drought is also evident in the southern range of this tree species – in the Mediterranean mountains (Tegel et al. 2014; Tognetti et al. 2019), whereas in the northern range, the growth is limited by low temperatures (Dittmar et al. 2003; Dorado-Liñán et al. 2019). During the ongoing climate change, the European beech expands northwards in Europe even at lower altitudes, while contrastingly, it is the high mountain areas in the southern part of the distribution. Beech also has the potential for afforestation of agricultural land (Penuelas & Boada 2003; Bolte et al. 2010; Kramer et al. 2010; Cukor et al. 2022; Vacek et al. 2023).

Beech stands are also affected by cyclical events during climate change, which subsequently are reflected in their increment. One commonly recurring cyclical influence is the solar cycle, which has been confirmed in the tree-ring growth of beech stands across Europe (Šimůnek et al. 2020, 2021; Komitov 2021). However, the most important cycles include the temperature (7-year and 3-year cycles) and precipitation (3.3-year and 2.4-year cycles). Climatic cycles are also indirectly linked to more frequent beech stand fructification. According to a study from Sweden, fruiting has been more frequent in the last few decades, at an interval of three to four years (Drobyshev et al. 2014). Seed years directly depend on summer temperatures, which influence fructification. Positive temperature anomalies affect the seed year one to two vegetation seasons before a massive seed year. Recently, beech stands have become more prolific, contributing to their intensified expansion in Central and Northern Europe, where they have also been shifting to higher altitudes (Saltré et al. 2013; Pavlović et al. 2019). Due to its plasticity, European beech appears to be one of the most promising tree species for tolerating higher mean annual temperatures caused by climate change, which has had a positive effect on this species in recent years.

This literature review of 140 studies aims to assess the role, opportunities, and risks of European beech in European forestry. Specifically, the aim is to focus on a detailed review of (i) the species' description and distribution, (ii) ecological requirements, (iii) threats and diseases, (iv) habitat and stand conditions, and (v) close-to-nature silvicultural management, all in the face of ongoing climate change.

2. Description and distribution

European beech is a large deciduous tree growing 35 to 40 m tall (von Wuehlisch 2008). The root system is heart-shaped or sometimes taproot-like, strongly branched with strong lateral roots (Kodrík & Kodrík 1999). The trunk is slender and cylindrical, and may occasionally show longitudinal callus tissue, and can be twisted or transversely corrugated. It reaches a diameter of up to 1 m. The bark is smooth, grey to white-grey, rarely fissured, with various bark forms (von Wuehlisch 2008). The crown is set high and spherical, richly branched, and variable in shape, with strong branches usually angled away from the trunk (Wagner et al. 2010). The branching of beech is variable, determined by environmental – especially light – conditions and interspecific competition (Bayer et al. 2013). The crown morphology is characterized by forks, negatively influencing the distribution of wood mass (Vacek 1987). Annual shoots are reddish-brown, initially whitish-hairy, and later glabrous. Buds are zigzag, slenderly spindle-shaped, 10–25 mm long, and cinnamon brown. Scales are whitish at the tip. Leaves are short-petiolate, the blade is elliptic to ovate-elliptic, 5–7 cm long and 3–6 cm width (leaf area 12–26 cm^2), entire or slightly serrated, wavy on the edge, glabrous and shiny on the face, paler on the underside, retaining long, white-silk hairs in the leaf axils and on larger veins (Hladká & Čaňová 2005). Lateral veins are in five to nine pairs. The petiole is 5–10 mm long and hairy. Stipules are narrowly lanceolate, light brown, and shiny. They drop soon. The male flowers are in long-stalked clusters in the leaf axils, the female flowers are in 2–3 clusters in a reddish calyx with hairy apophyses. Fruits are about 1 cm large, brown, glossy triangular, winged on the edges, achenes – beech nuts. They are enclosed by 2–3 in a brown, woody, spiny calyx, pedunculate about 2 cm large, opening by four flaps. Autumn leaf color ranges from yellow to reddish to dark brown (von Wühlisch 2008). Beech tress can reach an age up to 400–550 years (Moning & Müller 2009; Trotsiuk et al. 2012).

Natural beech stands are characterized by lower stocking and high age diversity and are only affected by small-scale disintegration, preventing the large ones (Vacek et al. 2010b). Beech forests naturally develop in

cycles lasting approximately 250 years, going through all phases of their small-scale development cycle (Vacek et al. 2010a; Šimůnek et al. 2019). Beech trees form up to three-story stands, and independent development takes place over an area of 25–30 hectares, with beech trees naturally reproducing under the parent stand, benefiting its shade-tolerant growth at a younger age (Vacek et al. 1988; Vacek et al. 2010a).

Beech began to spread to Europe from its Balkan refugium in the central Danube region. Within our territory, it occurred sporadically at lower altitudes in the Atlantic period, with the most extensive distribution of beech recorded from the Epi-Atlantic to the Sub-Atlantic, where its range stabilizes and its share in forest stands is the highest (Giesecke et al. 2007). The current distribution of beech is shown in Fig. 1. Concerning climatic conditions, beech has a lower limit of occurrence in the warm climatic region with dry, slightly wet to cold winters. The upper climatic boundary is established as a moderately cool/cool mountain precinct in the cool climatic region. Considering the various natural conditions in which European beech can thrive, its occurrences are determined by the length of the growing season, which ranges from 90 to 175 days, with an average daily temperature above 10 °C (Dittmar et al. 2003).

3. Ecological requirements

Beech is indifferent to the soil and its subsoil. It grows in most soil types but does not thrive in heavy clay soils, swamps, or sandy, dry soil. However, it has very good growing ability on nutrient-rich sandy soils with a higher water table. Beech growth is strongly influenced by the soil's nutrient content. On richer soils (especially in Ca), beech grows taller and more directly. Outside the area of the growth optimum, beech demands more from the soil. In cooler alpine areas, beech prefers warmer limestone and dolomite soils. In warmer locations, it favors clayish soil with high water content (Leuschner et al. 2006). In the Czech Republic, the best soil conditions for beech growth and development are in the Carpathian flysch zone. Deeper mineral soils with good physical structure are more suitable for beech. Through its root system, it can accumulate and distribute nutrients and water from deep layers. Among other things, beech can efficiently use soil moisture through its root system. Leaf fall from the beech tree has a positive effect on the humus layer; the leaves decompose within three years. The favorable litterfall and mitigation of acidification classify beech as a soil-improving tree species (Borůvka et al. 2005; Podrázský & Remeš 2007; Remeš 2007).

Beech does not require a high intensity of solar radiation for photosynthesis. Its minimum light requirement, expressed as a relative light minimum, is 1/60 to 1/80 (the ratio of the light intensity of the leaves in the darkest part of the canopy to that of the fully illuminated leaves). Even a low diffuse light intensity is sufficient for beech to grow and establish natural regeneration. This assumption is considered in the management and regeneration of beech stands. The light intensity also influences the development of older stands. Opening-up thinning improves the volume increment in older stands (Minotta & Pinzauti 1996).

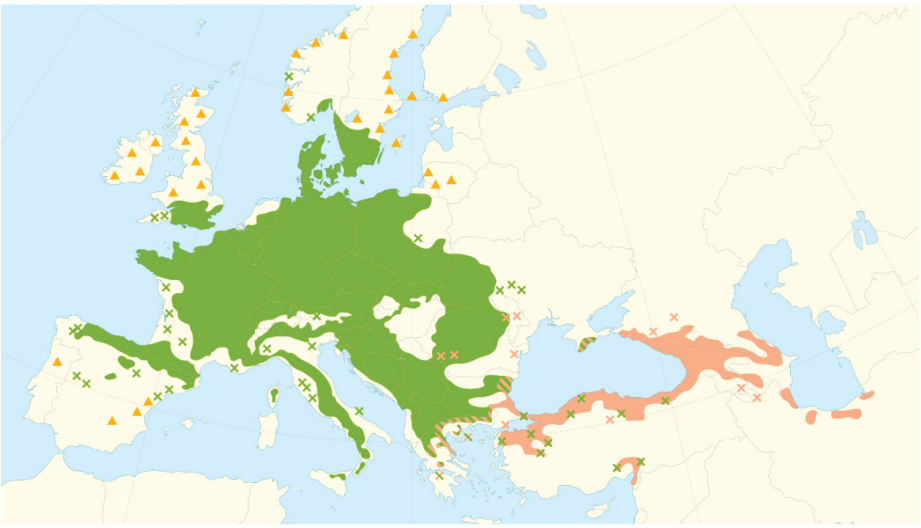


Fig. 1. Distribution area of European beech (green – European beech, pink – Oriental beech, triangle and cross – introduced and natural occurrence; Caudullo et al. 2017).

Heat, or rather, thermal extremes, affect the natural distribution limit of the species (Durrant et al. 2016). Beech favors average monthly temperatures of 15–25 °C in the growing season and around 0 °C in the coldest month of the year. Optimal beech habitats in Central Europe have an average annual temperature of approximately 10 °C. Beech needs at least 26 summer days with a maximum temperature of over 20.5 °C and can tolerate no more than 120 winter days with a maximum below 5 °C. Frost basins are the limit of beech regeneration, even at mid-altitudes. The amount of beech fructification is related to the temperature in July of the previous year and the duration of sunshine. Late frosts and short-term droughts reduce beech flowering and seed set (Latte et al. 2016). During the peak air pollution calamity years, beech reproduction was largely restricted to layering in mountainous areas. In recent years, however, the incidence of seed years has increased considerably following the air pollution abatement and climate change (Vacek & Hejcman 2012; Vacek et al. 2022).

Beech requires a humid atmosphere with precipitation well distributed throughout the year (Durrant et al. 2016). In optimal positions, precipitation is around 1,000 mm per year. In colder areas, beech only needs 500 mm per year. Compared to other tree species, beech is a medium-water-demanding species. Beech stands let a considerable amount of precipitation into the forest's ground layers, which allows natural regeneration to develop. Of the total summer rainfall, beech stands receive about 80%, whereas spruce stands receive only 59%. The precipitation release in beech stands is determined by the position of the branches and the overall morphology of the tree. Water runs down the smooth trunk towards the ground in large quantities, which is different from the coarse bark in spruce, where it tends to run down the needles and branches (Michelot et al. 2012).

4. Threats and diseases

Among abiotic factors, beech is currently threatened by long-term drought and significant temperature fluctuations (Vacek et al. 2023). It is also threatened by extreme climatic events, in particular, glaze ice and intensive snow falls which can cause branch breakage damages under the weight of the wet snow (Jarzyna 2021). The root system protects beech from strong-wind calamities (Durrant et al. 2016).

From the biotic point of view, beech is a tree species with a relatively low threat of insect pests. During the last century, beech forests have suffered from repeated outbreaks of pests such as the pale tussock (*Calliteara pudibunda* L.), the beech scale (*Cryptococcus fagisuga* Lindinger) and the lobster moth (*Stauropus fagi* L.; Gora et al. 1996; Mazzoglio et al. 2005). Among the more frequent beech insect pests belongs also gall insect *Mikiola fagi* Hartig and *Hartigiola annulipes* Hartig (Fig. 2). Nowadays, however, when the climate is changing life cycle of beech gall insect seems to be strongly affected (Pilichowski et al. 2017). Another potential threat to older beech stands in the future is the beech bark beetle (*Taphrorychus bicolor* Herbst) and the green jewel beetle (*Agrilus viridis* L.). While currently sporadic and relatively insignificant, climate change could exacerbate its impact because of increasing number of weakened trees, ideal places for mass reproduction of this two beetle species (Lakatos & Molnár 2009). Beech bark necrosis, especially *Nectria* spp., is a dangerous disease, and trees whose bark has been afflicted wither and die. Affected wood loses quality and can usually be used only for fuel, which causes significant economic losses, especially in young stands (Fig. 2). The main silviculture recommendation is to avoid the injury of the trees during the harvesting process (Mititelu et al. 2021). A severe decline and dieback of beech stands in Europe have been caused

Fig. 2. Significant harmful agents of European beech – leaf gall midge (*Mikiola fagi* Hartig) in Southern Poland (left) and bark necrosis due to *Nectria* spp. in Central Slovakia (right) (Photo: Zdeněk Vacek).

also by *Phytophthora* spp. presence, which may become a more serious problem in the future due to changing climate conditions (Corcobado et al. 2020). Old beech trees can also develop false heartwood, which is caused by a lack of calcium in the soil, dampening of the inner part of the trunk, or by frost. False heartwood does not have the typical physical and mechanical properties of wood without heartwood and is often subject to rot which reduces stability and timber value (Durrant et al. 2016).

The earliest stage of beech growth is the most critical period. In recent years, cloven-hoofed game appears to be one of the most significant limiting factors for natural regeneration (Vacek 2017). The majority of fallen beech nuts do not germinate, as they are consumed by wildlife during autumn and winter. This is particularly relevant for sites with high population densities of wild boar (*Sus scrofa* L.), whose reproduction depends on the availability of food, i.e., seed years of fruit-bearing trees, including beech (Frauendorf et al. 2016; Drimaj et al. 2020). Wild boar populations across Europe are gradually increasing (Massei et al. 2015), significantly reducing the number of seeds available for massive natural regeneration, which would subsequently resist further negative impacts as it grows. The wild boar population is unlikely to decrease through hunting management, which is ineffective in the long term, but through the spread of African swine fever throughout Central Europe (Cukor et al. 2020, 2021). Beech nuts also provide food for pigeons (*Columba palumbus* L.), finches (*Fringilla coelebs* L.), yellow-necked mice (*Apodemus flavicollis* Melchior), bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber), and other wildlife species. Beech nuts are threatened by fungi (*Phytophthora cactorum* [Leb. and Cohn] Schröeter, etc.) and other fungal diseases (*Rhizoctonia solani* Kühn) (Procházková 2009). If seedlings develop, they are often very intensively damaged by cloven-hoofed animals from browsing on the terminal and lateral shoots (Clasen et al. 2011; Hejel et al. 2016). Damaged seedlings have reduced vigor and increment and become dwarfed individuals of bonsai habitus. Protection of seedlings and entire cultures is implemented by economically costly site fencing, repellents, or individual protection (Durrant et al. 2016) as the numbers of cloven-hoofed game increase (Valente et al. 2020; Carpio et al. 2021).

5. Site and stand conditions under climate change

Severe and frequent droughts are expected to become a serious risk for forest ecosystems under climate change (Kolström et al. 2011). Changing climatic conditions are causing changes in forest structure and silvicultural strategies (Fürst et al. 2007; Nabuurs et al. 2007). It is evident that coniferous monocultures, prevalent in the current forest management in Central Europe, will not be sustainable in the future (Seidl et al. 2011). A substantial increase in air temperature accompanied by a concomitant decrease in precipitation during the growing season in Central and Southern Europe will increase the likelihood of lengthy and intense summer droughts (EEA 2004). For these reasons, mixed stands should only be established in suitable habitats (Lindner et al. 2014). Coniferous forests are gradually becoming converted to mixed stands more adapted to drought (Temperli et al. 2012). European beech is the dominant tree species in these mixtures from the lowland to montane vegetation zones in Central Europe, playing a critical role in the transition and adaptation of forests to climate change (Tarp et al. 2000). The combinations of beech together with Norway spruce, oaks, Scots pine or maples form a perspective mixture, enhancing overproduction and resistance to drought periods (Pretzsch et al. 2013, 2021; Vacek et al. 2021). In light of climate change and its associated phenomena, advantage of beech mixture is that high increment and shoot development in beech occur earlier and are particularly compressed within the growing season. Consequently, the potential occurrence of drought during the current year, which frequently arises in the middle part of the growing season, is less likely to hinder these developments in beech as compared to spruce (Konôpka et al. 2014).

On the flip side, transitioning from spruce stands to beech stands has the potential to alter specific production-ecological processes, particularly those related to the carbon regime, within forest ecosystems. The alteration of the carbon cycle impacts forest ecosystem functioning by influencing the scale and timing of various carbon fluxes. It is imperative to thoroughly investigate these ecosystem changes before undertaking significant shifts in species composition toward beech dominance (Konôpka et al. 2013). In the future, beech may occupy a larger coverage in the lower hills and lower mountains, while its area in the lowlands and uplands may be reduced due to increased competitive pressure from oak (Silva et al. 2012).

The annual gross production of beech is primarily influenced by spring temperatures and, irregularly, by summer water stress (Chiesi et al. 2016). The growth response to climate change mainly shows in the long term (Büntgen et al. 2007) and through shifting in altitudinal vegetation zones (Vanoni et al. 2016). Understanding the ongoing shifts in vegetation zones is essential for the development of sustainable forest management strategies in the face of climate change (Kulhavý 2004). Altitudinal vegetation zones represent regional frameworks of climatic conditions characterizing the growth of forest tree species in commercial forests (Svobodová et al. 2009), which dominate temperate forests in Europe. Modeling climate change can provide support for the development of adaptation strategies for European beech (Minďáš & Škvarenina 1996) in forest stands (Fig. 3). It also provides a scientifically sound ecological and eco-

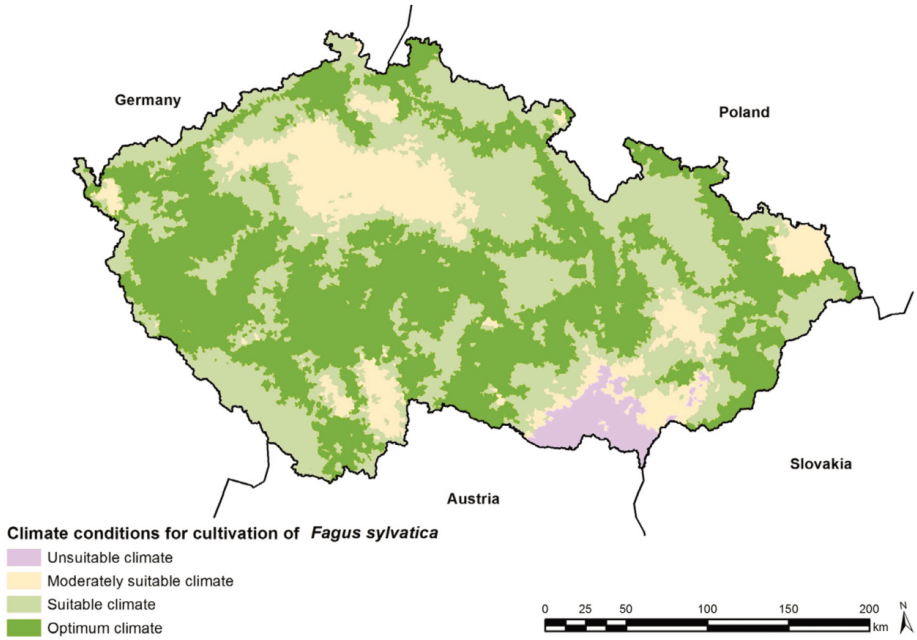


Fig. 3. Climatic conditions for growing European beech in the Czech Republic in 2050 (according to Machar et al. 2017), purple – unsuitable conditions, ochre – partially suitable conditions, light green – suitable conditions, dark green – optimal conditions.

nomic justification for forest management based on an adaptive approach to forest ecosystems (Machar et al. 2017).

6. Close-to-nature silvicultural management in the context of climate change

The survival and prosperity of European beech play a critical role in sustainable forest management, which not only includes its ecological performance but also its commercial significance (Shahverdi et al. 2013). In relation to global climate change, beech, especially in the center of its range, has been a highly successful tree species (Machar et al. 2017). Gessler et al. (2007) discuss opposite slopes and indicate that the northeastern slope is comparatively cold and wet, and this is where most current beech forests in Central Europe are. The southwestern slope is dry and warm, representing the potential climate for beech stands in Central Europe in the future (Kolář et al. 2017).

Close-to-nature management and its strategies should address both ecological and economic risks. Adaptation to climate change can lead to genetically and phenotypically structured populations throughout the species' range within just a few generations, depending on the forest management system used (Brank et al. 2014). Increased warming and reduced precipitation diminish the increment and production of beech, especially at lower altitudes. With lower soil water content, nitrate uptake is also reduced. Significant nitrogen loss affects proper seedling growth, most often on calcareous substrates (Dannenmann et al. 2016). Reduced water availability and increased drought stress result in lower biomass production and higher mortality. Solar activity is also a substantial factor given climate change. The number and intensity of sunspots are crucial when assessing precipitation and seasonal temperature (Rötzer et al. 2013). From a silvicultural perspective, it is essential to exploit the natural environment for beech forest growth or to monitor the possible shift of altitudinal vegetation zones and adjust adaptive management accordingly: in particular, by using careful forest management strategies, promoting natural regeneration, and maximizing species mixing and differentiation of beech stands (species richness, balance, and diversity) in terms of higher production potential, resistance, and adaptation to climate change (Bošeľa et al. 2016; Vacek et al. 2021, 2023; Parhizkar et al. 2022).

If we want to apply the principles of close-to-nature management in beech stands, the first step is to change

the structure of the forest from age classes to diameter classes, which can primarily be achieved by systematic tending from the earliest stages (Štefančík et al. 2018b). Former methods of stand tending led to the less favorable (height-leveled) structure of beech stands. Therefore, it is necessary to build differentiated height structures through positive selection from above (Štefančík 2022). Moreover, this thinning method has a positive effect not only on increasing the value production but also mitigating the impact of climate change (Remeš et al. 2015). Specifically, Štefančík's free crown thinning (Štefančík 1984), aimed at cultivating so-called target trees (Štefančík 1984), has proven to be a suitable method (Fig. 4; Štefančík et al. 2014). After reaching their target diameter, gradual felling creates space and conditions for subsequent natural regeneration, which responds relatively quickly to gaps in the canopy (Šumichrast et al. 2023).

Therefore, in terms of progressive climate change, it is advisable to gradually shift from age-class forests to structurally differentiated, mosaic-structured forests with greater adaptability (Puettmann 2011; Messier et al. 2015; Puettmann et al. 2015; Bošeľa et al. 2016; Saniga et al. 2022). The shelterwood management method using selection principles best suits this purpose (Fig. 5; Poleno et al. 2009). The gradual reconstruction of these forests into a mosaic structure must start in a middle-aged stand, favoring local group-based natural regeneration within lengthier regeneration periods. This process will result in the formation of an abundance of regeneration elements at different stages of development, establishing structural differentiation of stands – both spatial (horizontal and vertical) and in age (Poleno et al. 2009). This cyclical pattern is characterized by the continuous dynamics of natural regeneration and spatial differentiation of stands (Schütz 1990; Saniga et al. 2022). As a shade-loving tree species, European beech is well-suited to form this mosaic stand structure (Saniga 2019). The small developmental cycle of close-to-nature beech forests often creates a mosaic structure after small-scale disturbances (Mataji & Vahedi 2021). This is evident, for example, in the Jizera Mountains Beech Forest National Nature Reserve (Vacek et al. 2007), in Bažinky – Zone I of the Krkonoše National Park (Vacek et al. 1987; 2019), or in beech forests in Slovakia (Korpeľ 1985). Stand gaps and subsequent natural regeneration occur through the death of one or a few trees. For example, Kucbel et al. (2012) and Jaloviar et al. (2020) report that these gaps form a fairly even temporal pattern, which is the basis for the structural differentiation of these stands. Therefore, the silvicultural system of mosaic formation through group-selection management is based on these natural small-scale cyclical dynamics of close-to-nature beech stands. This involves a local group selection of trees in different diameter classes, especially those that have reached roughly the target diameter. After harvesting these trees, the conditions are created for natural regeneration in an area of a clump or group, at the most (Schütz 1990; Poleno et al. 2009; Vacek et al. 2015). In beech stands, the harvested area should not exceed 4–5 ares in size (Schütz 1990). According to Schütz (1990), European beech is a sympodial-branching tree, and therefore, requires individuals of the same height side by side in a clump to group arrangement in the youngest growth stages. In the upper layer, beech tends to enlarge its crown and form wolf trees, which reduces height growth (Poleno et al. 2009).

According to Hessenmöller et al. (2018), the stand volume of group-selected or mosaic beech stands should be in the range of 296–388 m^3 ha^{-1} at a target diameter of 66–70 cm, with a current annual increment of 6.7–7.8 m^3 ha^{-1}. In selection forests on production-rich sites, Saniga (1996) considers an optimum stand volume of 340 m^3 ha^{-1} with a target diameter of 54 cm. According to Schaeffer & Schaeffer (1951), this is a stand volume of 200 to 250 m^3 ha^{-1}, which is 30% lower than in age-class beech stands, but the production quality is generally higher. For comparison, Table 1 shows the basic production parameters of mature beech stands across Europe,

Fig. 4. Target beech at the age of 80 years with dbh = 47 cm after 40 years of Štefančík's free crown thinning in Central Slovakia (Photo: Igor Štefančík).

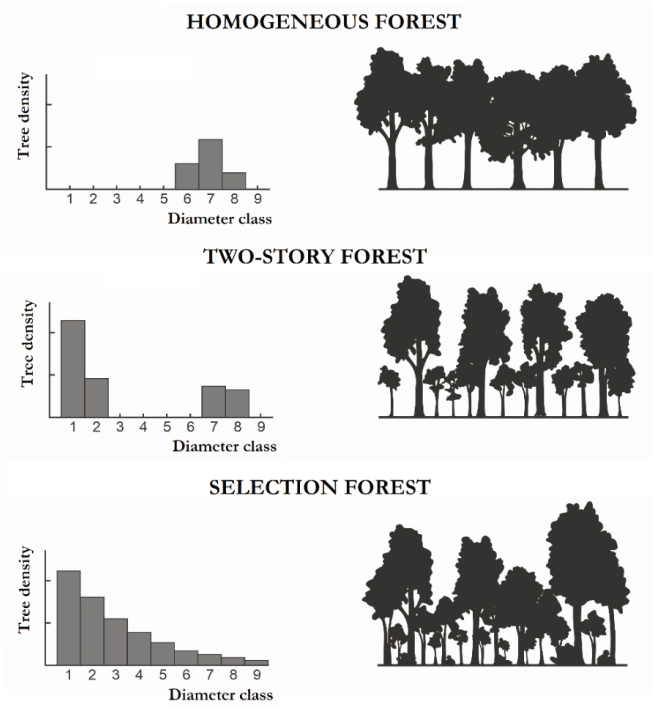


Fig. 5. Basic methods of beech cultivation, including the diameter structure of the stand (homogeneous forest – clear-cutting method, two-story forest – shelterwood method, fully differentiated forest – selection method).

with the average stand volume reaching 591 m^3 ha^{-1} and tree density of 317 trees ha^{-1}. Maximum stand volume was observed in the relic virgin beech forest Uholka in Ukrainian Carpathians – 1,271 m^3 ha^{-1} (Trotsiuk et al. 2012). The magnitude of the production quantity is determined by the required crown size in a group selection or mosaic forest, which is considerably larger (wider and longer) than in an age-class forest. Thus, larger crowns produce more biomass in the same period of time, i.e., they need less time to reach the target girth (Knoke 2002). Moreover, Račko et al. (2011) indicate that in beech trees with crown lengths greater than half the height of trees in the upper layer of the selection forest, the incidence of false heartwood is very low, i.e., a high production quality is expected.

The mosaic structure of broadleaved stands, especially beech, is a result of the concept of close-to-nature silviculture with significant adaptability to advancing climate change (Brang et al. 2014). Under ongoing climate change, mosaic beech stands achieve greater ecological stability and adaptability when compared to age-class forests (Lapin et al. 2008). This is due not only to their free thinning from above (Štefančík 1984, 2015), followed by spatial differentiation (Bošeľa et al. 2016) but also to a larger assimilative apparatus more resistant to climate change consequences (Vacek 1987, 1988; Vacek et al. 2023). This is not a formation of selection forests, for which soil and climatic conditions are often unsuitable, but mosaic beech stands with a clump to group size, largely of up to 2 ares in size.

7. Conclusion

European beech, due to its relative resistance to abiotic and biotic factors, can play in future a major role in the tree species composition of Central European forests compared to dying stands of Norway spruce. Due to its character and shade-loving and euryvalent nature, this tree species has great potential to fulfill both production and non-production forest functions. In relation to climate change, the spread of beech to higher altitudes in suitable habitats should be approached with caution. Adaptive management favors creating structurally differentiated mosaic stands with European beech. In the context of close-to-nature silviculture, it is essential to promote structural differentiation of stands and the cultivation of mixed forests to achieve not only higher production potential but also to increase the resistance

Table 1. Overview of selected publications of dominant European beech forests related to production parameters in Europe.

Study	Country	Altitude [m a.s.l.]	Age [years]	DBH [cm]	Height [m]	Basal area [m^2 ha^{-1}]	Volume [m^3 ha^{-1}]	Density [trees ha^{-1}]
Ambrož et al. 2015	Czechia	432–451	175–188	57.5–59.0	30.4–39.0	39.2–50.3	732–975	152–184
Bílek et al. 2011	Czechia	345–501	159–189	35.9–61.7	26.4–41.2	27.2–40.3	506–864	93–272
Commarmot et al. 2005	Ukraine	700–800		48.0		38.5	770	219
Commarmot et al. 2005	Switzerland	600–700	150	41.6		30.7	524	259
Drössler & Lüpke 2007	Slovakia	500–820		35.4–38.8		32.5–35.0	451–716	290–320
Fuchs et al. 2021	Czechia	633–804	130–171	41–58	26–28		64–396	
Fuchs et al. 2021	Germany	662–665	149	43	27		247	
Hájek et al. 2021	Czechia	590–700	105–151	36.0–49.6	21.8–33.1	41.4–50.5	557–814	260–480
Jaworski & Kołodziej 2002	Poland	720–810				33.0–35.0	577–610	158–288
Kucbel et al. 2012	Slovakia	575–1,180		42.5–43.5		33.4–46.9	452–744	226–401
Matović et al. 2018	Serbia	400–1,175	max. 400	30.2–61.1	28.0–39.2	21.5–39.3	290–760	123–301
Petrian et al. 2012	Romania	350–620		50.3–52.2	33.1–34.2	37.3–38.3	650–676	487–499
Šimůnek et al. 2019	Czechia	740–790	149–182	41–49	26–31	34.3–36.5	347–458	154–256
Šimůnek et al. 2021	Poland	510	90–123	39	23		380	
Šimůnek et al. 2021	Italy	1,275–1,340	94–247	52–60	29–33		560–720	
Štefančík et al. 2018	Slovakia	510–700	83–105	37.7–44.3	32.4–34.1	36.9–46.8	561–706	375–770
Trotsiuk et al. 2012	Ukraine	660–730	max. 451			40.8–36.5	524–1,237	270–590
Vacek et al. 2019a	Czechia	420–440	104–158	35.0–44.2	16.8–26.8	36.7–47.0	591–699	240–488
Vacek et al. 2019b	Czechia	810	168	43.7	30.0	48.0	710	320
Vacek et al. 2021	Czechia	980–1,065	234	41.2–44.7	21.9–24.6	30.5–41.0	365–445	236–261
Vančura et al. 2022	Czechia	412	99	37.7	27.9	41.4	590	372
von Oheimb et al. 2005	Germany	100		29		32.7	605	263

Note: DBH – diameter at breast height.

and resilience of forest stands. At higher altitudes, beech and spruce represent an ideal type of mixture, as it is a combination of deciduous and coniferous trees with different ecological requirements and different morphology of the root system. In the lowlands, the admixture of beech in oak and Scots pine stands creates a mixture that maintains overproduction even in periods of drought. A mixture of Norway maple and sycamore maple also appears to be resistant to drought in beech stands. If it is planned to establish a beech stand in connection with another shade-loving tree, such as silver fir, it is important to consider the ecology of these tree species. However, the advancement of natural regeneration and the subsequent growth of low stories is not possible without the harmonization of forest ecosystems with regard to the abundance of ungulate, which can locally limit natural regeneration. In conclusion, foresters must be aware of the spread of new threats in future, such as beech bark beetles, as a result of climate change.

Acknowledgements

This paper was supported by the Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague (IGAA_24_23). Acknowledgement goes to Jitka Šišáková, an expert in the field, and Richard Lee Manore, a native speaker, for checking English. We also thank to Josef Macek for graphic design of figures and to anonymous reviewers for their constructive comments.

References

Aertsen, W., Janssen, E., Kint, V., Bontemps, J. D., Van Orshoven, J., Muys, B., 2014: Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatic*a L.) are less pronounced on highly productive sites. Forest Ecology and Management, 312:252–259.

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 Lány Game Enclosure. Central European Forestry Journal, 61:78–88.

Barna, M., 2011: Natural regeneration of Fagus sylvatica L: A review. Austrian Journal of Forest Science, 128:71–91.

Barna, M., Kulfan, J., Bublinec, E., 2011: Buk a bukové ekosystémy Slovenska. Bratislava, Veda, 634 p. (In Slovak).

Barna, M., Bošela, M., 2015: Tree species diversity change in natural regeneration of a beech forest under different management. Forest Ecology and Management, 342:93–102.

Bayer, D., Seifert, S., Pretzsch, H., 2013: Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. Trees, 27:1035–1047.

Bílek, L., Remeš, J., Zahradník, D., 2011: Managed versus unmanaged. Structure of beech forest stands "*Fagus sylvatica* L." after 50 years of development, Central Bohemian. Forest Systems, 20:122–138.

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.

Borůvka, L., Podrázský, V., Mládková, L., Kuneš, I., Drábek, O., 2005: Some approaches to the research of forest soils affected by acidification in the Czech Republic. Soil Science & Plant Nutrition, 51:745–749.

Bošeľa, 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., Chauvin, C. et al., 2014: Suitability of close-to nature silviculture for adapting temperate European forest to climate change. Forestry, 87:492–503.

Büntgen, U., Frank, D. C., Kaczka, R. J., Verstege, A., Zwijacz-Kozica, T., Esper, J., 2007: Growth responses to climate in a multi-species tree-ring network in the Western Carpathian Tatra Mountains. Tree Physiology, 27:689–702.

Caudullo, G., Welk, E., San-Miguel-Ayanz, J., 2017: Chorological maps for the main European woody species. Data in Brief, 12:662–666.

Carpio, A. J., Apollonio, M., Acevedo, P., 2021: Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. Mammal Review, 51:95–108.

Chiesi, M., Chirici, G., Marchetti, M., Hasenauer, H., Moreno, A., Knohl, A. et al., 2016: Testing the applicability of BIOME-BGC to simulate beech gross primary production in Europe using a new continental weather dataset. Annals of Forest Science, 73:713–727.

Clasen, C., Griess, V. C., Knoke, T., 2011: Financial consequences of losing admixed tree species: A new approach to value increased financial risks by ungulate browsing. Forest Policy and Economics, 13:503–511.

Corcobado, T., Cech, T. L., Brandstetter, M., Daxer, A., Hüttler, C., Kudláček, T. et al. 2020: Decline of European Beech in Austria: Involvement of Phytophthora spp. and contributing biotic and abiotic factors. Forests, 11:895.

Cukor, J., Linda, R., Václavek, P., Šatrán, P., Mahlerová, K., Vacek, Z. et al., 2020: Wild boar deathbed choice in relation to ASF: Are there any differences between positive and negative carcasses? Preventive Veterinary Medicine, 177:104943.

Cukor, J., Linda, R., Mahlerová, K., Vacek, Z., Faltusová, M., Marada, P. et al., 2021: Different patterns of human activities in nature during Covid-19 pandemic and African swine fever outbreak confirm direct impact on wildlife disruption. Scientific Reports, 11:20791.

Cukor, J., Vacek, Z., Vacek, S., Linda, R., Podrázský, V., 2022: Biomass productivity, forest stability, carbon balance, and soil transformation of agricultural land afforestation: A case study of suitability of native tree species in the submontane zone in Czechia. Catena, 210:105893.

Dannenmann, M., Bimüller, C., Gschwendtner, S., Leberecht, M., Tejedor, J., Bilela, S. et al., 2016: Climate change impairs nitrogen cycling in European beech forests. PloS ONE, 11:e0158823.

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.

Dorado-Liñán, I., Piovesan, G., Martínez-Sancho, E., Gea-Izquierdo, G., Zang, C. et al. 2019: Geographical adaptation prevails over species-specific determinism in trees' vulnerability to climate change at Mediterranean rear-edge forests. Global Change Biology, 25:1296–1314.

Drimaj, J., Kamler, J., Hošek, M., Plhal, R., Mikulka, O., Zeman, J. et al., 2020: Reproductive potential of free-living wild boar in Central Europe. European Journal of Wildlife Research, 66:75.

Drobyshev, I., Niklasson, M., Mazerolle, M. J., Bergeron, Y., 2014: Agricultural and Forest Meteorology Reconstruction of a 253-year long mast record of European beech reveals its association with large scale temperature variability and no long-term trend in mast frequencies. Agricultural and Forest Meteorology, 192–193:9–17.

Drössler, L., Lüpke, B. V., 2007: Bestandesstruktur, Verjüngung und Standortfaktoren in zwei Buchenurwald-Reservaten der Slowakei. Allgemeine Forstund Jagdzeitung, 178:121–135. (In German).

Durrant, T. H., De Rigo, D., Caudullo, G., 2016: Fagus sylvatica in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (eds.): European atlas of forest tree species. Luxembourg, Europe, Publications Office of the European Union, e01aa69+ p.

Frauendorf, M., Gethöffer, F., Siebert, U., Keulig, O., 2016: The influence of environmental and physiological factors on the litter size of wild boar (*Sus scrofa*) in an agriculture dominated area in Germany. Science of the Total Environment, 541:877–882.

Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Gallo, J., 2021: Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts. (Czech Republic and Germany). Central European Forestry Journal, 67:166–180.

Fürst, C., Vacik, H., Lorz, C., Makeschin, F., Podrazky, V., Janecek, V., 2007: Meeting the challenges of process-oriented forest management. Forest Ecology and Management, 248:1–5.

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.

Gessler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., Rennenberg, H., 2007: Potential risk of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. Trees, 21:1–11.

Giesecke, T., Hickler, T., Kunkel, T., Sykes, M. T., Bradshaw, R. H., 2007: Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica* L. Journal of Biogeography, 34:118–131.

Gora, V., König, J., Lunderstädt, J., 1996: Population dynamics of beech scale (*Cryptococcus fagisuga*) (Coccina, Pseudococcidae) related to physiological defence reactions of attacked beech trees (*Fagus sylvatica*). Chemoecology, 7:112–120.

Hájek, V., Vacek, S., Vacek, Z., Cukor, J., Šimůnek, V., Šimková, M. et al., 2021: Effect of climate change on the growth of endangered scree forests in Krkonoše National Park (Czech Republic). Forests, 12:1127.

Hejel, P., Katona, K., Bekesi, S., Szementhy, L., 2016: Effects of natural and artificial beech regeneration methods on food diverzity and browsing intensity in the Inner Western Carpathians. Austrian Journal of Forest Science, 133:139–156.

Hessenmöller, D., Bouriaud, O., Fritzlar, D., Elsenhans, A. S., Schulze, E. D., 2018: A silvicultural strategy for managing unevenaged beech-dominated forests in Thuringia, Germany: a new approach to an old problem. Scandinavian Journal of Forest Research, 33:668–680.

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.

Jaloviar, P., Sedmáková, D., Pittner, J., Jarčušková Danková, L., Kucbel, S., Sedmák, R. et al., 2020: Gap structure and regeneration in the mixed old-growth forests of National nature reserve Sitno, Slovakia. Forests, 11:81.

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.). Theoretical and Applied Climatology, 144:581–591.

Jaworski, A., Kołodziej, Z., 2002: Natural loss of trees, recruitment and increment in stands of primeval character in selected areas of the Bieszczady Mountains National Park (South-Eastern Poland). Journal of Forest Science, 48:141–149.

Knoke, T., 2002: Value of complete information on red heartwood formation in beech (*Fagus sylvatica* L.). Silva Fennica, 36:841–851.

Knutzen, F., Dulamsuren, C., Meier, I. C., Leuschner, C., 2017: Recent climate warming-related growth decline impairs European beech in the center of its distribution range. Ecosystems, 20:1494–1511.

Kodrík, J., Kodrík, M., 1999: Beech (*Fagus sylvatica* L.) root system. Ekológia (Bratislava), 18:255-263.

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.

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.

Komitov, B., 2021: The European Beech Annual Tree Ring Widths Time Series, Solar – Climatic Relationships and Solar Dynamo Regime Changes. Atmosphere (Basel), 12:1–26.

Konôpka, B., Pajtík, J., Noguchi, K., Lukac, M., 2013: Replacing Norway spruce with European beech: A comparison of biomass and net primary production patterns in young stands. Forest Ecology and Management, 302:185–192.

Konôpka, B., Pajtík, J., Bošeľa, M., Hlásny, T., Sitková, Z., 2014: Inter-and intra-annual dynamics of height increment in young beech and spruce stands in relation to tree size and weather conditions. Central European Forestry Journal, 60:52–60.

Korpeľ, Š., 1985: Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer Verlag. (In German).

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.

Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M. T. et al., 2010: Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change-Range, abundance, genetic diversity and adaptive response. Forest Ecology and Management. 259:2213–2222.

Kucbel, S., Saniga, M., Jaloviar, P., Vencurik, J., 2012: Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the northwestern Carpathians: A 40-years perspective. Forest Ecology and Management, 264:125–133.

Kulhavý, J., 2004: A new concept in sustainable forest management – The need for forest ecosystem and landscape research. Journal of Forest Science, 50:520–525.

Lakatos, F., Molnár, M., 2009: Mass mortality of beech (*Fagus sylvatica* L.) in South-West Hungary. Acta Silvatica et Lignaria Hungarica, 5:75–82.

Lapin, M., Damborská, I., Drinka, R., Faško, P., Gaál, L., Mělo, M., 2008: Úvod k scenárom extrémnych povetemostných situácií a vybrané výsledky spracovania. In: Lapin, M., Nejedlík, P. (ed.): Dôsledky klimatickej zmeny a adaptačné opatrenia. Publikácia Národného

klimatického programu Slovenskej republiky. Bratislava, MŽP SR, 12:9–30. (In Slovak).

Latte, N., Lebourgeois, F., Claessens, H., 2016: Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts. Trees, 30:189–201.

Leuschner, C., Meier, I. C., Hertel, D., 2006: On the niche breadth of *Fagus sylvatica*: soil nutrient status in 50 Central European beech stands on a broad range of bedrock types. Annals of Forest Science, 63:355–368.

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., Jeřabková, L., 2017: Modelling of Climate Conditions in Forest Vegetation Zones as a Support Tool for Forest Management Strategy in European Beech Dominated Forests. Forests, 8:82.

Massei, G., Kindberg, J., Licoppe, A., Gačić, D., Šprem, N., Kamler, J. et al., 2014: Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. Pest Management Science, 71:492–500.

Mataji, A., Vahedi, A. A., 2021: Distribution attributes of natural canopy gaps in the Hyrcanian mixed-oriental beech forests. Journal of Forest Science, 67:367–375.

Matović, B., Koprivica, M., Kisin, B., Stojanović, D., Kneginjić, I., Stjepanović, S., 2018: Comparison of stand structure in managed and virgin European beech forests in Serbia. Šumarski list, 142:47–57.

Mazzoglio, P. J., Paoletta, M., Patetta, A., Currado, I., 2005: *Calliteara pudibunda* (Lepidoptera, Lymantriidae) in Northwest Italy. Bulletin of Insectology, 58:25–34.

Messier, C., Puettmann, K., Chadzon, R., Anderson, K. P., Angers, V. A., Brotnos, L. et al., 2015: From management to stewardship: viewing forests as complex adaptive systems in an uncertain world. Conservations Letters, 8:368–377.

Michelot, A., Bréda, N., Damesin, C., Dufrêne, E., 2012: Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. Forest Ecology and Management, 265:161–171.

Minďáš, J., Škvarenina, J., 1996: Modelovanie dôsledkov klimatických zmien na lesné ekosystémy. In: Národný klimatický program SR. Bratislava, MŽP SR, 5:29–40. (In Slovak).

Minotta, G., Pinzauti, S., 1996: Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. Forest Ecology and Management, 86:61–71.

Mititelu, C., Ceornea, C., Dănilă, I. C., 2021: Influence of *Nectria ditissima* (Tul.) canker on wood volume of beech (*Fagus sylvatica*) in Obcinile Humorului (NE of Romania). Advances in Agriculture & Botanics, 13:52–62.

Moning, C., Müller, J., 2009: Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. Ecological Indicators, 9:922–932.

Nabuurs, G. J., Pussinen, A., van Bruselen, J., Schelhaas, M. J., 2007: Future harvesting pressure on European forests. European Journal of Forest Research, 126:391–400.

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, 64:79–86.

Parhizkar, P., Hallaj, M. H. S., Hassani, M., 2022: Managed vs. unmanaged Fagus orientalis Lipsky forests: Structure and diversity of natural regeneration in northern Iran. Journal of Forest Science, 68:318–328.

Pavlović, L., Stojanović, D., Mladenović, E., Lakićević, M., Orlović, S., 2019: Potential elevation shift of the european beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in Serbia. Frontiers in Plant Science, 10:849.

Penuelas, J., Boada, M., 2003: A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). Global Change Biology, 9:131–140.

Petritan, A. M., Biris, I. A., Merce, O., Turcu, D. O., Petritan, I. C., 2012: Structure and diversity of a natural temperate sessile oak (*Quercus petraea* L.) – European Beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. Forest Ecology and Management, 280:140–149.

Pilichowski, S., Giertych, M. J., 2017: Gall Abundance and Leaf Size as Factors Affecting the Hypersensitive Reaction in the Common Beech (*Fagus sylvatica*). Baltic Forestry, 23:608–611.

Podrázský, V., Remeš, J., 2007: Changes of the quality and quantity of surface humus at the natural regeneration of beech stands on the territory of the School Training Forest Kostelec nad Černými lesy. Zprávy lesnického výzkumu, 52:118–122. (In Czech).

Podrázský, V., Baláš, M., Linda, R., Křivohlavý, O., 2019: State of beech pole stands established at the clear-cut and in the underplanting. Journal of Forest Science, 65:256–262.

Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Štefančík, I., et al., 2009: Pěstování lesů III. Praktické postupy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o., 952 s. (In Czech).

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., Schütze, G., 2021: Tree species mixing can increase stand productivity, density and growth efficiency and attenuate the trade-off between density and growth throughout the whole rotation. Annals of Botany, 128:767–786.

Puettmann, K. J., 2011: Silvicultural challenges and options in the context of global change: "simple" fixes and opportunities for new management approaches. Journal of Forestry, 109:321–331.

Puettmann, K. J., Wilson, S. M., Baker, S. C., Donoso, P. J., Drössler, L., Amente, G. et al., 2015: Silvicultural alternatives to conventional even-aged forest management – what limits global adoption? Forest Ecosystems, 2:8–16.

Račko, V., Saniga, M., Čunderlík, I., 2011: The impact of silvicultural treatments on the structure and red heart formation in beech forest. Šumarski list, 9–10:437–448.

Remeš, J., 2007: Změny kvality a množství nadložního humusu při přirozeném zmlazení bukových porostů na území školního lesního podniku Kostelec nad černými lesy. Zprávy lesnického výzkumu, 52:118–121. (In Czech).

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, 61:456–464.

Rötzer, T., Liao, Y., Goergen, K., Schüler, G., Pretzsch, H., 2013: Modelling the impact of climate change on the productivity and water-use efficiency of a central European beech forest. Climate Research, 58:81–95.

Saltré, F., Saint-Amant, R., Gritti, E. S., Brewer, S., Gaucherel, C., Davis, B. A. S. et al., 2013: Climate or migration: What limited European beech post-glacial colonization? Global Ecology and Biogeography, 22:1217–1227.

Saniga, M., 1996: Štruktúra zmiešaného lesa s prevahou buka v prebudovaní na výberkový les. Lesnícky časopis – Forestry Journal, 42:113–123. (In Slovak).

Saniga, M., 2019: Pestovanie lesa. Učebnica ES. Zvolen, TU vo Zvolene: 331 p.

Saniga, M., Vencurik, J., Kucbel, S., Jaloviar, P., Pittner, J., Sedmáková, D., 2022: Prebudova lesa vekových tried – prípadová štúdia bukový les Vysokoškolský lesný podnik Zvolen. Zprávy lesnického výzkumu, 67:226–235. (In Slovak).

Schaeffer, L., Schaeffer, A., 1951: Amélioration des taillis sous futaie. Revue forestiere française, 3:538–551. (In French).

Schütz. J-P., 1990: Sylviculture I. Principes d'éducation des forets. Lausanne, Presses Polytechniques et Universitaires Romandes: 243 s. (In French).

Seidl, R., Rammer, W., Lexer, M. J., 2011: Climate change vulnerability of sustainable forest management in the Eastern Alps. Climatic Change, 106:225–254.

Shahverdi, M., Dashti, H., Taghiyari, H. R., Heshmati, S., Gholamiyan, H., Hossein, M. A., 2013: The Impact of red heartwood on drying characteristics and mass transfer coefficients in beech wood. Austrian Journal of Forest Science, 130:85–101.

Silva, D. E., Rezende Mazzella, P., Legay, M., Corcket, E., Dupouey, J. L., 2012: Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? Forest Ecology and Management, 266:263–272.

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.

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.

Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Ripullone, F., Hájek, V., D'Andrea, G., 2021: Tree rings of european beech (*Fagus sylvatica* L.) indicate the relationship with solar cycles during climate change in central and southern europe. Forests, 12:1–22.

Slezák, M., Hrivnák, R., Ujházy, K., Ujházyová, M., Máliš, F., Petrášová, A., 2016: Syntaxonomy and ecology of acidophilous beech forest vegetation in Slovakia. Phytocoenologia, 46:69–88.

Štefančík L., 1984: Úrovňová voľná prebierka – metóda biologickej intenzifikácie a racionalizácie selekčnej výchovy bukových porastov. In: Vedecké práce VÚLH vo Zvolene, Bratislava, Príroda, 34:67–112. (In Slovak).

Štefančík, I., Vacek, S., Podrázský, V., Klouček, T., 2014: Effect of tending on quantitative production of beech (*Fagus sylvatica* L.) pole stage stand in the Vihorlat Mts. region (Slovakia). Zprávy lesnického výzkumu, 59:198–204. (In Slovak).

Štefančík, I., 2015: Rast, štruktúra a produkcia bukových porastov s rozdielnym režimom výchovy. Zvolen, Národné lesnícke centrum, 148 p.

Štefančík, I., Vacek, Z., Sharma, R. P., Vacek, S., Rösslová, M., 2018a. 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.

Štefančík, I., Vacek, S., Podrázský, V., 2018b: 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., 2022: Výchova porastov – základný predpoklad prírode blízkeho hospodárenia v lesoch. Les & Letokruhy, 78:22–23. (In Slovak).

Šumichrast, L., Jaloviar, P., Komendák, M., Targoš, S., Kucbel, S., 2023: Vital rates and their multi-decadal trends in the fir-beech old-growth forest of Badínsky prales. Journal of Forest Science, 69:93–100.

Svobodová, J., Voženílek, V., 2009: Relief for Models of Natural Phenomena. In Landscape Modelling: Geographical Space, Transformation and Future Scenarios. In: Anděl, J., Bičcík, I., Dostál, P., Shasneshin, S. (eds.): Urban and Landscape Perspectives. Dordrecht, The Netherlands, Springer, 8:183–196.

Tarp, P., Helles, F., Holten-Andersen, P., Larsen, J. B., Strange, N., 2000: Modelling near-natural silvicultural regimes for beech – An economic sensitivity analysis. Forest Ecology and Management, 130:187–198.

Tegel, W., Seim, A., Hakelberg, D., Hoffmann, S., Panev, M., Westphal, T. et al., 2014: A recent growth increase of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Mediterranean distribution limit contradicts drought stress. European Journal of Forest Research, 133:61–71.

Temperli, C., Bugman, H., Elkin, C., 2012: Adaptive management for competing forest goods and services under climate change. Ecological Applications, 22:2065–2077.

Tognetti, R., Lasserre, B., Di Febbraro, M., Marchetti, M., 2019: Modeling regional drought-stress indices for beech forests in Mediterranean mountains based on tree-ring data. Agricultural and Forest Meteorology, 265:110–120.

Trotsiuk, V., Hobi, M. L., Commarmot, B., 2012: Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). Forest Ecology and Management, 265:181–190.

Vacek, S., Mareš, V., 1985: Morfologická proměnlivost a kvalita bukvic ze semenných let 1982–1984. Práce VÚLHM, 66:45–73. (In Czech).

Vacek, S., 1987: Morfologická proměnlivost buku lesního v Krkonoších. Zprávy lesnického výzkumu, 32:1–6. (In Czech).

Vacek, S., Vašina, V., Mareš, V., 1987: Analýza autochtonních smrko-bukových porostů SPR V bažinkách. Opera Corcontica, 24:95–132. (In Czech).

Vacek, S., 1988: Dynamics of the defoliation of beech forest stands under the influence of air pollution. In: 3. IUFRO Buchensymposium. Zvolen, 3. 6. – 6. 6. 1988. Zvolen, VŠLD, p. 377–388.

Vacek, S., Vašina, V., Balcar, Z., 1988: Analysis of autochthonous spruce stands in NNR Rýchory and Boberská stráň. Opera Corcontica, 25:13–55.

Vacek, S., Simon, J., Remeš, J., Podrázský, V., Minx, T., et al., 2007: Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o., 447 s. (In Czech).

Vacek, S., Vacek, Z., Bílek, L., Nosková, I., Schwarz, O., 2010a: Structure and development of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. Journal of Forest Science, 56:518–530.

Vacek, S., Nosková, I., Bílek, L., Vacek, Z., Schwarz, O., 2010b: Regeneration of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. Journal of Forest Science, 56:541–554.

Vacek, S., Hejcman, 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., Bulušek, D., Bílek, L., Schwarz, O., Simon, J. et al., 2015: 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., 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, 65:331–345.

Vacek, S., Prokůpková, A., Vacek, Z., Bulušek, D., 2022: Vliv imisních a klimatických změn na zdaravotní stav a plodivost buku lesního v ekotonu horní hranice lesa. In: Belko, M. et al. (eds.): Proceedings of Central European Silviculture. Sborník původních vědeckých prací u příležitosti 22. vědecké konference pěstitelů lesa. „Aktuálne problémy v zakladaní a pestovaní lesa 2022“. 6.–8. 9. 2022, Zvolen, Národné lesnícke centrum – Lesnícky výskumný ústav Zvolen, p. 185–193. (In Czech).

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, 63:23–34.

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, 65:129–144.

Vacek, Z., Prokůpková, A., Vacek, S., Bulušek, D., Šimůnek, V., Hájek, V. et al. 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.

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.

Valente, A. M., Acevedo, P., Figueiredo, A. M., Fonseca, C., Torres, R. T., 2020: Overabundant wild ungulate populations in Europe: management with consideration of socio-ecological consequences. Mammal Review, 50:353–366.

Vančura, K., Šimková, M., Vacek, Z., Vacek, S., Gallo, J., Šimůnek, V. et al., 2022: Effects of environmental factors and management on dynamics of mixed calcareous forests under climate change in Central European lowlands. Dendrobiology, 87:79–100.

Vanoni, M., Bugmann, H., Nötzli, M., Bigler, C., 2016: Quantifying the effects of drought on abrupt growth

decreases of major tree species in Switzerland. Ecology and Evolution, 6:3555–3570.

von Oheimb G., Westphal, C., Tempel H., Härdtle W., 2005: Structural pattern of a near-natural beech (*Fagus sylvatica*) forest (Serrahn, northeast Germany). Forest Ecology and Management, 212:253–263.

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.

Other sources

EEA 2004. European Environmental Agency. Impacts of Europe's Changing Climate; EEA Report No. 2. Copenhagen, Denmark, European Environmental Agency, 107 p.

MZE, 2022. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2021. Praha, Ministerstvo zemědělství, 140 p. (In Czech).

von Wuehlisch, G., 2008: EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for European beech (*Fagus sylvatica*) Biodiversity International. Rome, Italy. 1–6.

5.2 Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts.(Czech Republic and Germany).

2. Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Gallo, J. (2021): Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts.(Czech Republic and Germany). Central European Forestry Journal, 67(3): 166–180.

Abstrakt

Přirozená obnova je základní předpokladem vzniku nové generace lesního porostu. V nechráněných porostech je často decimována okusem spárkaté zvěře, který má negativní vliv na kvalitu, vývoj či existenci obnovy. Vliv spárkaté zvěře na přirozenou obnovu buku lesního v Krušných horách byl zjišťován na deseti trvalých výzkumných plochách v centrální části, konkrétně v nadmořských výškách 633–804 m, na území České republiky i Německa. Plochy byly situovány v porostech s dominantním zastoupením buku lesního, jehož podíl v horním stromovém patře přesahoval 75 %. Výzkumné plochy reprezentovaly různé typy stanovišť, převažovali kambizemě, s mírným až strmým sklonem. Cílem bylo posouzení vliv okusu spárkaté zvěří na přirozenou obnovu bukových lesů zejména v kontextu složení druhové skladby, hustoty, růstu a kvality přirozené obnovy. Závěrem byla zformulována doporučení pro lesnickou praxi.

Z výsledků vyplývá, že přirozená obnova bukových porostů v Krušných horách vykazuje vysoký potenciál, přičemž hustota obnovy dosahovala v průměru 72 600 jedinců na hektar, s rozmezím od 23 300 do 114 100 jedinců na hektar. Druhové složení přirozené obnovy odpovídalo charakteru mateřského porostu – na všech trvalých výzkumných plochách z hlediska obnovy dominoval buk lesní s podílem 88 %, zatímco v dospělém stromovém patře činil podíl buku 90 %. V přirozené obnově byl zaznamenán vyšší podíl pionýrských dřevin, zejména břízy bělokoré a jeřábu ptačího které se do porostu dostaly zejména ze semen z okolních porostů v rámci šíření, větrem, zvěří a ptactvem.

Bylo zjištěno, že až 78 % jedinců přirozené obnovy bylo poškozeno okusem zvěří. Nejčastěji byly poškozovány roztroušené listnáče, konkrétně javor klen (98 % poškozených jedinců), olše lepkavá (97 %) a jeřáb ptačí (94 %). Naopak nejméně byl okusem poškozen smrk ztepilý (31 %) a dub zimní (50 %). Poškozených jedinců buku bylo celkem 79 %. Okus měl významný negativní vliv na výšku přirozené obnovy – terminální okus snížil průměrnou výšku jedinců až o 40 % ve srovnání s nepoškozenými jedinci. Nejvyšší průměrná výška byla zjištěna u jedinců bez poškození (v průměru 119 cm), zatímco nově a opakovaně okusovaní jedinci dosahovali pouze 63 cm, respektive 79 cm. Poškození terminálního pupenu vedlo k výraznému omezení výškového přírůstu a vitality jednotlivých jedinců, což se promítlo i do celkové kvality přirozené obnovy.

Z hlediska druhové diverzity byla přirozená obnova charakterizována nízkou druhovou bohatostí a heterogenitou, avšak většinou vysokou druhovou vyrovnaností v plochách s více zastoupenými druhy. Prostorová struktura přirozené obnovy byla převážně agregovaná.

Na základě výsledků byla doporučena opatření ke snižování škod způsobovaných zvěří. V praxi by mělo být prioritou snížení stavů spárkaté zvěře na ekologicky únosnou úroveň a optimalizace věkové a pohlavní struktury populace. Dále bylo doporučeno zvýšit počet zimovišť a krmných políček pro zvěř, případně využít individuálních či plošných mechanických ochran pro přirozenou obnovu zejména pak cenných přimíšených dřevin. Podpora přirozených predátorů, zejména vlka, byla mohla mít pozitivní přínos pro regulaci zvěře v budoucnu. Klíčové je však sladění mysliveckého a lesnického hospodaření s důrazem na podporu přimíšených dřevin a tvorbu druhově pestrých lesů, které vykazují vyšší stabilitu a udržitelnou produkci v podmínkách probíhající klimatické změny. Celkově bylo konstatováno, že bez účinné ochrany přirozené obnovy před okusem zvěří není možné zajistit úspěšnou obnovu druhově bohatých a stabilních lesních ekosystémů v dlouhodobém horizontu.

Klíčová slova: poškození stromů; struktura lesa; biodiverzita; ochrana lesa; střední Evropa

Cent. Eur. For. J. 67 (2021) 166–180 sciendo DOI: 10.2478/forj-2021-0008

CENTRAL EUROPEAN Forestry Journal

ORIGINAL PAPER

http://www.nlcsk.sk/fj/

Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Kru né hory Mts. (Czech Republic and Germany)

Zdeněk Fuchs, Zdeněk Vacek*, Stanislav Vacek, Josef Gallo

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

Abstract

Tree damage by game browsing is one of the biggest threats to forest ecosystems at the time of climate change and large-scale forest disturbances. The aim of the paper was to determine the effect of browsing by ungulates on the diversity, abundance and species composition of natural regeneration in forest stands dominated by European beech (*Fagus sylvatica* L.). The research was conducted on 10 permanent research plots in the Krušné hory Mts. in the Czech Republic and Germany. The density of natural regeneration was in the range of 23,300–114,100 recruits ha^{-1}. A higher proportion of silver birch (*Betula pendula* Roth.) and rowan (*Sorbus aucuparia* L.) was found in the regeneration compared to the mature stands. A total of 78% of recruits was damaged by browsing. The most frequently damaged tree species were sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.; 98%) and black alder (*Alnus glutinosa* [L.] Gaertn.; 97%), while Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst; 31%) and sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.; 50%) were the least affected. Seventy-nine percent of European beech recruits were damaged. The game significantly reduced the height of regeneration by up to 40%, especially by terminal browsing. Browsing also negatively affected the quality and abundance of regeneration. For successful dynamics of species-rich natural forest ecosystems, it is necessary to minimize tree damage by game browsing. These main measures include the reduction of ungulate population levels and the optimization of their age structure and sex ratio, an increase in the number of overwintering enclosures and food fields for game and a change in the political approach to game management with sufficient consideration of forestry interests.

Key words: tree damage; forest structure; biodiversity; forest protection; Central Europe

Editor: Bohdan Konôpka

1. Introduction

Central European forest stands are characterized in the climax stage by occasional disturbances (Glončák 2009), which can be described by the gap disturbance regime (Korpeľ 1995; Jaworski & Kołodziej 2002). From this point of view, natural disturbances contribute positively to the dynamics of climax stands (Yamamoto 2000; Franklin et al. 2002; Sage et al. 2003; Manning 2007). Disturbance in the form of the death of a small number of trees contributes to the release of production space for new individuals of the tree layer that will occupy these newly opened niches in future (Kneeshaw & Gauthier 2003; Angelstam & Kuuluvainen 2004; Kucbel et al. 2010; Rugani et al. 2013). Natural regeneration, as a basic and essential element of forest dynamics, forms and ensures the continuity of the forest ecosystem (Veblen 1992; Vacek et al. 2010; Wagner et al. 2010). One uses this element and transforms it according to current and local needs (Paluch 2005; Collet & Chénost 2006; Collet et al. 2008). Through its intervention in this system, additional energy is created, without which the current concept of forest establishment could not exist (Korpeľ 1995; Pretzsch 2009; Trotsiuk 2012). In addition to disadvantages such as the specificity of the time of seeding of the mature stand (Ambrož et al. 2015; Vacek et al. 2017a), inequality of seedling density (Kantor 2001; Wagner et al. 2010) and the restoration of only such species composition that is already in the stand (Poleno et al. 2009), natural regeneration has also its advantages. Typical advantages include, for example, ensuring the natural occurrence of genetically native tree species (Korpeľ et al. 1991; Gömöry et al. 2011; Gallo et al. 2020a) that can make use of the local microrelief in an outstanding

Corresponding author. Zdeněk Vacek, e-mail: Vacekz@fld.czu.cz

way (Barna 2004; Poleno et al. 2009; Vacek et al. 2015b). With its high adaptability, non-deformed root system (Mauer 2005) and, last but not least, its high number of individuals (Reininger 1992; Hájek et al. 2020), natural regeneration is a prerequisite for seed, shelterwood and selection silvicultural systems (Slanař et al. 2017; Vacek et al. 2019b). The specifics of natural regeneration are based on the precisely timed moment of intersection of individual assumptions that ensure its origin (Jarčuška 2009; Barna 2011; Jarčuška 2011). These assumptions include the occurrence of the seed year of the tree species present, optimum temperature, condition of the seed germination bed, light conditions and also soil moisture (Bellemare et al. 2002; Fischer & Lindner 2002; Bolte & Villanueva 2006). If these assumptions are not synchronized at the appropriate moment, full seeding does not occur, and the effect of natural regeneration loses its significance. This phenomenon is also exacerbated by the occurrence of the herbaceous and moss layer, which significantly reduces or eliminates the survival of seedlings on strongly infested soils (Kühne & Bartsch 2003; Jaloviar 2005; Collt & Chenost 2006; Provendier & Balandier 2008). The microrelief also plays an important role if the successful growth of natural regeneration, affecting water retention and the amount of available nutrients (Vacek et al. 2015b, 2017b).

In the area of interest, the Krušné hory Mts., European beech (*Fagus sylvatica* L.) forms the main part of forest stands on the mid- and lower elevation sites, where it has its production optimum (Plíva & Průša 1969; Neuhäuslová et al. 1998; Burda 2016). This tree species accounts for 5.3% in the Czech part and for 4.2% in the German part of Krušné hory Mts., however natural tree species composition was significantly higher (ÚHÚL 2019; SEKUL 2020). In the Czech Republic, the natural species composition reached 40. %, while the current tree species composition is only 8.8% (Ministry of Agriculture 2020). Both ecologically and economically, it is the most important and widespread deciduous tree in Europe (Bolte et al. 2007; Štefančík et al. 2018; Sharma et al. 2019a; Šimůnek et al. 2021). Due to its ecological plasticity, it is able to grow even in relatively heavily shaded and weed-infested places, and subsequently respond well to the release of canopy (Ellenberg et al. 1992; Bulušek et al. 2016). This predisposition predestines it to be the ideal tree species for regeneration by border felling, shelterwood system, or selection system (Kantor 2001; Poleno et al. 2009; Podrázský et al. 2019). These methods are suitable for optimal beech growth in conditions where there is no risk of damage by drought, sun exposure or late frost (Ningre & Colin 2007; Gallo et al. 2014), to which beech shows high vulnerability (Gallo et al. 2017; Šimůnek et al. 2019). The highest amounts of natural beech regeneration can be found on lush, mineral-rich soils (Musil & Möllerová 2005). Beech can form ideal vegetation mixtures with various deciduous trees (ash, maple, hornbeam, birch, rowan, cherry, linden), or conifers (spruce, larch, fir, Douglas fir, pine) (Dittmar et al. 2003; Wagner et al. 2003, 2010; Podrázský et al. 2014; Králíček et al. 2017; Vacek et al. 2019a). In addition, in mixed stands, beech can achieve higher production potential, stability and resistance to extreme weather fluctuations, drought and climate change (Schäfer et al. 2017; Pretzsch et al. 2021; Vacek et al. 2021). In later stages of growth, tending has a great importance from the silvicultural point of view (Remeš et al. 2015; Štefančík 2017, 2019; Sharma et al. 2019b). In the submontane and mountain areas forest regeneration is often damaged by ungulates – browsing, bark stripping and fraying (Rooney 2001; Vacek et al. 2018; Cukor et al. 2019; Gallo et al. 2020b; Prokůpková et al. 2020; Vacek et al. 2020a). Growth is strongly negatively affected mainly by the browsing of terminal buds (Schulze et al. 2014). This damage limits terminal bud growth, individual height, vitality, and ability to survive in subsequent years (Ammer 1996; Vacek et al. 2014). This preference of ungulates for the tree species mainly results in a change of species composition, especially to the detriment of interspersed and admixed deciduous trees and firs attractive to game (Motta 2003; Konôpka & Pajtík 2015; Vacek et al. 2015a; Slanař et al. 2017). Suppression of species diversity by game or humans leads to unification of the tree layer (Poleno et al. 2009). This reduction in species diversity in turn brings about a change in the stability and vitality of the forest ecosystem. Heterogeneous ecosystems have higher productivity at a later stage of development compared to monocultures (Pretzsch et al. 2010; Dănescu et al. 2016; Zeller & Pretzsch 2019; Gallo et al. 2020c). In addition, mixed and largely structured forests are more resilient to ongoing climate change that is manifested by higher mean annual temperatures, uneven precipitation distribution and more frequent climatic extremes (Pretzsch et al. 2013; Seidl 2017; Ammer 2019; Vacek et al. 2020b).

Successful growth of natural as well as artificial regeneration requires individual or areal protection, most often in the form of deer enclosure fencing (Švestka et al. 1996; Jurásek 1998; Sage et al. 2003; Baumhauer et al. 2005; Olesen & Madsen 2008; Hanophy 2009). Maintaining the regulated numbers of game individuals as biological protection seems to be a difficult task in the long run (Švarc 1981; Poleno et al. 2009). The use of repellents in the form of chemical protection is not very effective (Cislerová 2001). Regular reinstatement of repellents is laborious and the efficiency does not achieve lasting effects (Vosátka 2007).

The aim of this research was to determine the effect of game on the natural regeneration of beech stands in the German and Czech part of the Krušné hory Mts. and the subsequent proposal of appropriate silvicultural measures to reduce damage by game to natural regeneration. The specific objectives were to i) evaluate the quantity, silvicultural quality and structure of natural regeneration in 10 permanent research plots (PRPs), ii) compare species composition and diversity of natural regeneration and

tree layer, iii) determine the effect of browsing damage on dynamics and species composition of natural regeneration and iv) to assess interactions between natural regeneration, tree layer, habitat and the influence of wildlife.

2. Material and methods

2.1. Study area

The area of interest, located in the central part of the Krušné hory Mts. at an altitude of 635–804 m a.s.l., was composed of 5 forest stands, and 2 PRPs were established in each stand. Four stands were located in the Czech Republic and 1 stand in Germany (Fig. 1). The average monthly temperature was around 5.9 °C and the total annual precipitation reached 780 mm. The temperature reached a maximum in July (15.2 °C), while the lowest temperature was in January (−3.4 °C). The minimum and maximum precipitation was in February (49 mm) and June (87 mm) (1961–2019 CHMI). The study area was qualified as a humid continental climate zone, characterized by warm to hot, humid summers and cold to severely cold winters (Dfb) as defined by the Köppen climate classification (Köppen 1931). The predominant soil type was modal Cambisol and the bedrock was mainly formed by crystalline shales (schists) and granites. The slope ranged from 5 to 23 degrees.

Data collection was performed in 5 stands with dominant European beech (its share was over 75%) aged over 120 years and stocking less than 0.8 (Table 1). Other tree species occurring in the upper storey included Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst), silver birch (*Betula pendula* Roth.), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.). From a typological point of view, it was a habitat of the *series trophicum*, specifically *categoria mesotrophica* (*Fagetum mesotrophicum*, *Abieto-Fagetum mesotrophicum*, *Piceeto-Fagetum mesotrophicum*) and *categoria subxerothermica* (*Fagetum subxerothermicum*) (Viewegh et al. 2003).

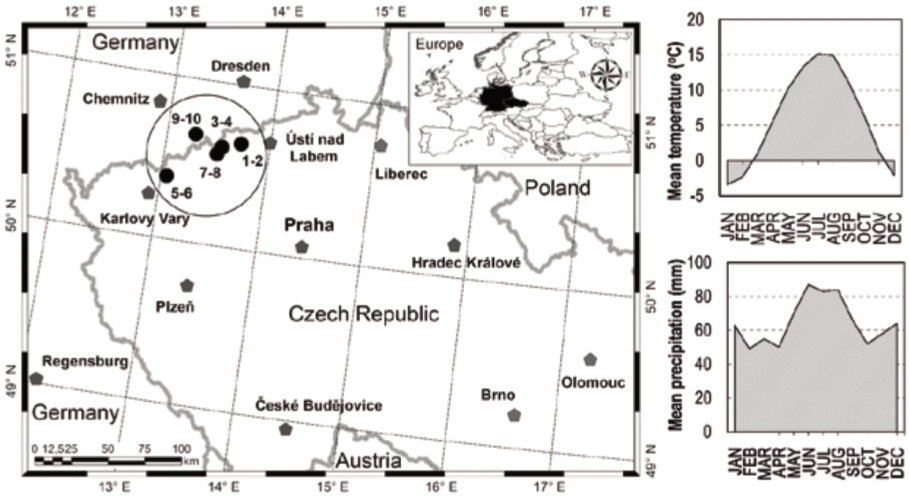


Fig. 1. Localization of European beech stands on permanent research plots in the Krušné hory Mts. and mean monthly climatic values (1960–2020); the map was created in ArcGIS 10 software (Esri).

Table 1. Overview of basic site and stand parameters of permanent research plots 1–10 in the Krušné hory Mts. according to Forest Management Plan.

PRP	GPS coordinates	Country	Altitude [m a.s.l.]	Exposure	Slope [%]	Forest site type	Stand volume [m³ ha⁻¹]	Age [y]	Stocking
1	50°38'37.1"N, 13°39'44.0"E	Czechia	804	E	23	6S	280	171	0.7
2	50°38'34.3"N, 13°39'45.5"E	Czechia	800	E	20	6S	280	166	0.7
3	50°35'50.5"N, 13°30'01.6"E	Czechia	682	SW	12	6S	337	166	0.7
4	50°35'50.2"N, 13°30'02.2"E	Czechia	679	W	10	6S	337	166	0.7
5	50°21'31.7"N, 13°02'55.3"E	Czechia	672	SW	5	4C	64	130	0.3
6	50°21'31.4"N, 13°02'54.4"E	Czechia	668	SW	5	4C	64	168	0.3
7	50°35'19.3"N, 13°30'12.2"E	Czechia	633	NW	8	5S	396	168	0.8
8	50°35'21.2"N, 13°30'16.1"E	Czechia	637	NW	5	5S	396	149	0.8
9	50°39'03.3"N, 13°17'46.6"E	Germany	662	SW	7	4S	247	149	0.7
10	50°39'03.6"N, 13°17'45.0"E	Germany	665	S	6	4S	247	149	0.7

Notes: 4S – nutrient-medium beech site (*Fagetum mesotrophicum*), 4C – water-deficient beech site (*Fagetum subxerothermicum*), 5S – nutrient-medium fir-beech site (*Abieto-Fagetum mesotrophicum*), 6S – nutrient-medium spruce-beech (*Piceeto-Fagetum mesotrophicum*; Viewegh et al. 2003).

2.2. Data collection

A total of 10 PRPs of 3 × 30 m in size were established along the slope using a steel diameter tape. The PRPs were randomly selected by the coordinates using the RNG function. The boundaries of the area were marked at least 10 m from the edge of the stand. All corners of the PRPs were stabilized. Subsequently, the PRPs were delineated and divided into 10 square transects (3 × 3 m). Natural regeneration was recorded in each of the squares, i.e. individual seedlings (recruits) from 10 cm in height up to 4 cm of diameter at breast height (DBH) were measured. In addition, the following data were recorded for each individual: identification numbers of transects (1–10), numbers of recruits, tree species, height, silvicultural quality (evaluated only in individuals over 1 m in height on a scale of 1–4), browsing status (old, new, repeated, no damage) and type of damage (terminal, lateral, both, no damage). The height was measured with a lath to the nearest 1 cm.

The evaluation of the silvicultural quality of recruits was performed according to the following scale:

1. a straight vital individual without forking showing good height growth and representing the future basic element of the stand,
2. a slightly curved individual or individual with slight branching, which, if necessary, can still replace an individual with quality 1, good growth again,
3. a crooked branched individual unsuitable for future growth from the silvicultural point of view, shows irregular or poor growth,
4. a severely deformed or highly forked individual showing minimal to zero growth or dying individual with the typical "bonsai appearance".

2.3. 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 PRPs (Table 2). The vertical structure was evaluated according to the Gini index (Gini 1921) and the spatial distribution according to the index of cluster size (David & Moore 1954). The equations of diversity indices are given in Vacek et al. (2020c).

Microsoft Excel was used for basic data analysis and creation of graphs, especially species composition and height distribution. Statistica 13 (StatSoft, Tulsa) was used for statistical analyses. The nonparametric Kruskal-Wallis test was used to evaluate the differences between heights in relation to tree species and tree damage by game browsing, because the data did not meet the normality according to the Shapiro-Wilks test. In the graphical outputs, the error bars show the standard error.

Principal component analysis (PCA) was performed in CANOCO 5 (Ter Braak, Šmilauer 2012) to evaluate the relationships between stand structure (stocking, stand volume, height, diameter, age), natural regeneration (density, height), tree damage by game browsing and habitat conditions (slope, altitude). Data were logarithmized and standardized prior to analysis. The results of multidimensional PCA analysis were visualized in the form of an ordination diagram. The overview map was created in ArcGIS 10 (Esri).

3. Results

3.1. Density and tree species of natural regeneration

Sufficient potential of natural regeneration was found on the PRPs, ranging from 23,300 recruits ha^{-1} (on PRP 2) to 114,100 recruits ha^{-1} (on PRP 9; Fig. 2). European beech was dominant on all PRPs, accounting for 75–100%. On most PRPs (1, 2 and 5 to 10) mixed species composition of sycamore, black alder, silver birch, rowan, sessile oak and Norway spruce was recorded, always up to 10%. The exclusive occurrence of natural beech regeneration was recorded on two PRPs (3 and 4). The average number of beech recruits was around 63,900 recruits ha^{-1}. The most numerous admixtures included silver birch (on average 3,600 recruits ha^{-1}) and rowan (1,700 recruits ha^{-1}). The maximum number of recruits was observed in European beech on PRP 8 and 9 (93,200 recruits ha^{-1} and 92,700 recruits ha^{-1}, respectively). The minimum number of beech recruits was recorded on PRP 2 (19,300 recruits ha^{-1}). The highest number of species was found on PRP 8 and 9, where, in addition to European beech (84%), also Norway spruce (10%), sessile oak (1%) and silver birch (5%) were present.

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

Criterion	Quantifiers	Label	Reference	Evaluation
Species diversity	Species richness	D_1 (Mai) D_2 (Mei)	Margalef 1958 Menhinick 1964	minimum D = 0, higher D = higher values
	Species heterogeneity	λ (Sii) H′ (Shi)	Simpson 1949 Shannon 1948	range 0–1; minimum λ = 0, maximum λ = 1 minimum H′ = 0, higher H′ = higher values
	Species evenness	E_1 (Pii) E_2 (Hi)	Pielou 1975 Hill 1973	range 0–1; minimum E = 0, maximum E = 1
Vertical diversity	Gini index	G (Gi)	Gini 1921	range 0–1; low G < 0.3, very high differentiation G > 0.7
Horizontal structure	Index of cluster size	CS (D&Mi)	David & Moore 1954	mean value CS = 0, aggregation CS > 0, regularity CS < 0

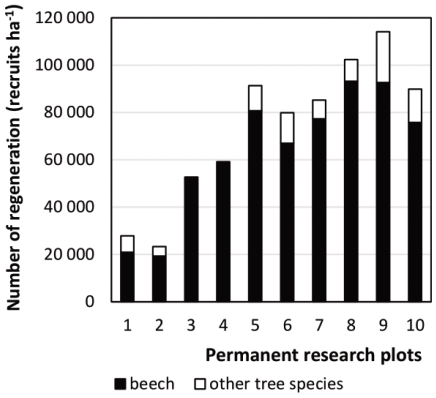


Fig. 2. Density of natural regeneration on permanent research plots 1–10 differentiated according to tree species composition of European beech and other tree species in 2020.

The proportion of European beech in natural regeneration was by 2% lower (88%) in comparison with the tree layer (90%; Fig. 3). In the mature stand, European beech reached 100% representation on six PRPs (3 to 8), while in the regeneration it was only on two PRPs (3 and 4). On PRP 1 and 2, there was an admixture of sycamore in the mature stand (up to 5%). In addition to European beech, PRP 9 also included rowans and Norway spruce (up to 10%). In addition to beech, sessile oak and Norway spruce were present on PRP 10, both up to 5%. The average stand volume of the mature stand was around 300 m^3 ha^{-1} (269 m^3 ha^{-1} for beech).

3.2. Height structure and quality of natural regeneration

The highest mean height of natural regeneration was registered on PRP 9 (144 cm), on the contrary, the lowest mean height was found on PRP 3 (43 cm). The determined heights of natural regeneration were divided into individual height classes using a 20-cm interval (Fig. 4). On all PRPs, beech was most common in the height class of 40 to 60 cm (11,800 recruits ha^{-1}), then in the height class of 60 to 80 cm (11,700 recruits ha^{-1}) and subsequently in the height class of 80 to 100 cm (9,500 recruits ha^{-1}). The height of the beech was significantly greater than that of the other tree species, individuals with a height over 300 cm were recorded. At higher heights, the number of beech recruits gradually decreases. The smallest representation of beech was in the height class up to 20 cm (1,500 recruits ha^{-1}). The height competition consists mainly of silver birch in the height class of 80 to 100 cm (700 recruits ha^{-1}) and also of rowan in the height class of 60 to 80 cm (400 recruits ha^{-1}). The greatest frequency of admixed tree species in natural regeneration was in the height class from 60 to 80 cm (14,900 recruits ha^{-1}). On the contrary, it was the smallest in the height class from 0 to 20 cm (1,700 recruits ha^{-1}).

The significant difference between tree species was found in the mean height of recruits (Kruskal-Wallis test, Chi-square = 166.0, df = 6, $p < 0.001$; Fig. 5). Sessile oak (113 cm), Norway spruce (108 cm) and silver birch (103 cm) had significantly ($p < 0.05$) higher mean height. On the other hand, significantly ($p < 0.05$) lower height was observed in maple (48 cm), alder (49 cm) and rowan (69 cm). European beech reached the mean height of 88 cm across all PRPs.

For silvicultural quality of natural regeneration, quality 2 was the most frequent with 49% (35,600 recruits ha^{-1}). It was followed by quality 1 with 32% (23,200 recruits ha^{-1}) and quality 3 with 18% (13,100 recruits ha^{-1}). The worst quality 4 was represented by 1% (700 recruits ha^{-1}).

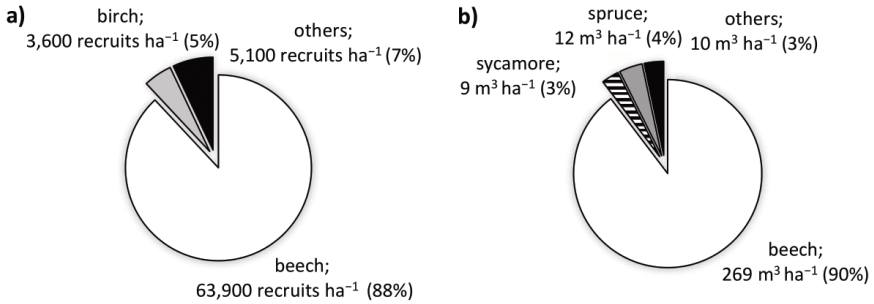


Fig. 3. Tree species composition of a) natural regeneration (according to numbers) and b) mature stand (according to stand volume) for all permanent research plots in 2020.

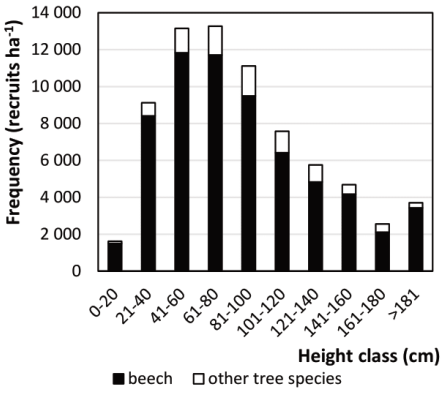


Fig. 4. Height structure of natural regeneration on permanent research plots differentiated according to tree species composition of European beech and other tree species in 2020.

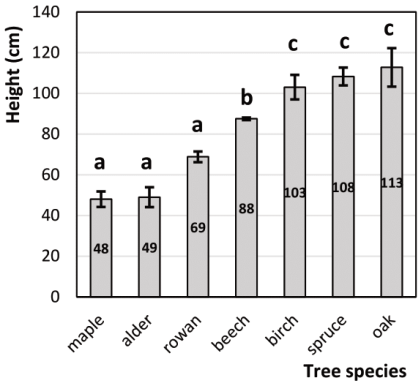


Fig. 5. Mean height of natural regeneration on permanent research plots differentiated according to tree species in 2020; error bars indicate standard error; significantly (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$) different values are designated by different letters.

3.3. Diversity of natural regeneration

In view of species diversity, natural regeneration showed low species richness, similarly like species heterogeneity (Table 3). Only on PRP 1 and 9 the heterogeneity reached higher values (medium diversity). Higher variability between PRPs was in species evenness. According to the E_2 index, the evenness on all PRPs was high, except for PRPs 2 and 3, where there was only natural regeneration of beech. The species evenness was the highest on PRP 1, in the plot with the lowest share of beech (75%) of all monitored PRPs.

As for the structure of natural regeneration, the height diversity reached medium values except for PRPs 9 and 10, where the diversity was high due to the high number of advanced individuals. The horizontal structure was significantly ($p < 0.05$) aggregated on all PRPs, only PRP 2 showed the random distribution of recruits. The highest aggregation of recruits was in stands with the highest stocking (PRPs 7 and 8).

3.4. Effect of browsing on natural regeneration

Out of the total number of recruits, on average 78% of individuals were damaged by browsing. Thus, 22% of recorded individuals were without damage. The type of browsing showed that out of the total number of recruits on all PRPs, most individuals were damaged by both terminal and lateral browsing (33,400 recruits ha^{-1}, 51%), fewer individuals suffered from lateral browsing only (12,900 recruits ha^{-1}, 17%), and similarly from terminal browsing only (5,900 recruits ha^{-1}, 10%). The degree of damage indicated that natural regeneration was most frequently damaged by repeated browsing (41,800 recruits ha^{-1}, 58%), followed by old browsing (7,900 recruits ha^{-1}, 11%) and new browsing (6,900 recruits ha^{-1}, 9%).

The species preference of ungulates with respect to damage to natural regeneration is depicted in Fig. 6. The most frequently damaged individuals were sycamore maple (98%), black alder (97%) and rowan (94%). The least damage was recorded for sessile oak (50%) and Norway spruce (31%). Seventy-nine percent of Euro-

Table 3. Diversity of natural regeneration on permanent research plots 1–10 in 2020; the highest values are in bold and the lowest in italics.

PRP	D_1 (Mai)	D_2 (Mei)	λ (Sii)	H´ (Shi)	E_1 (Pii)	E_2 (Hi)	G (Gi)	CS (D&Mi)
1	0.195	0.018	**0.402**	**0.727**	**0.662**	0.628	0.466	0.817*
2	0.199	**0.020**	0.289	0.235	0.493	0.564	0.427	*0.639*
3	*0.000*	*0.000*	*0.000*	*0.000*	*0.000*	*0.000*	0.399	1.720*
4	*0.000*	*0.000*	*0.000*	*0.000*	*0.000*	*0.000*	*0.397*	1.477*
5	0.088	0.007	0.205	0.156	0.517	0.597	0.405	2.414*
6	0.089	0.007	0.271	0.192	0.637	**0.668**	0.415	2.474*
7	0.088	0.007	0.168	0.134	0.445	0.559	0.460	**3.310***
8	0.087	0.006	0.164	0.131	0.437	0.555	0.451	2.698*
9	0.258	0.012	0.328	0.295	0.490	0.501	0.506	1.690*
10	**0.263**	0.013	0.277	0.244	0.405	0.509	**0.570**	0.855*

Notes: D_1 and D_2 – indexes of species richness, λ and H´ – indexes of species heterogeneity, E_1 and E_2 – indexes of species evenness; G – Gini index of vertical structure, CS – index of cluster size; *statistically significant (0.95 confidence interval) aggregated horizontal structure (CS indexes).

pean beech recruits were damaged, similarly like in silver birch (78%).

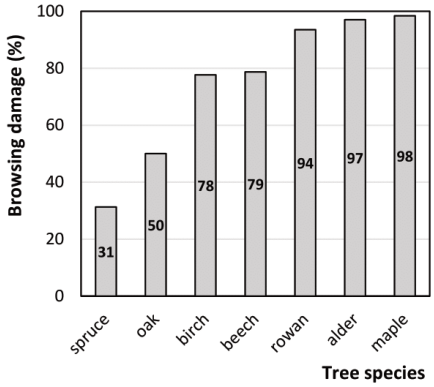


Fig. 6. Proportion of tree damage caused by game browsing (terminal, lateral, both) of natural regeneration on permanent research plots differentiated according to tree species in 2020.

The game also had a significant (Kruskal-Wallis test, Chi-square = 576.0 df = 3, $p < 0.001$) effect on the height of natural regeneration in relation to the browsing status (Fig. 7). The significantly ($p < 0.05$) highest mean height was observed in natural regeneration without browsing damage (119 cm). In contrast, the significantly ($p < 0.05$) lowest recruits were those damaged by new (63 cm) and repeated browsing (79 cm). Individuals of natural regeneration damaged by old browsing reached a height of 95 cm. The mean height of natural regeneration significantly (Kruskal-Wallis test, Chi-square = 710.8, df = 3, $p < 0.001$) corresponded to the type of browsing. Terminal and combined browsing significantly ($p < 0.05$) limited the height of natural regeneration (71 cm and 73 cm, respectively). In contrast, individuals with lateral browsing and those without browsing damage reached the significantly ($p < 0.05$) highest mean heights (104 cm and 119 cm).

3.5. Interactions between natural regeneration, stand parameters, sites and tree damage

The results of the PCA expressing the interactions between natural regeneration, tree damage by game browsing, tree layer and habitat on 10 PRPs in the Krušné hory Mts. are presented in the form of an ordination diagram in Fig. 8. The first ordination axis explains 40.3% of data variability, the first two axes explain 72.8% and the four axes together explain 94.8% of data variability. The x–axis represents the height of natural regeneration and its species evenness. The y–axis represents the altitude and horizontal structure of natural regeneration. The quality of natural regeneration was negatively correlated with damage by game. The density of natural regeneration was negatively correlated with stand stocking, which was positively correlated with mean DBH, age and stand volume. The frequency of regeneration was also influenced by the slope and elevation. With increasing elevation, the number of recruits decreased and the horizontal structure tended more towards a regular spatial pattern (aggregated distribution decreased). The lowest explanatory parameter in the ordination diagram was the vertical structure. In terms of typology and forest types, habitats in a lower forest vegetation zone had a higher number and quality of recruits, while stands in higher vegetation zones were characterized by higher tree damage by game browsing. The lowest variability within the stands

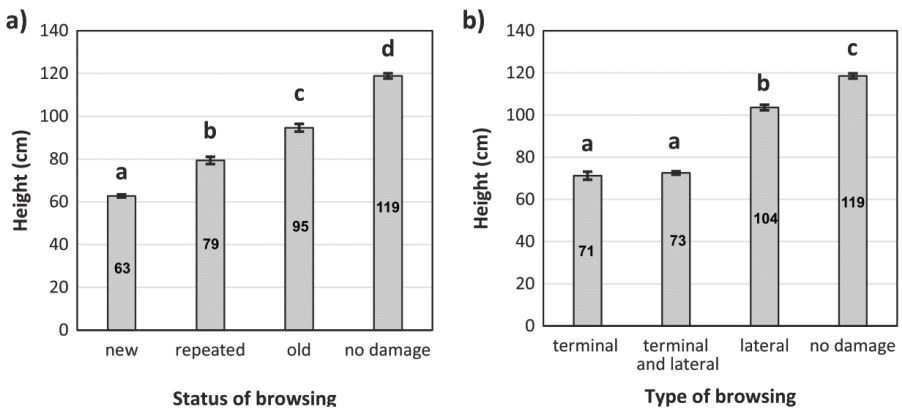


Fig. 7. The status a) and type b) of game browsing in relation to the height of natural regeneration on all permanent research plots in 2020; error bars indicate standard error; significantly (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$) different values are designated by different letters.

was found in the stand where only European beech was present in species composition (PRPs 3 and 4).

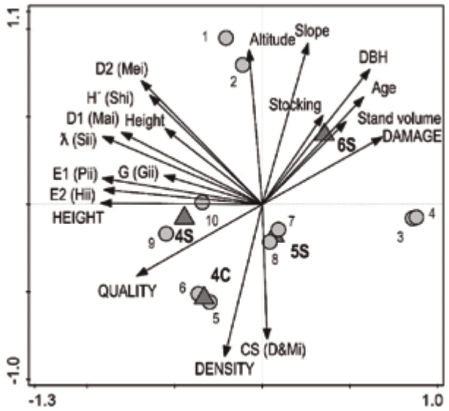


Fig. 8. Ordination diagram showing the results of PCA of the relationships between mature stand (stocking, stand volume, height, diameter, age), natural regeneration (DENSITY, HEIGHT), tree damage by game browsing (DAMAGE), diversity of natural regeneration (see Table 2) and habitat characteristics (slope, altitude); ● symbols indicate the permanent research plots (1–10), ▲ the group of forest site types (see Table 1).

4. Discussion

4.1. Density and tree species of natural regeneration

The representation of different tree species was mainly based on the present mature stand, altitude, soil composition and precipitation total (Pretzsch et al. 2014; Vacek et al. 2017b). Because individual PRPs were located in beech stands, the share of European beech was dominant, ranging from 75% (PRP 1) to 100% (PRPs 3 and 4). Admixed individuals of sycamore, black alder, silver birch, rowan, sessile oak and Norway spruce always accounted for up to 10%. The average number of recruits in the central part of the Krušné hory Mts. reached 72,600 recruits ha^{-1}, i.e. it ranged from 23,300 to 114,100 recruits ha^{-1}. A high abundance of natural regeneration was documented in the beech-dominated stands also in other localities in the Czech Republic and in other countries, e.g. in the Orlické hory Mts. the natural regeneration reached 37,200 recruits ha^{-1} (Vacek et al. 2014), 41,700 recruits ha^{-1} in the Jizerské hory Mts. (Slanař et al. 2017), 76,700 recruits ha^{-1} in the Krkonoše Mts. (Vacek et al. 2017b), 100,200 recruits ha^{-1} in the Broumov region (Hájek et al. 2020) or 27,300 recruits ha^{-1} in Tworylczyk in Poland (Jaworski et al. 2002). Substantially lower numbers (3,200 recruits ha^{-1}) of recruits were reported by Oheimb et al. (2005) from close-to-nature beech forests in north-eastern Germany. The admixture of silver birch and rowan recruits (3,600 and 1,700 recruits ha^{-1}, respectively) corresponds to their usual number in similar stand and habitat conditions (Van Hees et al. 1996; Żywiec & Ledwoń 2008). The number of recruits was in negative correlation with altitude, stand stocking and tree damage by game browsing. Canopy of the mature stand significantly affects the density of natural regeneration in beech stands (Vacek et al. 2017b). Ambrož et al. (2015) and Turczański et al. (2021) reported the high intensity of game pressure as a limiting factor for the occurrence and frequency of natural regeneration.

The representation of European beech in natural regeneration (88%) corresponds to its proportion in the parent stand (90%). Admixture of other tree species is based on dispersal of the seed material by wind from the surrounding stands (Suchockas 2002) and also on the introduction by game and birds (Karlsson 2001; Dobrovolný & Tesař 2010). In our case, these are tree species with scattered occurrence, such as silver birch (PRPs 5, 6) and rowan (PRPs 7, 8), which do not occur in the mature stand on PRPs. The increased share of these two pioneer tree species in natural regeneration was also documented for example by Slanař et al. (2017) from the Jizerské hory Mts. The average stand volume of the mature stand was around 300 m^3 ha^{-1} (269 m^3 ha^{-1} for beech), which corresponds to stands with reduced stocking (Condés 2013).

4.2. Height structure and quality of natural regeneration

The height of recruits ranged from 43 cm (PRP 3) to 144 cm (PRP 9), similarly like in the Krkonoše Mts. (Prokůpková et al. 2020). As for height structure, most beech recruits were in the height class from 40 to 60 cm (11,700 recruits ha^{-1}), on the contrary, the smallest number of recruits was in the height class up to 20 cm (1,700 recruits ha^{-1}). The dominance of European beech is partly competed by silver birch with 700 recruits ha^{-1} in the height class of 80 to 100 cm or rowan in the height class of 60 to 80 cm (400 recruits ha^{-1}). In beech forests in the Broumovské stěny National Nature Reserve, the average height of regeneration, depending on the microhabitat, ranged from 74 cm on the ridges to 121 cm in the depressions (Vacek et al. 2015). According to species, the largest mean height of recruits was found in sessile oak (113 cm), while the lowest mean height was recorded for sycamore (49 cm) in our study. Beech reached the mean height of 88 cm. Qualitatively, silvicultural quality 2 (49%) and quality 1 (32%) predominate on all PRPs. Quality 4 is represented by 1% only. Browsing of any type has a strong impact on quality, as documented by Olesen & Madsen (2008) and Madsen & Hahn (2008). The silvicultural quality of natural regeneration can also be significantly influenced by management methods and by the edge effect of the stand (Bílek et al. 2018).

4.3. Diversity of natural regeneration

Considering the species diversity, natural regeneration showed low species richness and species heterogeneity. Similarly, low values of diversity were documented by Vacek et al. (2015b) in beech stands in the Broumovsko Protected Landscape Area, while significantly higher species diversity was found in mixed beech stands (Slanař et al. 2017; Hájek et al. 2021). On the contrary, the species evenness was mostly high on all PRPs, where there were more tree species. The species evenness was the highest on PRP 1, in the area with the lowest share of beech (75%) of all monitored PRPs. The largest number of species was found on PRPs 8 and 9, where, in addition to European beech (84%), there was also Norway spruce (10%), silver birch (5%) and sessile oak (1%). The spatial distribution of regeneration was strongly aggregated in most cases. The clustered horizontal structure of regeneration was also reported by other researchers from dominant beech stands from other parts of the Czech Republic (Vacek et al. 2014; Ambrož et al. 2015; Slanař et al. 2017), and also from Slovenia (Nagel et al. 2006) and Poland (Paluch 2007). The aggregation of recruits increased with the increasing number of individuals. This positive correlation was also found in the mature stand in beech forests (Vacek et al. 2015c; Bulušek et al. 2016).

4.4. Effect of browsing on natural regeneration

Out of the total natural regeneration, 78% of recruits were damaged by browsing. Similarly, the negative influence of browsing on species composition and the future dynamics of forest in the Czech Republic was documented by Vacek (2017) from the Orlické hory Mts., Slanař et al. (2017) from the Jizerské hory Mts., Vacek et al. (2019) from Broumovsko and Prokůpková et al. (2020) from the Krkonoše Mts. The extremely high game damage is caused by its disproportionately large population in relation to forest stands or agricultural land, which is constantly rapidly increasing in the Czech Republic. Deer game has increased by 146% and wild boar even by 8,526% in the last 53 years (Hunting records of ÚHÚL).

In the area of interest, sycamore (98%) and black alder (97%) were the tree species most affected by game browsing. On the other hand, the least frequent damage was recorded in Norway spruce (31%). Seventy-nine percent of European beech recruits were damage. In contrast to the study of Baran (2015), the species preference is different in the Orlické hory Mts.; the browsing of rowan prevails amounting to 44%, spruce 37% and only then beech 20% with a similar representation of beech in the species composition. Similarly, Vacek (2017) described the preference of some tree species in the Orlické hory Mts., where the highest level of damage occurred on fir (100%), rowan (94%), beech (56%) and the lowest damage was observed on spruce (18%). The preference of some tree species, especially less represented broadleaves or firs, was also mentioned by foreign researchers from Germany (Ammer 1996), Italy (Motta 1996; D'Aprile et al. 2021), Slovakia (Konôpka & Pajtík 2015) and France (Bernard et al. 2017).

Damage by game not only affected the abundance, growing quality and species composition, but also the mean height and growth of natural regeneration. The mean height significantly corresponds to browsing (Ammer 1996; Vacek et al. 2014). Natural regeneration without damage had a significantly higher mean height (119 cm). On the contrary, individuals damaged by new browsing reached half the mean height (63 cm), due to severe damage of young and low-height regeneration. This was followed by repeated browsing with the recruit height of 79 cm. Recruits suffering from old browsing reached an average value of 95 cm and showed then vitality of natural regeneration and its subsequent growth, similarly like it was reported by Rozas (2003). Repeated browsing was registered as the most common damage to natural regeneration (58%). Taking into account the type of browsing, lateral browsing did not distinctly affect the height of recruits (height reduction by 12%, 104 cm). Terminal and combined browsing reduced the mean height (71 and 73 cm) of natural regeneration by 40% compared to regeneration without damage. Natural regeneration was most often damaged by the combined browsing of terminal and lateral buds (52%). The destruction of terminal buds causes a significant reduction in height increment (Dittmar 2003). This fact is also confirmed by repeated browsing, which not only reduces the increment, but also the vitality of individuals (Reimoser & Gossow 1996).

5. Conclusion

In the area of interest of the Krušné hory Mts., natural regeneration in European beech stands shows a high potential (72,600 recruits ha^{-1}). The species composition of natural regeneration, like other parameters, is linked to the character of the tree layer. On all permanent research plots, in the mature stands there was a dominant proportion of beech (90%) with a minimum admixture of other tree species. The natural regeneration of beech accounted for 88% with an admixture of other species, especially silver birch and rowan. This expansion of pioneer trees, which do not occur in the mature stand, is mainly due to seeding from the surrounding stands. Among the most damaged tree species by browsing were scattered broadleaves such as sycamore (98%), black alder (97%) and rowan (94%). Norway spruce (31%) and sessile oak (50%) were the least frequently damaged tree species. In total, 79% of beech recruits were damaged. In addition to the change in species composition, game had a significant negative effect on the silvicultural quality and extent of regeneration. The largest damage was caused by

terminal browsing (height reduction by 40%). Due to the high number of damaged individuals, it is necessary to protect the young stands with fences and reduce the high numbers of ungulates to an ecologically acceptable level. In view of hunting management, in addition to regulating the ungulate population levels, it is important to optimize the sex ratio and age structure of the population. As an alternative, it is possible to include individual mechanical fencing of valuable admixed tree species and support the natural predators of ungulates. The ever-increasing numbers of wolves (*Canis lupus*) could also contribute to limiting the number of ungulates in future. Another possible way to reduce the ungulate damage to stands is to increase the number of overwintering game enclosures and food fields for game. Overall, however, there is a need to harmonize hunting management and forest management with emphasis on silvicultural practices to support admixed trees and the creation of diversified forests. These mixed forests are characterized by high stability and sustainable productivity in the time of ongoing climate change.

Acknowledgments

The research was supported by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences (IGA No./A_21_20) and by the Ministry of Agriculture of the Czech Republic (Project No. QK1920328).

References

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 Lány Game Enclosure. Central European Forestry Journal, 61:78–88.

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., 2019: Diversity and forest productivity in a changing climate. New Phytologist, 221:50–66.

Angelstam, P., Kuuluvainen, T., 2004: Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective. Ecological Bulletins, 51:117–136.

Baran, M., 2015: Přirozená obnova bukových porostů ve vrcholových partiích Orlických hor. Bakalářská práce, 58 p.

Barna, M., 2004: Adaptation of European beech (*Fagus sylvatica* L.) to different ecological conditions: leaf size variation. Polish Journal of Ecology, 52:35–45.

Barna, M., 2011: Natural regeneration of Fagus sylvatica L.: a Review. Austrian Journal of Forest Science, 128:71–91.

Baumhauer, H., Madsen, P., Stanturf, J., 2005: Regeneration by direct seedin – a way to reduce costs of conversion. Restoration of Boreal and Temperate Forests. CRC Press, Boca Raton, Florida, p. 349–354.

Bellemare, J., Motzkin, G., Foster, D. R., 2002: Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. Journal of Biogeography, 29:1401–1420.

Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J. L., Laurent, L., Montpied, P., Morin X. et al., 2017: Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. Forest Ecology and Management, 400:269–277.

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, 27:6.

Bolte, A., Villanueva, I., 2006: Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). European Journal of Forest Research, 125:15–26.

Bolte, A., Czajkowski, T., Kompa, T., 2007: The northeastern distribution range of European beech – a review. Forestry, 80:413–429.

Breiter, K., 2012: Nearly contemporaneous evolution of the A- and S-type fractionated granites in the Krušné hory/Erzgebirge Mts., Central Europe. Lithos, 151:105–121.

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.

Burda, J., 2016: Spatio-temporal activity of mass movements in the Krušné Hory Mountains (Czech Republic): dendrogeomorphological case study. Auc Geographica, 46:15–30.

Cislerová, E., 2001: Škody působené zvěří. Lesnická práce, 80:1–4.

Collet, C., Chenost, C., 2006: Using competition and light estimates to predict diameter and height growth of naturally regenerated beech seedlings growing under changing canopy conditions. Forestry, 79:489–502.

Collet, C., Piboule, A., Leroy, O., Frochot, H., 2008: Advance *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. Forestry, 81:135–150.

Collt, C., Chenost, C., 2006: Using competition and light estimates to predict diameter and height growth of naturally regenerated beech seedlings growing under changing canopy conditions. Forestry, 79:489–502.

Cukor, J., Vacek, Z., Linda, R., Vacek, S., Marada, P., Šimůnek, V. et al., 2019: Effects of bark stripping on timber production and structure of Norway spruce forests in relation to climatic factors. Forests, 10:320.

D'Aprile, D., Vacchiano, G., Meloni, F., Garbarino, M., Motta, R., Ducoli, V. et al., 2020: Effects of Twenty Years of Ungulate Browsing on Forest Regeneration at Paneveggio Reserve, Italy, Forests, 11:612.

Dănescu, A., Albrecht, A. T., Bauhus, J., 2016: Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. Oecologia, 182:319–333.

David, F. N., Moore, P. G., 1954: Notes on contagious distributions in plant populations. Annals of Botany of London, 18:47–53.

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.

Dobrovolný, L., Tesař, V., 2010: Extent and distribution of beech (*Fagus sylvatica* L.) regeneration by adult trees individually dispersed over a spruce monoculture. Journal of Forest Science, 56:589–599.

Ellenberg, H., Weber, H., Dull, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica, 18:1–258.

Fischer, A., Lindner, M., Abs, C., Lasch, P., 2002: Vegetation dynamics in central european forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. Folia Geobotanica, 37:17–32.

Franklin, J. F., Spies, T. A., Van Pelt, R., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R. et al., 2002: Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. Forest Ecology and Management, 155:399–423.

Gallo, J., Kuneš, I., Baláš, M., Nováková, O., Drury, M. L., 2014: Occurrence of frost episodes and their dynamics in height gradient above the ground in the Jizerské hory Mts. Journal of Forest Science, 60:35–41.

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. Journal of Forest Science, 63:117–125.

Gallo, J., Vacek, Z., Baláš, M., Vacek, S., 2020a: Germinative capacity and energy of critically endangered Ojców birch (*Betula oycoviensis* Besser) in the Czech Republic. Journal of Forest Science, 66:227–235.

Gallo, J., Baláš, M., Linda, R., Kuneš, I., 2020b: 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 Journal of Forest Science, 137:43–66.

Gallo, J., Bílek, L., Šimůnek, V., Roig, S., Fernández, J. A. B., 2020c: 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.

Gini, C., 1921: Measurement of inequality on income. Economic Journal, 31:22–43.

Glončák, P., 2009: Dynamika vegetácie prírodných horských smrečín. Dizertačná práca, Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene, 93 p.

Gömöry, D., Paule, L., Gömöryová, E., 2011: Effects of microsite variation on growth and adaptive traits in a beech provenance trial. Journal of Forest Science, 57:192–199.

Hájek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Prausová, R., Linda, R. et al., 2020: Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years. Central European Forestry Journal, 66:202–217.

Hanophy, W., 2009: Fencing with Wildlife in Mind. Colorado Division of Wildlife, Denver, O., 36 p.

Hill, M. O., 1973: Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology, 54:427–432.

Hydrometeorologický ústav, 1960: Podnebí ČSSR. Tabulky, Praha, Hydrometeorologický ústav, 379 p.

Jaloviar, P., 2005: Biomasa a nekromasa jemných koreňov v bukovom prírodnom lese Havešová. Acta Facultatis Forestalis, 47:157–167.

Jarčuška, B., 2009: Growth, survival, density, biomass partitioning and morphological adaptations of natural regeneration in *Fagus sylvatica*. A review. Dendrobiology, 61:3–11.

Jarčuška, B., 2011: Morphological plasticity of leaves in natural regeneration of *Fagus sylvatica* L.: effects of direct and diffuse light, ontogeny and shoot type. Polish Journal of Ecology, 59:339–353.

Jaworski, A., Kołodziej, Z., 2002: Natural loss of trees, recruitment and increment in stands of primeval character in selected areas of the Bieszczady Mountains National Park (South-Eastern Poland). Journal of Forest Science, 48:141–149.

Jaworski, A., Kolodziej, Z., Porada, K., 2002: Structure and dynamics of stands of primeval character in selected areas of the Bieszczady National Park. Journal of Forest Science, 48:185–201.

Jurásek, A., 1998: Plastové chrániče sazenic. Lesnická práce, 77:177–178.

Jůva, K., Klečka, A., Zachar, D., 1975: Půdní fond ČSSR, Praha, Academia, 477 p.

Kalenda, M., 2016: Škody zvěří v porostech ponechaných samovolnému vývoji na lokalitě Doutnáč v CHKO Český Kras. Bakalářská práce, 84 p.

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. Hynčice u Krnova, ČLS, p. 8–14.

Karlsson, M., 2001: Natural regeneration of broadleaved tree species in southern Sweden. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria, 196 p.

Kneeshaw, D., Gauthier, S., 2003: Old-growth in the boreal forest: a dynamic perspective at the stand and landscape level. Environmental Review, 11:99–114.

Konôpka, B., Konôpka, J., 2003: Static stability of forest stands in the seventh altitudinal vegetation zone in Slovakia. Journal of Forest Science, 49:474–481.

Konôpka, 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.

Köppen, W., 1931: Grundriss der Klimakunde. Zweite, verbesserte Auflage der Klimate der Erde., Walter de Gruyter & Co., Berlin, 369 p.

Korpeľ, Š., 1991: Pestovanie lesa. Bratislava, Príroda, 465 p.

Korpeľ, Š., 1995: Die Urwälder der Westkarpaten Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York., 310 p.

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.

Kubelka, L. et al., 1992: Obnova lesa v imisemi poškozované oblasti severovýchodního Krušnohoří. Praha, MZe ČR, 133 p.

Kucbel, S., Jaloviar, P., Saniga, M., Vencurik, J., Klimaš, V., 2010: Canopy gaps in an old-growth fir-beech forest remnant of Western Carpathians. European Journal of Forest Research, 129: 249–259.

Kuhne, C., Bartsch, N., 2003: Zur Naturverjungung von Fichten-Buchen-Mischbestanden im Solling. Forst und Holz, 58:3–7.

Madsen, P., Hahn, K., 2008: Natural regeneration in a beech-dominated forest managed by close-to-nature principles – a gap cutting based experiment. Canadian Journal of Forest Research, 38:1716–1729.

Manning, D. B., 2008: Stand structure, gap dynamics and regeneration of a semi-natural mixed beech forest on limestone in central Europe-a case study. Waldbau-Institu, 265 p.

Margalef, D. R., 1958: Information theory in ecology. International Journal of General Systems, 3:36–71.

Mauer, O., 2005: Zakládání lesů. Brno, MZLU, 93 p.

Menhinick, E. F., 1964: A Comparison of Some Species-Individuals Diversity Indices Applied to Samples of Field Insects. Ecology, 45:859–861.

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, 181:139–150.

Muller-Edzards, C., De Vries, W., Erisman, J.W. (eds.), 1997: Ten Years of Monitoring Forest Condition in Europe. EC-UN/ECE, Brussels, Geneva, 386 p.

Musil, I., Möllerová, J., 2005: Listnaté dřeviny. Lesnická dendrologie 2. Praha, Česká zemědělská univerzita v Praze, 216 p.

MZe, 2020: Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2019. Praha, Ministerstvo zemědělství, 128 p.

Nagel, T. A., Svoboda, M., Diaci, J., 2006: Regeneration pat-terns after intermediate wind disturbance in an old-growth Fagus-Abies forest in southeastern Slovenia. Forest Ecology and Management, 226:268–278.

Neuhäuslová, Z., Blažková, D., Grulich, V., Husová, M., Chytrý, M., Jeník, J. et al., 1998: Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Praha, Academia, 341 p.

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, 64:79–86.

Olesen, C. R., Madsen, P., 2008: The impact of roe deer (*Capreolus capreolus*), seedbed, light and seed fall on natural beech (*Fagus sylvatica*) regeneration. Forest Ecology and Management, 255:3962–3972.

Paluch, J. G., 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 European beech (*Fagus sylvatica* L.) – silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: A patch-mosaic perspective. Forest Ecology and Management, 253:161–170.

Pielou, E. C., 1975: Ecological Diversity. New York, Wiley, 165 p.

Plíva K., Průša E., 1969: Typologické podklady pěstování lesů. Praha, SZN, 401 p.

Podrázský, V., Remeš, J., Ulbrichová, I., 2003: Biological and chemical amelioration effects on the localities degraded by bulldozer site preparation in the Ore Mts. – Czech Republic. Journal of Forest Science, 49:141–147.

Podrázský, V., Martiník, A., Matějka, K., Viewegh, J., 2014: Effects of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) on understorey layer species diversity in managed forests. Journal of Forest Science, 60:263–271.

Podrázský, V., Baláš, M., Linda, R., Křivohlavý, O., 2019: State of beech pole stands established at the clear-cut and in the underplanting. Journal of Forest Science, 65:256–262.

Poleno, Z., Vacek, S. et al., 2009: Pěstování lesů III.: Praktické postupy pěstování lesů. Lesnická práce, 951 p.

Pretzsch, H., 2009: Forest Dynamics, Growth and Yield. Springer Berlin Heidelberg, 617 p.

Pretzsch, H., Biber, P., Schütze, G., Uhl, E., Rötzer, T., 2014: Dynamika růstu lesních porostů ve střední Evropě se zrychlila od roku 1870. Nature Communications, 5:1–10.

Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P. H., Kohnle, U., Nagel, J. et al., 2010: Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. Annals of Forest Science, 67:712.

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., Hilmers, T., Uhl, E., Bielak, K., Bosela, M., del Rio, M., 2021: European beech stem diameter grows better in mixed than in mono-specific stands at the edge of its distribution in mountain forests. European Journal of Forest Research, 140:127–145.

Prokůpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Blažejová, J., Schwarz, O., Bulušek, 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.

Provendier, D., Balandier, P., 2008: Compared effects of competition by grasses (*Graminoids*) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). Annals of Forest Science, 65:1–9.

Quitt, E., 1975: Klimatické oblasti ČSR. Brno, Geografický ústav ČSAV, 73 p.

Reimoser, F., Gossow, H., 1996: Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. Forest Ecology and Management, 88:107–119.

Reininger, H., 1992: Ziestarkennutzung oder die Plenterung des. Altersklassenwaldes. Funfte Aufgabe. Oster. Agrarwerl., 163 p.

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, 61:456–464.

Rooney, T. P., 2001: Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. Forestry (Oxford), 74:201–208.

Rozas, V., 2003: Regeneration patterns, dendroecology, and forestuse history in an old-growth beech-oak lowland forest in Northern Spain. Forest Ecology and Management, 182:175–194.

Rugani, T., Diaci, J., Hladnik, D., 2013: Gap dynamics and structure of two old-growth beech forest remnants in Slovenia. PloS One, 8:e52641.

Sage, Jr, R. W., Porter, W. F., Underwood, H. B., 2003: Windows of opportunity: white-tailed deer and the dynamics of northern hardwood forests of the northeastern US. Journal for Nature Conservation, 10:213–220.

Schäfer, C., Grams, T. E., Rötzer, T., Feldermann, A., Pretzsch, H., 2017: Drought stress reaction of growth and Δ13C in tree rings of European beech and Norway spruce in monospecific versus mixed stands along a precipitation gradient. Forests, 8:177.

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, 57:267–288.

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G. et al., 2017: Forest disturbances under climate change. Nature climate change, 7:395–402.

Sharma, R. P., Vacek, Z., Vacek, S., Kučera, M., 2019a: A nonlinear mixed-effects height-to-diameter ratio model for several tree species based on Czech national forest inventory data. Forests, 10:70.

Sharma, R. P., Štefančík, I., Vacek, Z., Vacek, S., 2019b: Generalized nonlinear mixed-effects individual tree diameter increment models for beech forests in Slovakia. Forests, 10:451.

Shannon, C. E., 1948: A mathematical theory of communications. Bell System Technical Journal, 27:379–423.

Simpson, H., 1949: Measurement of diversity. Nature, 163:688.

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., 1996: Stabilizace lesních porostů výchovou. Lesnický průvodce. Jíloviště Strnady, VÚLHM, 50 p.

SEKUL, 2020: Waldzustandsbericht 2020. Staatsministerium für Energie, Klimaschutz, Umwelt und Landwirtschaft, Freistaat Sachsen, 64 p.

Suchockas, V., 2002: Seed dispersal and distribution of silver birch (*Betula pendula*) naturally regenerating seedlings on abandoned agricultural land at forest edges. Baltic Forestry, 718:71–76.

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.

Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Ripullone, F., Hájek, V., D'Andrea, G., 2021: Tree Rings of European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) Indicate the Relationship with Solar Cycles During Climate Change in Central and Southern Europe. Forests, 12:259.

Štefančík, I., 2017: Crown development of beech crop trees under different thinning regimes. Journal of Forest Science, 63:173–181.

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.

Štefančík, I., 2019: The growth of the beech (*Fagus sylvatica* L.) stand on former agricultural land and its comparison with the naturally regenerated beech stand under comparable conditions. Journal of Forest Science, 65:381–390.

Švarc, J. et al., 1981: Ochrana proti škodám působeným zvěří. Praha, SZN, 146 p.

Švestka, M., Hochmut, R., Jančařík, V., 1996: Praktické metody v ochraně lesa. Praha, Silva Regina, 309 p.

Trotsiuk, V., Hobi, M. L., Commarmot, B., 2012: Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). Forest Ecology and Management, 265:181–190.

Turczański, K., Dyderski, M. K., Rutkowski, P., 2021: Ash dieback, soil and deer browsing influence natural regeneration of European ash (*Fraxinus excelsior* L.). Science of The Total Environment, 752:141787.

ÚHÚL, 2019: Oblastní plán rozvoje lesů, Přírodní lesní oblast 01 – Krušné hory. Brandýs nad Labem, Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, 635 p.

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, 56:541–554.

Vacek, S., Bulušek, D., Vacek, Z., 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., 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., 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, 7:61–76.

Vacek, S., Prokůpková, A., Vacek, Z., Bulušek, D., Šimůnek, V., Králíček, V. et al., 2019a: Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe. Journal of Forest Science, 65:331–345.

Vacek, Z., Vacek, S., Remeš, J., Štefančík, I., Bulušek, D., Bílek, L., 2013: Struktura a modelový vývoj lesních porostů v NPR Trčkov – CHKO Orlické Hory, Česká republika. Forestry Journal, 59:248–263.

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, 5:2929–2946.

Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Remeš, J., Štefančík, I., 2015c: Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. Dendrobiology, 73:33–45.

Vacek, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Bílek, L., Štefančík, I., Moser, W. K. et al., 2015b: Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. Polish Journal of Ecology, 63:233–246.

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, 63:23–34.

Vacek, Z., Bulušek, D., Vacek, S., Hejcmanová, P., Remeš, J., Bílek, L. et al., 2017b: 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., 2019b: Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. Central European Forestry Journal, 65:129–144.

Vacek, Z., Cukor, J., Linda, R., Vacek, S., Šimůnek, V., Brichta, J. et al., 2020a: 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., Prokůpková, A., Vacek, S., Cukor, J., Bílek, L., Gallo, J. et al., 2020b: Silviculture as a tool to support stability and diversity of forests under climate change: study from Krkonoše Mountains. Central European Forestry Journal, 66:116–129.

Vacek, Z., Vacek, S., Eşen, D., Yildiz, 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, 11:603.

Vacek, Z., Prokůpková, A., Vacek, S., Bulušek, D., Šimůnek, V., Hájek, V. et al., 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.

Van Hees, A. F. M., Kuiters, A. T., Slim, P. A., 1996: Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. Forest Ecology and Management, 88:55–63.

Vavříček, D., Pecháček, J., Jonák, P., Samec, P., 2010: The effect of point application of fertilizers on the soil environment of spread line windrows in the Krušné hory Mts. Journal of Forest Science, 56:195–208.

Veblen, T. T., 1992: Regeneration dynamics. In: Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K., Veblen, T. T. (eds.): Plant Succession, Theory and Prediction, Chapmann and Hall: London, p. 152–187.

Viewegh, J., Kusbach, A., Mikeska, M., 2003: Czech forest ecosystem classification. Journal of Forest Science, 49:85–93.

Von Oheimb, G., Westphal, C., Tempel, H., Härdtle, W., 2005: Structural pattern of a near-natura beech (*Fagus sylvatica*) forest (Serrahn, northeast Germany). Forest Ecology and Management, 212:253–263.

Vosátka, J., 2007: Penzum znalostí z myslivosti. Druckvo, 720 p.

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.

Yamamoto, S. I., 2000: Forest gap dynamics and tree regeneration. Journal of Forest Research, 5: 223–229.

Zeller, L., Pretzsch, H., 2019: Effect of forest structure on stand productivity in Central European forests depends on developmental stage and tree species diversity. Forest Ecology and Management, 434:193–204.

Żywiec, M., Ledwoń, M., 2008: Spatial and temporal patterns of rowan (*Sorbus aucuparia* L.) regeneration in West Carpathian subalpine spruce forest. Plant Ecology, 194:283–291.

5.3 Growth Responses of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Along an Elevation Gradient Under Global Climate Change.

3. Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Černý, J., Cukor, J., Šimůnek, V., Hájek, V. (2025). Growth Responses of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Along an Elevation Gradient Under Global Climate Change. Forests, 16(4): 655.

Abstrakt

S ohledem na klimatickou změnu, respektive zvýšení teplot, lze předpokládat posun přirozeného výskytu buku do vyšších pahorkatinných až horských poloh. V této publikaci byla analyzována růstová reakce a produkční potenciál buku lesního a buku východního podél výškového gradientu v podmínkách probíhající globální klimatické změny. Byla využita data z 12 trvalých výzkumných ploch v České republice, Polsku a Turecku, pokrývajících nadmořské výšky od 360 do 1430 m. Pomocí dendrochronologických metod bylo zjištěno, že růst buku lesního je významně ovlivňován jak teplotou vzduchu, tak srážkami, přičemž největší citlivost byla zaznamenána ve středních polohách (740–950 m n. m.). U buku východního byla růstová odezva více vázána na aktuální klimatické podmínky daného roku. V níže položených oblastech byl v posledních 20 letech zaznamenán pokles radiálního růstu o 13–19 %, zatímco v horských oblastech došlo naopak k nárůstu o 6–10 %. Hlavním limitujícím faktorem růstu v nížinách byl nedostatek srážek během vegetační sezóny, zatímco v horách byly růstové limity spojeny s nízkými teplotami. V posledních letech byla pozorována zvýšená frekvence tzv. negativních let s extrémně nízkým přírůstem, což odráží rostoucí výskyt klimatických extrémů.

Produkční potenciál byl u buku lesního vyšší než u buku východního, což se u buku lesního projevilo v průměru o třetinu vyšší akumulaci uhlíku v biomase. S rostoucí nadmořskou výškou byl pozorován pokles zásoby, průměrné výšky i přírůstu, zatímco variabilita růstu se zvyšovala. Bylo prokázáno, že buk lesní je citlivější na klimatické proměnné než buk východní, což má zásadní význam pro plánování adaptačních opatření v lesním hospodářství. Z výsledků vyplývá, že v podmínkách pokračující klimatické změny lze očekávat ústup buku z nižších a sušších stanovišť a jeho přesun

do vyšších poloh, kde bude naopak růstová dynamika urychlována zvyšujícími se teplotami. Pro udržitelný management bukových lesů bylo doporučeno diverzifikovat druhovou skladbu, podporovat strukturální pestrost porostů a využívat adaptační opatření, jako je výběr vhodných proveniencí, řízená obnova a snižování konkurence v porostech. Zároveň bylo zdůrazněno, že zvýšená pozornost by měla být věnována i buku východnímu, který může v některých regionech představovat perspektivní alternativu v kontextu klimatických změn. Výsledky zdůrazňují nutnost adaptivního lesnického plánování s cílem zvýšit stabilitu, produkční schopnost a sekvestraci uhlíku v bukových lesích střední Evropy a Turecka v měnících se klimatických podmínkách.

Klíčová slova: dendrochronologie; sekvestrace uhlíku; teplota; srážky; Česko; Polsko; Turecko

forests

MDPI

Article

Growth Responses of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Along an Elevation Gradient Under Global Climate Change

Zdeněk Fuchs [1], Zdeněk Vacek [1], Stanislav Vacek [1], Jakub Černý [2,3,*], Jan Cukor [1,2], Václav Šimůnek [1], Josef Gallo [1] and Vojtěch Hájek [1]

[1] Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 00 Prague, Czech Republic; fuchs@fld.czu.cz (Z.F.); vacekz@fld.czu.cz (Z.V.); vacekstanislav@fld.czu.cz (S.V.); cukor@fld.czu.cz (J.C.); simunekv@fld.czu.cz (V.Š.); gallo@fld.czu.cz (J.G.); vhajek@fld.czu.cz (V.H.)
[2] Forestry and Game Management Research Institute, Strnady 136, 252 02 Jíloviště, Czech Republic
[3] Faculty of Forestry and Wood Technology, Mendel University in Brno, Zemědělská 3, 613 00 Brno, Czech Republic
* Correspondence: cerny@vulhmop.cz

Abstract: European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) are ecologically and economically important tree species in European and western Asian forests, which are currently significantly affected by global climate change. To assess their response to climate variability, tree-ring data from 12 permanent research plots (PRPs) were analyzed in Central Europe and Turkey, covering an elevational gradient from 360 to 1430 m above sea level (a.s.l.). Using 360 tree cores, the relation between air temperature, precipitation, and climate-related stress on radial growth was investigated, alongside production potential and carbon sequestration. The results show that European beech is more sensitive to both air temperature and precipitation than Oriental beech. Carbon sequestration of forest stands ranged from 37 to 361 t·ha^{-1} depending on the elevational gradient, with European beech storing, on average, 33.1% more carbon than Oriental beech stands. Radial growth was related to both air temperature and precipitation, with the strongest effects observed at mid-elevations (740–950 m a.s.l.). In European beech, both current and previous year temperatures significantly related to growth, whereas in Oriental beech, only the current year was critical. July was the most influential month for tree growth in both species. On PRPs located at lower elevations, radial growth over the past 20 years decreased by 13.1%–19.3% compared to the previous 20-year period, whereas in mountainous areas, it increased by 5.6%–9.8%. Low precipitation during the growing season was the main limiting factor for growth in lowland areas, whereas low temperatures were the primary constraint in mountainous regions, and vice versa. In recent years, the frequency of negative pointer years with extremely low radial growth has been increasing, reflecting a rising occurrence of climate extremes. These findings highlight species-specific climate sensitivities, emphasizing the importance of adaptive forest management strategies for mitigating global climate change impacts and increasing carbon sequestration.

Keywords: dendrochronology; carbon sequestration; temperature; precipitation; Czechia; Poland; Turkey

check for updates

Academic Editor: Yu Liu

Received: 24 February 2025
Revised: 3 April 2025
Accepted: 5 April 2025
Published: 9 April 2025

Citation: Fuchs, Z.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Černý, J.; Cukor, J.; Šimůnek, V.; Gallo, J.; Hájek, V. Growth Responses of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Along an Elevation Gradient Under Global Climate Change. *Forests* **2025**, *16*, 655. https://doi.org/10.3390/f16040655

Copyright: © 2025 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

1. Introduction

Forest ecosystems are a key component of the global carbon cycle, serving as significant reservoirs of atmospheric carbon, especially under the conditions of ongoing global climate change (GCC) [1,2]. The GCC is characterized by rising air temperatures, shifts in precipitation patterns, and increased frequency of extreme weather events [3,4]. This phenomenon not only heightens forests' vulnerability to abiotic and biotic stressors and affects their productive capacities, including carbon sequestration, but also causes significant shifts in the distribution ranges of tree species [5,6]. Among the tree species that have been suggested to potentially adapt to changing conditions are European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) [7,8]. Both species rank among the most important broadleaved trees in Europe and Southwest Asia [9], possessing significant economic [10–12] and ecological functions [13–15], and playing a pivotal role in long-term sustainable forest management [16–19].

In the context of GCC, which induces substantial changes in the structure and stability of forests [20–23], shifts in the elevational gradients of tree species distribution deserve particular attention. These gradients are sensitive indicators of the impact of climatic factors and changes on the growth and stability of forest ecosystems [24–26]. Research on elevational gradients is essential for understanding tree species' long-term adaptive strategies, which are crucial for designing sustainable forms of forest management [27]. For this reason, species such as European and Oriental beech require increased attention, as they enable detailed studies of adaptive strategies in response to progressing GCC [6].

European beech predominantly occurs in regions with oceanic and sub-oceanic climates, but it also extends into areas with a more continental climate, provided that moisture availability is sufficient [28]. It is sensitive to drought and late frosts [29,30]. European beech stands form one of the most significant forest ecosystems of Central Europe, particularly at elevations between 100 and 900 m above sea level (a.s.l.) [31], where it is the most widespread and abundant species in natural forest vegetation [9,32]. It is rarely found in warm and dry conditions [33], as it is highly susceptible to prolonged drought periods [34–37]. In mountainous regions, the upper limit of its occurrence is primarily determined by the frequency and intensity of late spring frosts [38], as European beech is highly frost-sensitive during bud break [39,40]. In contrast, Oriental beech originates from warmer and drier areas, particularly regions surrounding the Black, Caspian, and Marmara Seas [41]. At the overlap of their distribution ranges, in the Balkans and northwestern Turkey, Oriental and European beeches often co-occur and hybridize, forming *Fagus* × *taurica* [42]. In these areas, Oriental beech prefers valley sites, while European beech occupies higher slopes due to its greater frost sensitivity [42–44]. Even in higher elevations, Oriental beech can form pure stands [15].

Regarding radial growth, European beech is better adapted to climatic fluctuations at lower and mid-elevations on nutrient-rich sites [45,46]. In lower elevations, it is more vulnerable to drought or heat during the growing season. At higher elevations, its growth is limited by low air temperatures and late frosts, which can cause significant damage during bud break [47,48]. Growth limitation due to drought is also evident in the southern range of its distribution, such as in the Mediterranean mountains [49–53], while in the northern range, growth is constrained by low air temperatures [40]. Under ongoing GCC, European beech in Europe is expanding northward in lower elevations and into mountainous regions in southern areas [54], with a similar trend observed for Oriental beech [55,56]. Beech stands are also related to cyclic phenomena under GCC, which subsequently impact their growth. One such recurring cyclic influence is the solar cycle, confirmed through tree-ring analyses in beech stands across Europe [57,58].

The marked rise in air temperature, coupled with reduced or uneven precipitation during the growing season in Central Europe and Southwest Asia, will increase the likelihood of more frequent summer droughts, significantly affecting vegetation in natural and managed forest ecosystems [6,59–61]. Many current forest management practices, particularly those relying on even-aged monocultures, inappropriate thinning methods, and low species diversity, in many parts of Europe and Asia may become unsustainable due to their reduced resilience to drought, pests, and other climate-induced stressors in the future [4,6,55,62–64]. For this reason, it is essential to understand the types of forest stands and their elevational optima that will be most suitable under future climatic conditions—those with the greatest adaptability—while ensuring the preservation of their key functions [6,65,66]. The study thus aimed to comprehensively evaluate (i) the production potential, including carbon sequestration, and (ii) the dynamics of radial growth, including the effects of climatic factors, of European beech in Central Europe (an elevational gradient in Czechia and Poland) and Oriental beech in Southwest Asia (an elevational gradient in Turkey) under the conditions of progressing GCC, as a basis for creating beech stands with greater adaptability and for developing sustainable forest management practices. We hypothesize that (a) with increasing elevation, both production and carbon sequestration change, and the positive relationship between precipitation and growth shifts to negative, while the impact of temperature reverses; (b) European beech is more sensitive to weather variables and climate change than Oriental beech; (c) precipitation patterns, particularly long-term droughts, have a greater impact on beech radial growth than air temperature; and (d) the frequency of years with significantly reduced growth, driven by climatic extremes, continues to increase in the context of ongoing climate change and forest productivity.

2. Material and Methods

2.1. Study Site

The study area focusing on European beech was located along an elevational gradient (510–1310 m) within the Krkonoše Mountains National Parks, spanning both the Czech Republic and Poland, specifically within the Krkonoše/Karkonosze Transboundary Biosphere Reserve (Figure 1). The average annual air temperature in this area ranges between 2.6 and 7.5 °C, with 590–1260 mm of annual precipitation depending on elevation [67]. Over 44 years (1975–2019), there has been an increase in temperature by 1.4 °C and an increase in precipitation by 30 mm [68]. According to Köppen's climatic classification [69], the area of interest falls within three climate zones: Cfb—temperate oceanic climate, Dfb—warm-summer humid continental climate, and Dfc—boreal continental climate. The predominant soil types are Cambisols, Leptosols, and Cryptopodsols. The bedrock is highly diverse and consists of biotite granite, schist, phyllite, and gneiss. The research plots in Krkonoše were established and selected in 1980 for long-term studies. The growing season lasts from 130 days in Poland to 65 days in mountainous areas in Czechia. All plots were chosen based on the significant representation of European beech, with admixed species including Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), mountain pine (*Pinus mugo* Turra), and rowan (*Sorbus aucuparia* L.). Table 1 provides basic data about the study site.

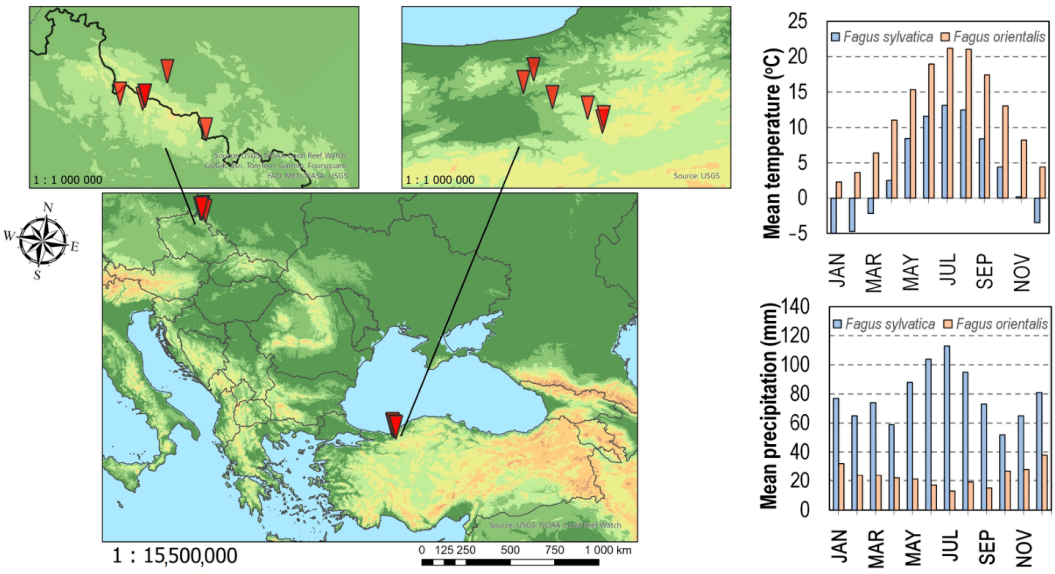


Figure 1. Localization of permanent research plots with beech stands and the mean monthly climatic values (1962–2020) for both study areas; the map was made in ArcGIS 10.8 software (Esri).

Table 1. Overview of basic stand and site characteristics of permanent research plots (age was derived from forest management documentation for 2025; the name of the plots is derived from the abbreviation of the Latin name of the tree species and the elevation).

PRP	Name of PRP	Latitude (N)	Longitude (E)	Species	Stand Age (Years)	Elevation (m)	Aspect	Slope (°)	Clim. Class.
				Fagus sylvatica					
1	FagSyl510	50°50′11.8″	15°38′32.5″	FS	193	510	NW	15	Cfb
2	FagSyl620	50°44′21.8″	15°25′15.1″	FS, PA	195	620	SW	22	Cfb
3	FagSyl760	50°39′57.7″	15°53′05.2″	FS, AP	162	760	NE	35	Dfb
4	FagSyl940	50°44′06.1″	15°32′21.0″	FS, PA	245	940	E	24	Dfb
5	FagSyl1170	50°44′42.7″	15°32′46.9″	FS, PA	208	1170	SW	17	Dfb
6	FagSyl1310	50°44′46.4″	15°32′58.9″	FS, PM, SA	146	1310	SW	21	Dfc
				Fagus orientalis					
7	FagOri360	40°54′43.9″	31°12′27.6″	FO, QP, CB	119	360	NW	23	Cfb
8	FagOri570	40°51′42.5″	31°18′10.8″	FO, QP,	189	570	N	30	Cfb
9	FagOri740	40°57′15.0″	31°14′28.5″	FO, QP	124	740	SE	5	Cfb
10	FagOri950	40°49′37.7″	31°25′05.6″	FO	180	950	W	21	Cfb
11	FagOri1150	40°46′52.8″	31°28′00.3″	FO, AN, CB	198	1150	SW	13	Dfb
12	FagOri1430	40°47′41.8″	31°28′16.2″	FO, AN	239	1430	NW	16	Dfb

Notes: PRP—permanent research plot, Cfb—temperate oceanic climate, Dfb—warm-summer humid continental climate, and Dfc—boreal continental climate; FS—*Fagus sylvatica*, PA—*Picea abies*, AP—*Acer pseudoplatanus*, PM—*Pinus mugo*, SA—*Sorbus aucuparia*, FO—*Fagus orientalis*, QP—*Quercus petraea*, CB—*Carpinus betulus*, AN—*Abies nordmanniana*.

The study of Oriental beech was initially carried out across an elevational gradient (360–1430 m a.s.l.) in the forest stands of the Black Sea Region (BSR) in Turkey, specifically in Düzce Province. This province is located in the western part of the BSR, within the Euro-Siberian Floristic Region. The average annual temperature in this area is 13.4 °C, with more than 820 mm of precipitation annually [70]. Soil texture varies, ranging from clay and clay loam to loamy clay. The forest floor has a depth of 3–5 cm, while the A horizon reaches around 10 cm, and the B horizon is between 40 and 60 cm thick. The stoning of the soil is moderate, ranging from 10% to 30% by volume. The total soil profile depth is 110 cm, although rooting can extend deeper in rocky areas. The soils in this region are classified as

Inceptisols, specifically Typic Haplumbrepts [71]. The measurements were conducted in mixed oak–beech forests, pure beech stands, and mixed fir–beech stands. In the dominant beech forests, the admixed tree species (comprising up to 9%) include sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.), common hornbeam (*Carpinus betulus* L.), and Nordamann fir (*Abies nordmanniana* Spach). According to Köppen's climate classification [69], the area falls within two climate zones: Cfb—temperate oceanic climate, and Dfb—warm-summer humid continental climate.

2.2. Data Collection

To determine the structure and production parameters of the tree layer, FieldMap technology, version 21 (IFER, CR) was used during the establishment of 12 permanent research plots (PRPs), each measuring 40 × 40 m (0.16 ha). Six plots were established for the analysis of European beech and six for Oriental beech. The selected PRPs were established as part of long-term monitoring programs, with some in the Czechia dating back to 1980 (see, e.g., [72]). The plots were chosen to encompass the widest possible elevational gradient while maintaining comparable elevation ranges and an equal number of plots on both sides of the gradient.

Using this FieldMap system, version 21 (IFER, CR), the positions of all individuals in the tree layer with a diameter at the breast height > 4 cm, along with their crown projections, were mapped in at least four perpendicular directions. Breast-height diameters, tree heights, and heights to the live crown base were measured within the tree layer. Breast-height diameters were measured to the nearest 1 mm using a Matax Blue metal caliper (Haglöf, Långsele, Sweden), and tree heights were measured to the nearest 0.1 m using a Vertex laser hypsometer (Haglöf Sweden). The accuracy or minimum DBH threshold for target trees measurement was set according to standardized forest inventory protocols to ensure consistency with previous studies and long-term monitoring frameworks (see, e.g., Vacek et al. [70]).

To analyze the relationship between climatic factors and the radial growth of beech, increment cores were extracted from each PRP using a Pressler borer (Haglöf, Långsele, Sweden) at breast height (130 cm), perpendicular to the trunk axis, both downslope and upslope. The sample collection for Oriental beech was conducted in the spring of 2015, while the sampling for European beech took place in 2021 during the most recent data inventory. At each plot, the 30 samples of beech were randomly selected (using the RNG function in Excel) from dominant and co-dominant trees, as classified by [73], due to their significant growth responses compared to sub-dominant and suppressed trees [74]. Tree-ring width was measured on all the increment cores using a LINTAB 5 (Rinntech, Heidelberg, Germany) measuring table equipped with an Olympus microscope. The measuring table has a precision of 0.01 mm, and the TSAP-Win 4.6 software (Rinntech, Heidelberg, Germany) was utilized to record the chronologies of each tree-ring width. Subsequent cross-dating of the measured tree-ring cores was carried out using Cdendro 9.6 software (Cybis Elektronik & Data AB, Saltsjöbaden, Sweden). The cross-correlation index (CCi), which measures the degree of similarity between the tree-ring samples, for the measured tree-ring sample was greater than CCi > 25 compared to the other samples, setting the threshold for inclusion of the sample in the analyses [48].

Climate behavior related to air temperature and precipitation conditions was evaluated based on data from the meteorological station in Pec pod Sněžkou (815 m a.s.l.; period 1962–2020) for Krkonoše Mts., respectively, from the station Bolu (750 m a.s.l.; period 1962–2014). The analysis of air temperature and precipitation trends was based on data for mean annual air temperature, air temperature during the growing season, monthly air

temperatures, total annual precipitation, total precipitation during the growing season, and monthly precipitation totals.

2.3. Data Analyses

The basic production parameters of the tree layer of beech forest stands were evaluated by the SIBYLA Triquetra 10 software [75]. The volume of European beech was calculated according to Petráš and Pajtík [76], and, respectively, Carus [77] and Vacek et al. [70] for Oriental beech. Based on the measured stand parameters, crown closure (CC) [78] and the relative stand density index (SDI) were determined. The relative SDI expresses the proportion of the actual stand density index to its theoretical maximum. The SDI itself represents the estimated number of trees per hectare assuming a mean quadratic diameter of 25 cm [79]. The maximum SDI value was derived from the model of yield tables (for beech 1050 trees per ha [80]). The slenderness quotient, as an indicator of stand stability, was calculated as the ratio of tree height to its diameter at breast height [81]. The above-ground and below-ground biomass of beech trees was estimated using species-specific allometric models. Foliage biomass was determined using the model proposed by [76,82–84]. Branch biomass was derived according to the model by [76,82–84], while stem biomass was estimated following the approach of [76,82–84]. The conversion of biomass to dry mass was performed using the dry wood and bark density values provided by Speight [85]. The biomass of tree roots was calculated using a model by Drexhage and Colin [86]. The content of carbon (C) in beech trees was calculated according to Bublinec [87] using the unit content of elements in 10 mg kg^{-1} of dry matter. The carbon sequestration varies across different tree components, including roots and stump, stem wood, stem bark, branches, and assimilatory organs.

Beech dendrochronological data were analyzed in R software 4.4 (Team R Core, Vienna, Austria) using the "dplR" package [88]. To enhance climate-growth analysis, the ring width index (RWI) was computed by standardizing the raw tree-ring measurements, allowing for the removal of non-climatic influences while preserving interannual variability in growth patterns. Each tree-ring series was detrended by fitting a negative exponential curve with a 0.67n spline, which removed age-related trends and preserved low-frequency climate signals [89]. An expressed population signal (EPS) of $\geq$0.85 was set as a threshold to ensure reliability in climate analyses [90]. The analysis of negative pointer years (NPYs) was accomplished by [91]. For each tree, a pointer year was identified as an extremely narrow tree ring that does not reach 40% of the increment average from the four preceding years. The occurrence of the negative year was proved if a strong reduction in increment occurred in at least 20% of trees on the plot. To quantify the statistical relationship between climate characteristics (monthly average air temperatures and sum of precipitation in particular years in the period 1962–2014 for *F. orientalis*, respectively, 1962–2020 for *F. sylvatica*) and radial growth, the DendroClim 2002 software (Tree-Ring Laboratory, University of Nevada-Reno, USA) was used. Bootstrapped confidence intervals were applied to assess the significance ($p < 0.05$) of the linear correlation, based on the Pearson correlation coefficient [92].

Differences in radial growth across PRPs along the elevation gradient for individual beech species were assessed using Statistica 13.4 software (TIBCO Software Inc., Palo Alto, USA). The normality of the data was first tested using the Shapiro–Wilk test. If the normality assumption was confirmed, the homogeneity of variances was subsequently tested using Bartlett's test. In cases where the assumption of equal variances was not met, the non-parametric Kruskal–Wallis test was applied, and differences between tree species were compared using multiple comparisons of mean ranks. If the assumptions of normality and homogeneity of variances were satisfied, a one-way analysis of variance (ANOVA) was used to identify differences between variants. In cases of statistically significant differences,

Tukey's HSD test was performed for post-hoc comparisons between groups. Statistically significant differences between groups (plots) were indicated by different letters. The relationships between elevation, productivity, and growth parameters were evaluated using Pearson correlation also in this software.

Principal component analysis (PCA) was performed in the CANOCO 5 program (Microcomputer Power, Clover Lane, USA) to evaluate the relations between radial growth, climatic factors, site conditions, and stand parameters of individual research plots. Before the analysis, the data were standardized and centralized. The results of PCA were illustrated by unconstrained ordination diagrams of species and environmental variables projected.

3. Results

3.1. Production and Structure

In European beech, the stand volume (*V*) ranges from 362 to 822 $m^3 \cdot ha^{-1}$, while in Oriental beech, it reaches values between 215 and 589 $m^3 \cdot ha^{-1}$ (Table 2). With increasing elevation, a general decrease in stand volume is observed, which is evident in both European beech (PRP 1–6) and Oriental beech (PRP 7–12). The highest stand volume was recorded at PRP 1 and PRP 8, which are located in lower elevations for the respective species. A similar trend can be observed in other parameters, such as basal area (*BA*), which ranges from 17.9 to 48.2 $m^2 \cdot ha^{-1}$ in European beech and from 18.9 to 46.1 $m^2 \cdot ha^{-1}$ in Oriental beech, and especially as periodic annual increment (*PAI* 0.62–4.37 $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot y^{-1}$ for European beech and 0.93–3.67 $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot y^{-1}$ for Oriental beech). Trees at higher elevations also exhibit lower values of the slenderness ratio (*HDR*), indicating their adaptation to more challenging growth conditions, such as the increased occurrence of extreme meteorological events. Carbon sequestration (C_{BIO}) across both tree species ranges from 37 $t \cdot ha^{-1}$ in lowland areas to 361 $t \cdot ha^{-1}$ in mountainous regions. When comparing both species, European beech (217.0 $t \cdot ha^{-1}$ carbon stored in biomass) exhibits, on average, a 33.1% higher potential for GCC mitigation compared to Oriental beech (145.2 $t \cdot ha^{-1}$). On the other hand, the number of trees (*N*) did not correlate ($r = -0.14$; $p = 0.67$) with elevation, and a higher average number (by 166 trees/ha) was recorded for Oriental beech, which also reproduced vegetatively on the permanent research plots. The average tree height significantly ($r = -0.67$; $p = 0.02$) decreased with elevation, whereas the relationship between dbh and elevation was weaker ($r = -0.33$; $p = 0.29$).

Table 2. Structural and production characteristics of live trees on PRPs in 2020 for European beech and in 2015 for Oriental beech.

PRP	dbh cm	h m	v m^3	HDR	N $Trees \cdot ha^{-1}$	BA $m^2 \cdot ha^{-1}$	V $m^3 \cdot ha^{-1}$	PAI $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot y^{-1}$	CC %	SDI	BIO $t \cdot ha^{-1}$	C_{BIO} $t \cdot ha^{-1}$
						Fagus sylvatica						
1	47.6	24.94	3.021	52.4	272	48.2	822	4.37	91.1	0.61	695	361
2	52.2	33.37	3.153	63.9	208	44.2	656	3.45	92.9	0.83	539	280
3	41.3	21.21	1.502	51.4	256	34.3	375	2.39	85.5	0.81	340	177
4	37.5	20.40	1.566	54.4	656	44.4	619	2.58	91.4	0.75	524	273
5	46.6	22.89	1.996	49.1	184	31.3	362	1.78	97.1	0.66	333	173
6	24.0	7.93	0.223	33.0	396	17.9	88	0.62	66.0	0.30	72	37
						Fagus orientalis						
7	27.2	21.36	0.626	78.5	484	28.0	303	2.78	86.0	0.53	242	126
8	39.3	24.06	1.550	61.2	381	46.1	589	3.29	98.8	0.75	469	241
9	21.5	18.86	0.387	87.7	1080	39.2	418	3.67	94.6	0.81	318	166

Table 2. *Cont.*

PRP	dbh cm	h m	v m^3	HDR	N trees·ha^{-1}	BA $m^2 \cdot ha^{-1}$	V $m^3 \cdot ha^{-1}$	PAI $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot y^{-1}$	CC %	SDI	BIO $t \cdot ha^{-1}$	C_{BIO} $t \cdot ha^{-1}$
10	35.5	19.31	1.302	54.4	276	27.2	359	2.11	78.7	0.46	306	160
11	29.2	19.05	0.793	65.3	284	18.9	225	1.20	79.7	0.35	173	91
12	26.9	14.04	0.596	52.1	360	20.5	215	0.93	84.3	0.40	168	87

Notes: PRP—permanent research plot, dbh—mean quadratic breast-height diameter, h—mean height, v—mean tree volume, HDR—slenderness ratio, N—number of trees per hectare, BA—basal area, V—stand volume, PAI—periodic annual increment; CC—canopy closure, SDI—relative stand density index, BIO—biomass in dry matter, C_{BIO}—carbon sequestration in biomass.

3.2. Dynamics of Radial Growth

The maximum core age, according to dendrochronological analyses, was 260 years for European beech and 234 years for Oriental beech on PRPs (Table 3). The average annual ring width in European beech (1.236 mm) across the PRPs was comparable to Oriental beech (1.269 mm). In both beech species, the variability of radial growth (expressed by standard deviation—SD) significantly (r = 0.72; $p < 0.01$) increased with elevation. Significant differences (Kruskal–Wallis test, $p < 0.001$) in ring width were found for both beech species across plots concerning the elevation gradient. The significantly ($p < 0.05$) highest diameter increment was found on the lowest-elevation (PRP 1 and 2) (1.993–1.960 mm), while the lowest values were recorded on PRP 6 (0.637 mm) located at the upper forest boundary for European beech. Similar differences were also found in Oriental beech. On research plots located at lower elevations (PRPs 1–3), radial growth over the past 20 years decreased by 13.1% compared to the previous 20-year period, whereas in mountainous areas (PRPs 4–6), it increased by 5.6%. A similar trend was observed in Oriental beech (lowland −19.3%, mountains +9.8%).

Table 3. Characteristics of basic tree-ring chronologies of European beech (PRPs 1–6) and Oriental beech (PRPs 7–12) dominant trees on permanent research plots; significant differences ($p < 0.05$) in radial growth (RW), tested using the Kruskal–Wallis test, are indicated by different letters.

PRP	Cores (n)	Age Min–Max (Years)	RW Mean (mm)	RWI SD	EPS	Negative Pointer Years
1	29	82–124	1.993 c	0.174	0.94	2003, 2011, 2016, 2018, 2020
2	24	73–167	1.960 c	0.194	0.88	2011, 2020
3	30	128–249	1.018 b	0.221	0.92	1978, 2004, 2011, 2020
4	28	177–216	0.863 ab	0.278	0.89	1948, 1952, 1956, 1981, 1984, 1985, 1996, 2020
5	30	161–260	0.946 ab	0.286	0.93	1952, 1953, 1981, 1985, 1996, 2000
6	29	52–102	0.637 a	0.251	0.91	1981, 2018, 2020
7	28	62–104	1.796 c	0.198	0.92	1994, 2014
8	25	109–188	1.625 c	0.279	0.85	1993, 2008
9	25	66–104	1.067 b	0.288	0.88	1948, 1994, 2014
10	24	93–170	1.413 bc	0.291	0.85	1955, 1977, 1993, 1994
11	26	79–140	1.034 b	0.393	0.88	1963, 1993, 1994
12	23	155–234	0.679 a	0.371	0.86	1947, 1993, 2007

Notes: PRP—permanent research 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, EPS—expressed population signal, negative pointer years—years with significantly extreme low radial growth.

In terms of growth variability dynamics between 1940 and 2014/2020, Oriental beech exhibited greater fluctuations in the ring width index (RWI) compared to European beech (Figure 2). On the other hand, European beech showed a higher number of narrow pointer years (NPYs), characterized by significantly reduced radial growth. When dividing the study period into two halves, a markedly higher RWI was observed in both species in the second half of the period, which can be attributed to extreme weather fluctuations driven by GCC.

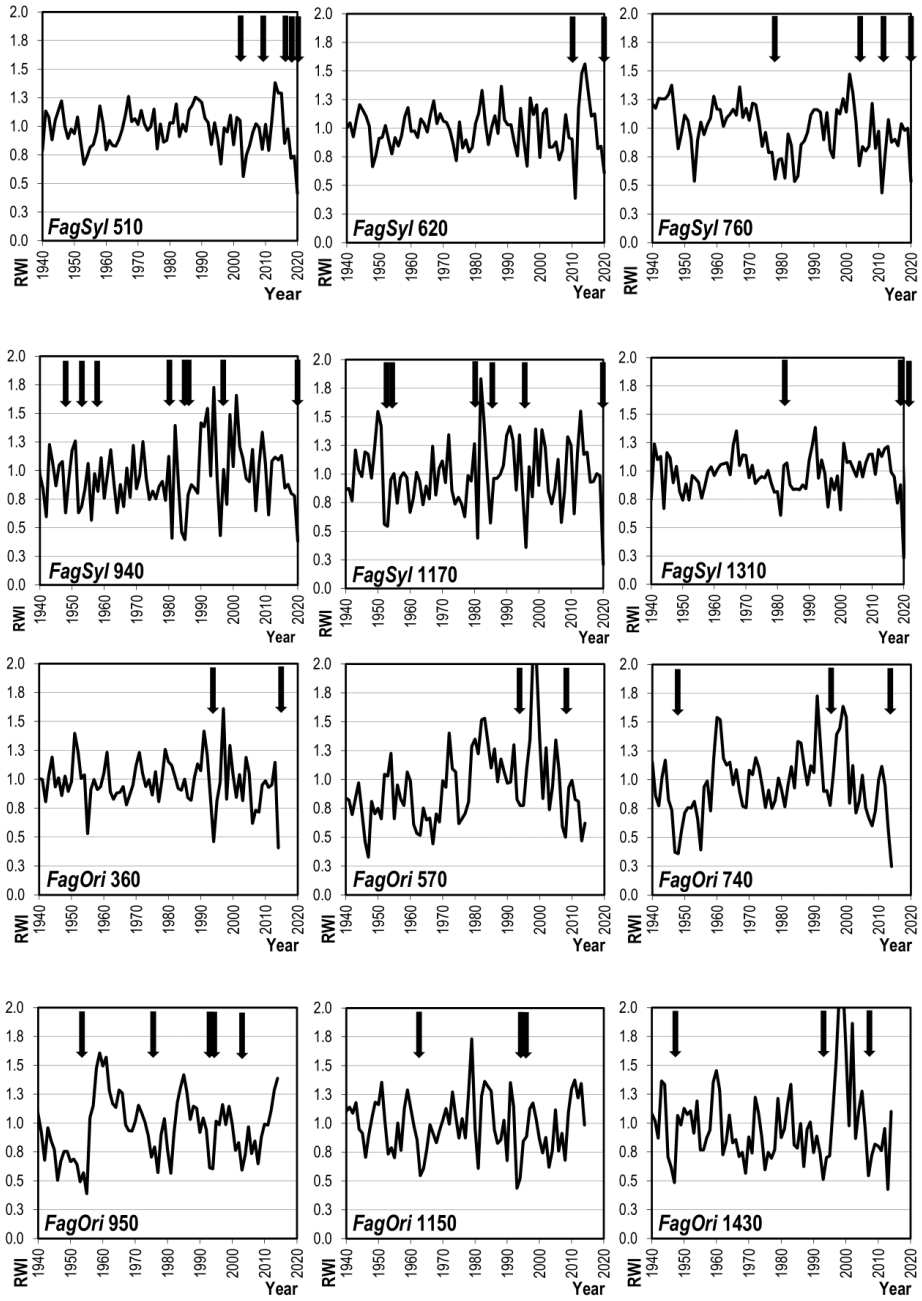


Figure 2. Standardized mean chronology of European beech (FagSyl) and Oriental beech (FagOri) in 1940–2014/2020 after removing the age trend expressed by the tree-ring width index (RWI) and significant low radial growth expressed by negative pointer years (arrows); the plot code indicates beech species and elevation (more information in Table 1).

For European beech, the highest number of NPYs was recorded at PRP 4 (940 m a.s.l.), while for Oriental beech, the highest number of NPYs was also found at a mid-elevation site, PRP 4 (950 m a.s.l.). In European beech, the most frequent NPY in 2020 was caused by extremely low precipitation during the growing season, particularly in July, which was historically the driest on record (27 mm, an average of 132 mm). Similarly, 2018 was characterized by low precipitation and its uneven distribution, with August receiving only 37 mm (an average of 121 mm), the lowest recorded for this month in the study period. Furthermore, 2018 recorded historically the warmest April (7.8 °C, an average of 3.5 °C) and May (12.7 °C, an average of 8.8 °C). Conversely, the NPY recorded in 1981 at the three highest-elevation PRPs coincided with the highest annual precipitation on record (1852 mm, an average of 1268 mm) and an exceptionally high snowpack.

A similar trend was observed in Oriental beech; for example, in the NPY year of 1993, when June and July received only 3.3% (0.5 mm) of the average monthly precipitation (15.1 mm), combined with an extreme heatwave event. The following year, 1994, was also exceptionally unfavorable in terms of precipitation during the growing season, with total rainfall reaching only 28.6% of the long-term average.

3.3. *Effect of Climate Factors*

Mean monthly air temperatures were more strongly related to radial growth than monthly precipitation for both beech species across PRPs (six more significant months for *F. sylvatica* and two for *F. orientalis*) (Figure 3). In terms of temperature sensitivity, European beech exhibited a higher number of statistically significant ($p < 0.05$) months compared to Oriental beech (32 vs. 23 months). For European beech, air temperatures in both the previous and the current years were equally important for radial growth, whereas for Oriental beech, growth was more strongly related to air temperatures in the current year. Specifically, July was identified as the most influential month in terms of air temperature impact on tree growth in both the previous and current years.

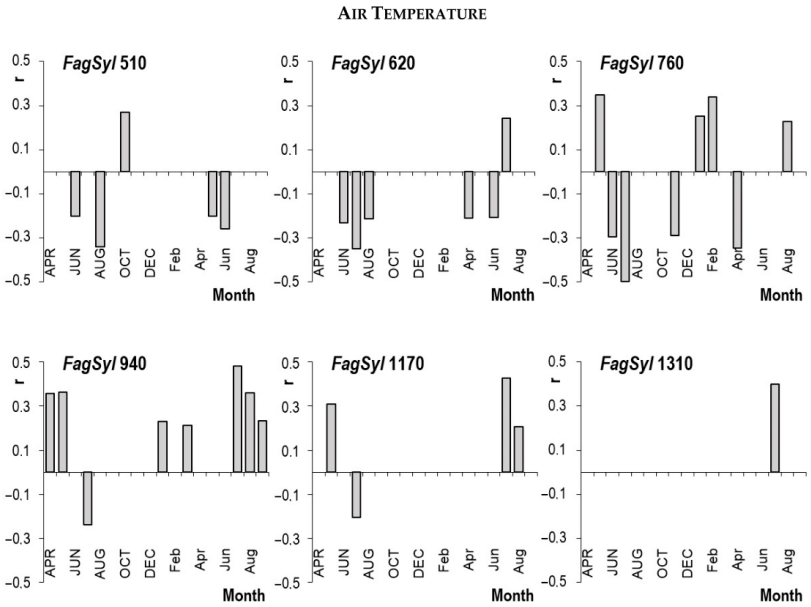


Figure 3. *Cont.*

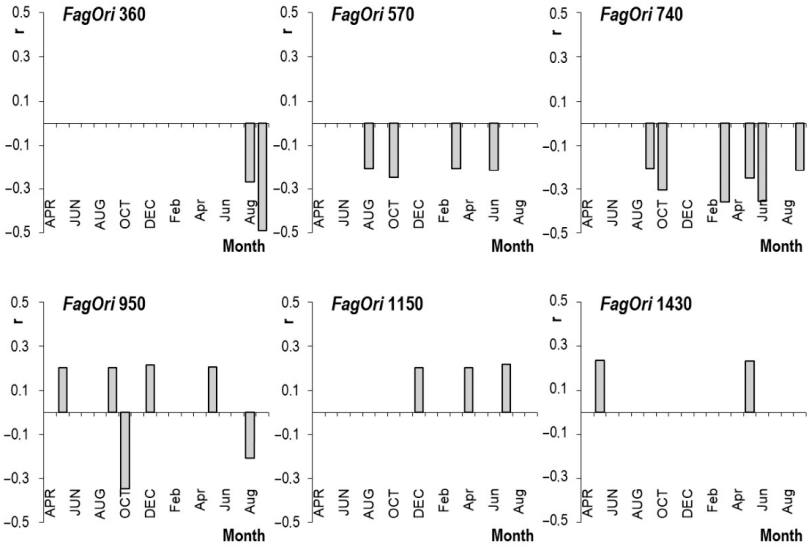


Figure 3. Coefficients of correlation (r) of the regional residual index tree-ring chronology of European beech (FagSyl) and Oriental beech (FagOri) with monthly air temperatures from April of the previous year (capital letters) to September of the current year (lower-case letters) in the period 1962–2014/2020; only statistically significant ($p < 0.05$) values are shown; the plot code indicates beech species and elevation (more information in Table 1).

Figure 3 also illustrates how the effect of air temperature on radial growth changes over an elevational gradient for both species. At lower elevations, high air temperatures, particularly during the growing season, act as a limiting factor for growth. In contrast, in mountainous areas, temperature has a significantly positive effect on growth. Both tree species were most sensitive to air temperature fluctuations at mid-elevations (740–950 m a.s.l.), whereas the relationship between temperature and radial growth was weakest at the highest-elevation sites (1310–1430 m a.s.l.).

Similar to air temperature, European beech was more sensitive to the relationship of monthly precipitation with radial growth compared to Oriental beech (Figure 4). In European beech, precipitation from the previous year had a stronger association with growth; whereas, in Oriental beech, the dominant relationship came from the current year. For Oriental beech, the most important months in terms of precipitation effect were June and July of the current year, whereas for European beech, the response was less consistent.

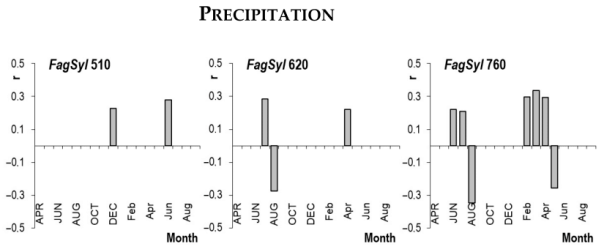


Figure 4. *Cont.*

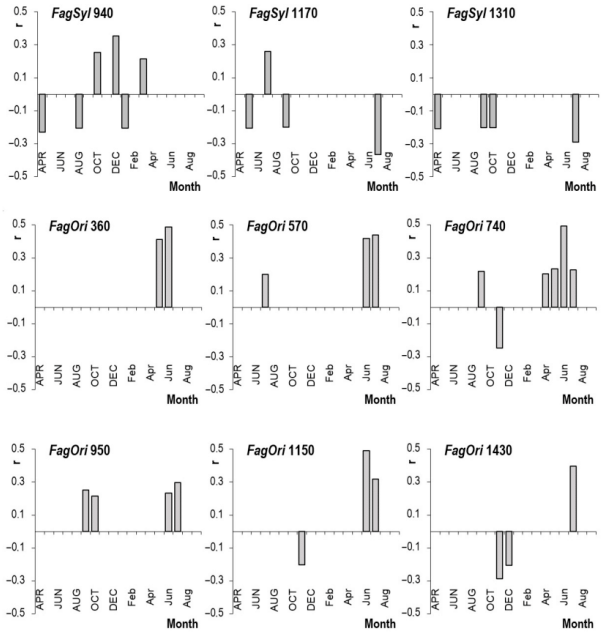


Figure 4. Coefficients of correlation (r) of the regional residual index tree-ring chronology of European beech (FagSyl) and Oriental beech (FagOri) with monthly precipitation from April of the previous year (capital letters) to September of the current year (lower-case letters) in the period 1962–2014/2020; only statistically significant ($p < 0.05$) values are shown; the plot code indicates beech species and elevation (more information in Table 1).

Regarding elevation, the relationship of precipitation with radial growth followed a similar pattern to air temperature, transitioning from a positive association at lower elevations to a negative relationship in mountainous areas. This trend was more pronounced in European beech. Likewise, mid-elevation sites were the most sensitive to variations in monthly precipitation sums. However, unlike air temperature, the weakest relationship of monthly precipitation with radial growth was observed not at the highest-elevation sites but rather at the lowest-elevation plots.

3.4. Relationships Between Radial Growth, Climate, Site, and Stand Parameters

The complex relationships between radial growth, climatic factors, site conditions, and stand parameters of individual research plots can be visualized using principal component analysis (PCA). The PCA ordination diagram is shown in Figure 5. The first PCA ordination axis explains 39.7% of the data variability, the first two axes together explain 62.9%, and the first four axes account for 88.8%. The total variation is 168.0, with supplementary variables contributing 75.7% (adjusted explained variation: 46.5%). The horizontal axis represents stand volume and mean height, while the vertical axis reflects stand age and the NPY dataset. Radial growth variability increased with elevation, whereas radial growth itself, height, stand volume, and HDR decreased along the elevational gradient. The number of trees was negatively correlated with tree volume and DBH. The number of NPYs increased with the mean stand age. Among the observed variables, slope and precipitation (number of significant months) appeared to be the least influential factors in the ordination diagram. Overall, the highest number of NPYs was found in the middle-elevation plot (ALT4), high

radial growth was characteristic of lowland plots (ALT1), and top-mountain plots (ALT6) exhibited the greatest variability in radial growth. When comparing tree species, higher stand density was observed for Oriental beech, whereas European beech exhibited greater tree volume and DBH.

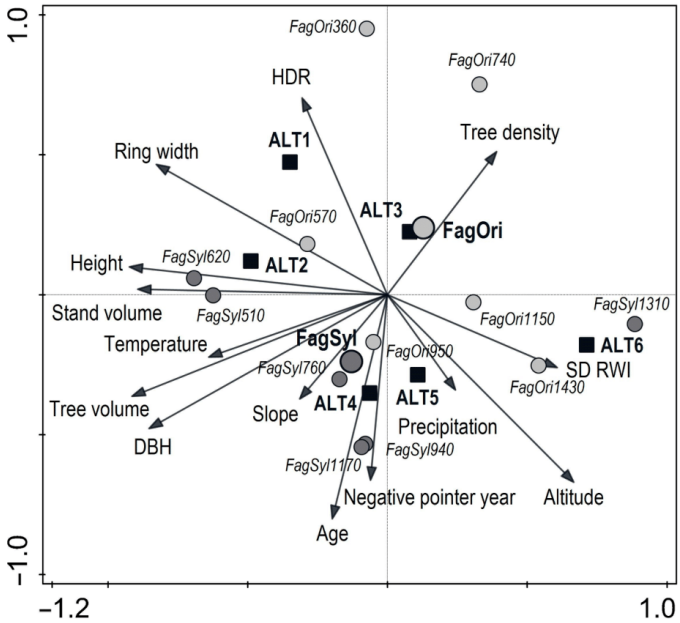


Figure 5. Unconstrained ordination diagram of species and environmental variables, showing the results of principal component analysis of relationships between radial growth (Ring width, NPY—negative pointer years, SD RWI—standard deviation of the ring width index), climatic factors (Temperature and Precipitation—number of significant months in relation to radial growth), site conditions (Altitude, Slope), and stand parameters (DBH—diameter at breast height, HDR—height-to-diameter ratio, Height, Tree volume, Stand volume, and Age) of individual research plots. Symbols □ indicate the elevation gradient (ALT 1 to ALT 6), and ○ represent tree species (FagSyl—European beech and FagOri—Oriental beech), respectively, ◦ the research plots.

4. Discussion

4.1. Productivity Potential and Stand Structure

The studied close-to-nature beech forests in the Krkonoše Mts. represent a rare remnant of autochthonous stands in the entire Sudeten system. The stand volume of European beech in the examined PRPs ranged from 88 $m^3 \cdot ha^{-1}$ at the upper tree line to 822 $m^3 \cdot ha^{-1}$ at lower elevations, which confirms our hypothesis (a). Similar values have been reported in other studies from the Krkonoše Mts. [93], the Orlické Mts [47], the Jizera Mts. [94], and Central Bohemian [95]. A broader European review by Fuchs et al. [19] cites stand volume from 64 $m^3 \cdot ha^{-1}$ in Czechia [96] to 1237 $m^3 \cdot ha^{-1}$ in Ukraine [97], with an average of 585 $m^3 \cdot ha^{-1}$ [97,98].

For Oriental beech in the Black Sea region of Turkey, the stand volume ranged from 215 to 589 $m^3 \cdot ha^{-1}$. Previous studies indicate that the total volume of uneven-aged stands in Turkey varies between 290–1482 $m^3 \cdot ha^{-1}$ in pure stands and 172–924 $m^3 \cdot ha^{-1}$ in mixed stands [94]. Other studies report values between 472 and 600 $m^3 \cdot ha^{-1}$ [99] in Iran [100]. The lower growth performance of Oriental beech compared to European beech is influenced

by ecological conditions [22] and genetic differences [101]. Growth is also affected by the slope aspect, with higher productivity on north-facing slopes [102].

The production and structural parameters of both beech species are significantly influenced by age, developmental stage, disturbance regime, soil conditions, browsing pressure, forest management practices, as well as elevation [22,38,101,103–107]. Elevation plays a crucial role in beech productivity, not as a direct ecological factor [108], but as a proxy for multiple environmental gradients [109]. The most critical factors include air temperature, precipitation, and solar radiation [110]. In high-elevation areas, snow cover can become a limiting factor [111], while in arid regions, increasing precipitation at higher elevations may enhance productivity [112]. With GCC and warming trends, the productivity of beech has been increasing even at the upper forest limit [38]. Various environmental gradients associated with elevation further influence beech forest productivity [113].

Carbon sequestration in the studied plots ranged from 37 t·ha^{-1} in lowland areas to 361 t·ha^{-1} in mountainous regions, similar to values observed in undisturbed or slightly thinned mature beech stands [114]. Carbon sequestration in forests plays a crucial role in mitigating GCC by capturing atmospheric CO_2, enhancing ecosystem resilience, and maintaining long-term carbon storage in biomass [6].

4.2. Radial Growth Trends and Variability

The average annual ring width of European beech ranged from 0.637 to 1.993 mm (min–max values across plots), while for Oriental beech, it varied between 0.679 and 1.796 mm (Table 3). In both species, radial growth variability generally decreased with increasing elevation. The highest radial growth in this study was observed at the lowest elevations, whereas the lowest values were recorded in the ecotone of the upper forest limit. A similar elevation-dependent pattern has been reported for European beech in the Krkonoše Mts. [38,48] and the Orlické Mts. [47].

Our findings also indicate that on PRPs at lower elevations, radial growth over the past 20 years has decreased by 13.1% compared to the previous 20-year period, while in mountainous areas, it has increased by 5.6%. A similar but even more pronounced trend was observed for Oriental beech. This pattern has also been documented for European beech in the eastern Krkonoše Mts. [48] and Oriental beech in Turkey and Iran [115,116]. Several studies predict that, in response to GCC, tree species will shift to higher elevations and more northern exposures [117–120].

Vannoppen et al. [121] reported an increasing radial growth trend for European beech in Belgium between 1927 and 2015, particularly after 1957. However, after 1983, the growth rate began to slow. More recent studies, particularly in low-elevation and southern-range regions, indicate a decline in radial growth due to GCC [122–125]. European beech is highly sensitive to climate variability [55,113].

Our results also highlight (hypothesis d) an increasing frequency of NPYs characterized by significantly low radial growth in recent years. From a forest management and adaptation perspective, it is crucial to consider the rising frequency of extreme weather events due to GCC [126,127]. These extreme conditions are affecting both European beech [107,128] and Oriental beech [106,129–131], emphasizing the need for climate-adaptive forest management strategies.

4.3. Impact of Climatic Factors on Growth

Mean monthly air temperatures had a significantly stronger relationship with radial growth in both beech species compared to precipitation, and hypothesis (c) was therefore rejected. This has also been confirmed for European beech [47,48] and Oriental beech [55]. However, [132] suggest that this relationship is highly dependent on local air temperature

and precipitation conditions along elevational gradients and does not always hold. The complex climatic dynamics influencing this relationship vary between the Black Sea region of Turkey and the Caspian region of Iran [115,133,134]. Kehl [135] attributes this primarily to high precipitation variability (500–2100 m a.s.l.) and significant global warming, particularly at lower elevations in the eastern range of Oriental beech.

Our study indicates that European beech exhibited a higher number of months with statistically significant ($p < 0.05$) correlations between radial growth and monthly air temperature compared to Oriental beech (32 vs. 23 months), suggesting a stronger sensitivity of growth to temperature variability at the monthly scale. In European beech, both current and previous years' temperatures were equally important for radial growth, whereas Oriental beech showed a stronger relationship with temperatures in the current year. July was identified as the most influential month for tree growth. Similar findings were reported in the Krkonoše Mountains [48] and other studies from Germany and Italy, where air temperature had a strongly positive effect on radial growth in May at high elevations (1560 m a.s.l.), while at low elevations (420–450 m a.s.l.), June temperatures had a negative impact [136].

While air temperature plays a dominant role, precipitation also affects radial growth. For example, [137,138] report a weaker correlation for European beech, while [132] found a statistically significant positive effect of precipitation on Oriental beech growth in June, but a negative impact in February and March. High June precipitation contributed to wider ring formation, whereas high precipitation in February–March and elevated July temperatures led to narrower rings. Oladi and Pourtahmasi [116] noted that rising mean air temperatures in recent decades generally increased radial growth unless extreme events occurred. However, above-average temperatures and prolonged drought conditions at the end of the growing season may increase respiration the following spring, reducing the amount of carbon compounds available for wood formation [139].

Beyond climate, radial growth is influenced by multiple ecological factors. Beech trees respond to mast years with reduced radial growth in the following year [140,141]. Additionally, they exhibit similar growth declines following air pollution damage (especially SO_2, O_3, and NO_X), insect infestations (beech scale, beech-leaf gall midge, *Nectria* spp.), and extreme weather events, particularly frost [47]. **Late spring frosts** damage leaves and cambial tissues, delaying or reducing growth [142]. **Soil conditions** also play a crucial role, as nutrient imbalances or compacted soils limit water and nutrient uptake, restricting growth [143]. **Stand density and competition** further affect growth, with higher competition reducing resource availability [144]. Additionally, **genetic variability** influences resilience to environmental stressors, causing differences in growth responses [145].

Many studies predict that global warming and decreasing precipitation will reduce growth at lower elevations while increasing growth at higher elevations within the beech range [19,28,55,117,132,146,147]. Our study strongly supports this pattern, confirming that insufficient precipitation and prolonged dry periods, combined with extremely high air temperatures, are the primary limiting factors for beech growth at lower elevations, whereas precipitation has a predominantly positive effect in mountainous areas.

4.4. Study Limitations and Recommendations

While this study provides valuable insights into the growth dynamics, carbon sequestration, and climate sensitivity of European and Oriental beech across elevational gradients, certain limitations should be acknowledged. First, the study was conducted on a limited number of PRPs without random sampling (selection of plots), which, despite being representative of different elevations and climatic conditions, may not fully capture the broader ecological variability across the entire distribution range of these species [148]. Another limitation could be the plot size, but small plots are sufficient for assessing basic

production parameters, while larger plots (>1 ha) are required to properly evaluate tree spatial patterns [149]. Future research should aim to expand the number of study sites and integrate additional regions to enhance the generalizability of the findings. In particular, studies on Oriental beech should also focus on the Hyrcanian forests (not only the Black Sea region), one of its key habitats, to better understand its ecological requirements and adaptive potential under changing climatic conditions [150,151].

The observed differences in growth performance between European and Oriental beech under the same elevational gradient suggest species-specific physiological and ecological adaptations. European beech, generally exhibiting higher productivity and carbon sequestration potential, may benefit from its ability to utilize available water more efficiently and tolerate a wider range of climatic conditions [16–19]. In contrast, Oriental beech, although less productive in absolute terms, may exhibit greater resilience to specific climatic stressors, particularly in regions with pronounced seasonal droughts, including critical sites in Europe [8]. Further studies should investigate the underlying physiological traits, such as differences in water-use efficiency, wood anatomy, and photosynthetic capacity, to better understand the mechanisms driving these species-specific responses.

From a forest management perspective, the results emphasize the need for elevation-specific silvicultural strategies. At lower elevations, where increasing drought stress leads to reduced radial growth, adaptive measures such as selective crown thinning with strong intensive to reduce competition (stand density, number of trees) for water, or soil moisture conservation techniques [152] could be used. The promotion of mixed-species stands with drought-tolerant associates should be considered for higher resistance and resilience of beech [153]. Specifically, species evenness, in terms of admixture, plays a significantly more important role compared to species richness [68]. From the perspective of production potential and resistance to climate change, secondary diversity plays an important role, specifically in terms of structural development and variability, rather than species richness. In contrast, at higher elevations, where warming trends have enhanced growth rates, management should focus on maintaining vertical structural diversity and ensuring regeneration success to sustain productivity over the long term [154].

Moreover, given the increasing frequency of extreme climatic events, proactive measures should be taken, such as assisted migration of drought-resistant provenances, genetic selection for climate resilience, and updating of forestry legislation connected with close-to-nature silviculture [155]. Integrating these adaptive management strategies will be critical for maintaining the functional stability of beech forests and optimizing their role in carbon sequestration under ongoing global climate change [5,6].

5. Conclusions

This study examines biomass production, carbon sequestration, and the impact of GCC on the radial growth of European beech in Central Europe and Oriental beech in the Black Sea region. The results indicate a considerable variation in the production potential of both tree species, which was significantly influenced by elevation and stand structure under the effects of GCC.

The growth of both species was strongly affected by climate, with a significant decline in radial growth observed in lower elevations over the past 20 years due to long-term droughts, while warming in mountainous areas led to an increase in growth rates. Over the years, an increasing frequency of negative growth years associated with extreme climatic events has been observed.

The insights gained from this study on biomass production, carbon sequestration, and radial growth of European and Oriental beech in model forest plots are crucial for developing adaptive forest management strategies. These strategies should aim to main-

tain the functional diversity and ecological stability of beech forests while ensuring the provision of essential ecosystem services. Future research should expand study sites and investigate genetic variability and provenance suitability to enhance the representativeness of the results.

Author Contributions: Conceptualization, Z.F., Z.V. and S.V.; methodology, Z.F., Z.V. and S.V.; software, Z.V. and V.Š.; validation, Z.F., Z.V., J.Č. and J.C.; formal analysis, Z.V. and V.Š.; investigation, Z.F., Z.V., J.C., V.Š., J.G. and V.H.; resources, Z.F. and J.Č.; data curation, Z.V.; writing—original draft preparation, Z.F., Z.V., J.Č. and J.C.; writing—review and editing, Z.F., Z.V., S.V., J.Č., J.C., V.Š., J.G. and V.H.; visualization, Z.V. and V.Š.; supervision, S.V.; project administration, Z.F. and J.Č.; funding acquisition, Z.F. and J.Č. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This output is supported by the Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, within the Internal Grant Agency, project No IGA_A_24_23 (grant holder: Zdeněk Fuchs), and the Ministry of Agriculture of the Czech Republic, institutional support MZE-RO0123.

Data Availability Statement: The datasets generated and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author upon reasonable request. Any data that supports the findings of this study are included within the article.

Acknowledgments: This output is supported by the Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, within the Internal Grant Agency, project No IGA_A_24_23 (grant holder: Zdeněk Fuchs), and the Ministry of Agriculture of the Czech Republic, institutional support MZE-RO0123.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

1. Berndes, G.; Abt, B.; Asikainen, A.; Cowie, A.; Dale, V.; Egnell, G.; Lindner, M.; Marelli, L.; Paré, D.; Pingoud, K. Forest Biomass, Carbon Neutrality and Climate Change Mitigation. *Sci. Policy* **2016**, *3*, 1–27.
2. Harris, N.L.; Gibbs, D.A.; Baccini, A.; Birdsey, R.A.; de Bruin, S.; Farina, M.; Fatoyinbo, L.; Hansen, M.C.; Herold, M.; Houghton, R.A.; et al. Global Maps of Twenty-First Century Forest Carbon Fluxes. *Nat. Clim. Change* **2021**, *11*, 234–240. [CrossRef]
3. Lindner, M.; Fitzgerald, J.B.; Zimmermann, N.E.; Reyer, C.; Delzon, S.; van der Maaten, E.; Schelhaas, M.J.; Lasch, P.; Eggers, J.; van der Maaten-Theunissen, M.; 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. Manag.* **2014**, *146*, 69–83. [CrossRef] [PubMed]
4. Seidl, R.; Thom, D.; Kautz, M.; Martin-Benito, D.; Peltoniemi, M.; Vacchiano, G.; Wild, J.; Ascoli, D.; Petr, M.; Honkaniemi, J.; et al. Forest Disturbances under Climate Change. *Nat. Clim. Change* **2017**, *7*, 395–402. [CrossRef]
5. Pureswaran, D.S.; Roques, A.; Battisti, A. Forest Insects and Climate Change. *Curr. For. Rep.* **2018**, *4*, 35–50. [CrossRef]
6. Vacek, Z.; Vacek, S.; Cukor, J. European Forests under Global Climate Change: Review of Tree Growth Processes, Crises and Management Strategies. *J. Environ. Manag.* **2023**, *332*, 117353. [CrossRef]
7. Kramer, K.; Degen, B.; Buschbom, J.; Hickler, T.; Thuiller, W.; Sykes, M.T.; de Winter, W. Modelling Exploration of the Future of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) under Climate Change-Range, Abundance, Genetic Diversity and Adaptive Response. *Ecol. Manag.* **2010**, *259*, 2213–2222. [CrossRef]
8. Mellert, K.H.; Šeho, M. Suitability of *Fagus orientalis* Lipsky at Marginal *Fagus sylvatica* L. Forest Sites in Southern Germany. *IForest* **2022**, *15*, 417–423. [CrossRef]
9. Ellenberg, H.; Leuschner, C. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*, 6th ed.; Eugen Ulmer Verlag: Stuttgart, Germany, 2010; 1357p.
10. Serin, H.; Akay, A.E.; Pak, M. Estimating the Effects of Optimum Bucking on the Economic Value of Brutian Pine (*Pinus brutia*) Logs Extracted in Mediterranean Region of Turkey. *Afr. J. Agric. Res.* **2010**, *5*, 916–921.
11. Shahverdi, M.; Dashti, H.; Taghiyari, H.R.; Heshmati, S.; Gholamiyan, H.; Hossein, M. The Impact of Red Heartwood on Drying Characteristics and Mass Transfer Coefficients in Beech Wood. *Austrian J. For. Sci.* **2012**, *130*, 85–101.
12. Pak, M.; Gulci, N. A Comparative Economic Evaluation of Bucking Deciduous Trees: A Case Study of Oriental Beech (*Fagus orientalis*) Stands in Northeastern Turkey. *J. Fac. For.-Istanb. Univ.* **2017**, *67*, 72–79.
13. Drobyshev, I.; Niklasson, M.; Mazerolle, M.J.; Bergeron, Y. Reconstruction of a 253-Year Long Mast Record of European Beech Reveals Its Association with Large Scale Temperature Variability and No Long-Term Trend in Mast Frequencies. *Agric. Meteorol.* **2014**, *192*, 9–17. [CrossRef]

14. Hlásny, T.; Mátyás, C.; Seidl, R.; Kulla, L.; Merganičová, K.; Trombik, J.; Dobor, L.; Barcza, Z.; Konôpka, B. Climate Change Increases the Drought Risk in Central European Forests: What Are the Options for Adaptation? *For. J.* **2014**, *60*, 5–18. [CrossRef]
15. Ertekin, M.; Kırdar, E.; Ayan, S. The Effects of Exposure, Elevation and Tree Age on Seed Characteristics of *Fagus orientalis* Lipsky. *South-East Eur. For.* **2015**, *6*, 15–23. [CrossRef]
16. Yildiz, O.; Eşen, D. Effects of Different Rhododendron Control Methods in Eastern Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Ecosystems in the Western Black Sea Region of Turkey. *Ann. Appl. Biol.* **2006**, *149*, 235–242. [CrossRef]
17. Peterken, G.F. *Natural Woodland: Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions*; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 1996; ISBN 0521367921.
18. Barna, M.; Bosela, M. Tree Species Diversity Change in Natural Regeneration of a Beech Forest under Different Management. *Ecol. Manag.* **2015**, *342*, 93–102. [CrossRef]
19. Fuchs, Z.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Cukor, J.; Šimůnek, V.; Štefančík, I.; Brabec, P.; Králíček, I. European Beech (*Fagus sylvatica* L.): A Promising Candidate for Future Forest Ecosystems in Central Europe amid Climate Change. *Cent. Eur. For. J.* **2024**, *70*, 62–76. [CrossRef]
20. Nabuurs, G.J.; Pussinen, A.; van Brusselen, J.; Schelhaas, M.J. Future Harvesting Pressure on European Forests. *Eur. J. Res.* **2007**, *126*, 391–400. [CrossRef]
21. Hanewinkel, M.; Cullmann, D.A.; Schelhaas, M.J.; Nabuurs, G.J.; Zimmermann, N.E. Climate Change May Cause Severe Loss in the Economic Value of European Forest Land. *Nat. Clim. Change* **2013**, *3*, 203–207. [CrossRef]
22. Sefidi, K.; Esfandiary Darabad, F.; Azaryan, M. Effect of Topography on Tree Species Composition and Volume of Coarse Woody Debris in an Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Old Growth Forests, Northern Iran. *IForest* **2016**, *9*, 658–665. [CrossRef]
23. Ammer, C. Diversity and Forest Productivity in a Changing Climate. *New Phytol.* **2019**, *221*, 50–66. [CrossRef] [PubMed]
24. Mäkinen, H.; Nöjd, P.; Kahle, H.P.; Neumann, U.; Tveite, B.; Mielikäinen, K.; Röhle, H.; Spiecker, H. Radial Growth Variation of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across Latitudinal and Altitudinal Gradients in Central and Northern Europe. *Ecol. Manag.* **2002**, *171*, 243–259. [CrossRef]
25. Lyu, L.; Suvanto, S.; Nöjd, P.; Henttonen, H.M.; Mäkinen, H.; Zhang, Q.-B. Tree Growth and Its Climate Signal along Latitudinal and Altitudinal Gradients: Comparison of Tree Rings between Finland and the Tibetan Plateau. *Biogeosciences* **2017**, *14*, 3083–3095. [CrossRef]
26. Vacek, Z.; Vacek, S.; Cukor, J.; Bulušek, D.; Slávik, M.; Lukáčik, I.; Štefančík, I.; Sitková, Z.; Eşen, D.; Ripullone, F.; et al. Dendrochronological Data from Twelve Countries Proved Definite Growth Response of Black Alder (*Alnus glutinosa* [L.] Gaertn.) to Climate Courses across Its Distribution Range. *Cent. Eur. For. J.* **2022**, *68*, 139–153. [CrossRef]
27. Mátyás, C.; Berki, I.; Czúcz, B.; Gálos, B.; Móricz, N.; Rasztovits, E. Future of Beech in Southeast Europe from the Perspective of Evolutionary Ecology. *Acta Silv. Lignaria Hung.* **2010**, *6*, 91–110. [CrossRef]
28. Dulamsuren, C.; Hauck, M.; Kopp, G.; Ruff, M.; Leuschner, C. 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—Struct. Funct.* **2017**, *31*, 673–686. [CrossRef]
29. Ningre, F.; Colin, F. Frost Damage on the Terminal Shoot as a Risk Factor of Fork Incidence on Common Beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. Sci.* **2007**, *64*, 79–86. [CrossRef]
30. Gazol, A.; Camarero, J.J.; Colangelo, M.; de Luis, M.; Martínez del Castillo, E.; Serra-Maluquer, X. Summer Drought and Spring Frost, but Not Their Interaction, Constrain European Beech and Silver Fir Growth in Their Southern Distribution Limits. *Agric. Meteorol.* **2019**, *278*, 107695. [CrossRef]
31. Von Oheimb, G.; Westphal, C.; Tempel, H.; Härdtle, W. Structural Pattern of a Near-Natural Beech Forest (*Fagus sylvatica*) (Serrahn, North-East Germany). *Ecol. Manag.* **2005**, *212*, 253–263. [CrossRef]
32. Janík, D.; Král, K.; Adam, D.; Hort, L.; Samonil, P.; Unar, P.; Vrska, T.; McMahon, S. Tree Spatial Patterns of *Fagus sylvatica* Expansion over 37 Years. *Ecol. Manag.* **2016**, *375*, 134–145. [CrossRef]
33. Bilela, S.; Dounavi, A.; Fussi, B.; Konnert, M.; Holst, J.; Mayer, H.; Rennenberg, H.; Simon, J. Natural Regeneration of *Fagus sylvatica* L. Adapts with Maturation to Warmer and Drier Microclimatic Conditions. *Ecol. Manag.* **2012**, *275*, 60–67. [CrossRef]
34. Rennenberg, H.; Seiler, W.; Matyssek, R.; Gessler, A.; Kreuzwieser, J. European Beech (*Fagus sylvatica* L.)—A Forest Tree Without Future in the South of Central Europe? *Allg. Forst Jagdztg.* **2004**, *175*, 210–224.
35. Baumbach, L.; Niamir, A.; Hickler, T.; Yousefpour, R. Regional Adaptation of European Beech (*Fagus sylvatica*) to Drought in Central European Conditions Considering Environmental Suitability and Economic Implications. *Reg. Environ. Change* **2019**, *19*, 1159–1174. [CrossRef]
36. Langer, G.J.; Bußkamp, J. Vitality Loss of Beech: A Serious Threat to *Fagus sylvatica* in Germany in the Context of Global Warming. *J. Plant Dis. Prot.* **2023**, *130*, 1101–1115. [CrossRef]
37. Geßler, A.; Keitel, C.; Kreuzwieser, J.; Matyssek, R.; Seiler, W.; Rennenberg, H. Potential Risks for European Beech (*Fagus sylvatica* L.) in a Changing Climate. *Trees—Struct. Funct.* **2007**, *21*, 1–11. [CrossRef]
38. Vacek, S.; Hejcman, M. 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. Res.* **2012**, *131*, 799–810. [CrossRef]

39. Dittmar, C.; Zech, W.; Elling, W. Growth Variations of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) under Different Climatic and Environmental Conditions in Europe—A Dendroecological Study. *Ecol. Manag.* **2003**, *173*, 63–78. [CrossRef]
40. Allevato, E.; Saulino, L.; Cesarano, G.; Chirico, G.B.; D'Urso, G.; Bolognesi, S.F.; Rita, A.; Rossi, S.; Saracino, A.; Bonanomi, G. Canopy Damage by Spring Frost in European Beech Along the Apennines: Effect of Latitude, Altitude and Aspect. *Remote Sens. Environ.* **2019**, *225*, 431–440. [CrossRef]
41. Dorren, L.K.A.; Berger, F.; Le Hir, C.; Mermin, E.; Tardif, P. Mechanisms, Effects and Management Implications of Rockfall in Forests. *Ecol. Manag.* **2005**, *215*, 183–195. [CrossRef]
42. Johnson, O. *Collins Tree Guide*; HarperCollins Publishers: New York, NY, USA, 2004; ISBN 0007139543.
43. Augusto, L.; Ranger, J.; Binkley, D.; Rothe, A. Impact of Several Common Tree Species of European Temperate Forests on Soil Fertility. *Ann. Sci.* **2002**, *59*, 233–253. [CrossRef]
44. Houston Durrant, T.; de Rigo, D.; Caudullo, G. Fagus sylvatica and Other Beeches in Europe: Distribution, Habitat, Usage and Threats. In *European Atlas of Forest Tree Species*; European Commission: Luxembourg, 2016; pp. 94–95.
45. Vacek, Z.; Vacek, S.; Slanař, J.; Bílek, L.; Bulušek, D.; Štefančík, I.; Králíček, I.; Vančura, K. Adaption of Norway Spruce and European Beech Forests under Climate Change: From Resistance to Close-to-Nature Silviculture. *Cent. Eur. For. J.* **2019**, *65*, 129–144. [CrossRef]
46. Aertsen, W.; Janssen, E.; Kint, V.; Bontemps, J.-D.; Van Orshoven, J.; Muys, B. Long-Term Growth Changes of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) Are Less Pronounced on Highly Productive Sites. *Ecol. Manag.* **2014**, *312*, 252–259. [CrossRef]
47. Králíček, I.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Remeš, J.; Bulušek, D.; Král, J.; Štefančík, I.; Putalová, T. Dynamics and Structure of Mountain Autochthonous Spruce-Beech Forests: Impact of Hilltop Phenomenon, Air Pollutants and Climate. *Dendrobiology* **2017**, *77*, 119–137. [CrossRef]
48. Šimůnek, V.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Králíček, I.; Vančura, K. Growth Variability of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Natural Forests: Dendroclimatic Study from Krkonoše National Park. *Cent. Eur. For. J.* **2019**, *65*, 92–102. [CrossRef]
49. Di Filippo, A.; Biondi, F.; Čufar, K.; De Luis, M.; Grabner, M.; Maugeri, M.; Presutti Saba, E.; Schirone, B.; Piovesan, G. Bioclimatology of Beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: Spatial and Altitudinal Climatic Signals Identified through a Tree-ring Network. *J. Biogeogr.* **2007**, *34*, 1873–1892. [CrossRef]
50. Di Filippo, A.; Biondi, F.; Piovesan, G.; Ziaco, E. Tree Ring-based Metrics for Assessing Old-growth Forest Naturalness. *J. Appl. Ecol.* **2017**, *54*, 737–749. [CrossRef]
51. Tegel, W.; Seim, A.; Hakelberg, D.; Hoffmann, S.; Panev, M.; Westphal, T.; Büntgen, U. A Recent Growth Increase of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) at Its Mediterranean Distribution Limit Contradicts Drought Stress. *Eur. J. Res.* **2014**, *133*, 61–71. [CrossRef]
52. Tognetti, R.; Lasserre, B.; Di Febbraro, M.; Marchetti, M. Modeling Regional Drought-Stress Indices for Beech Forests in Mediterranean Mountains Based on Tree-Ring Data. *Agric. Meteorol.* **2019**, *265*, 110–120. [CrossRef]
53. Leuschner, C. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics Drought Response of European Beech (*Fagus sylvatica* L.)—A Review. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **2020**, *47*, 125576. [CrossRef]
54. Stjepanović, S.; Matović, B.; Stojanović, D.; Lalić, B.; Levanič, T.; Orlović, S.; Gutalj, M. The Impact of Adverse Weather and Climate on the Width of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Tree Rings in Southeastern Europe. *Atmosphere* **2018**, *9*, 451. [CrossRef]
55. Haghshenas, M.; Mohadjer, M.R.M.; Attarod, P.; Pourtahmasi, K.; Feldhaus, J.; Sadeghi, S.M.M. Climate Effect on Tree-Ring Widths of Fagus Orientalis in the Caspian Forests, Northern Iran. *For. Sci. Technol.* **2016**, *12*, 176–182. [CrossRef]
56. Alavi, S.J.; Ahmadi, K.; Dormann, C.F.; Serra-Diaz, J.M.; Nouri, Z. Assessing the Dominant Height of Oriental Beech (*Fagus orientalis* L.) in Relation to Edaphic and Physiographic Variables in the Hyrcanian Forests of Iran. *BASE* **2020**, *24*, 262–273. [CrossRef]
57. Komitov, B. The European Beech Annual Tree Ring Widths Time Series, Solar–Climatic Relationships and Solar Dynamo Regime Changes. *Atmosphere* **2021**, *12*, 829. [CrossRef]
58. Šimůnek, V.; Sharma, R.P.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Hůnová, I. Sunspot Area as Unexplored Trend inside Radial Growth of European Beech in Krkonoše Mountains: A Forest Science from Different Perspective. *Eur. J. Res.* **2020**, *139*, 999–1013. [CrossRef]
59. EEA. *Impacts of Europe's Changing Climate*; Report No. 2/2004; European Environment Agency: Copenhagen, Denmark, 2004; ISBN 9789291673728.
60. Atalay, I.; Efe, R.; Öztürk, M. Ecology and Classification of Forests in Turkey. *Procedia-Soc. Behav. Sci.* **2014**, *120*, 788–805. [CrossRef]
61. Machar, I.; Vlckova, V.; Bucek, A.; Vozenilek, V.; Salek, L.; Jerabkova, L. Modelling of Climate Conditions in Forest Vegetation Zones as a Support Tool for Forest Management Strategy in European Beech Dominated Forests. *Forests* **2017**, *8*, 82. [CrossRef]
62. Strengbom, J.; Dahlberg, A.; Larsson, A.; Lindelöw, Å.; Sandström, J.; Widenfalk, O.; Gustafsson, L. Introducing Intensively Managed Spruce Plantations in Swedish: Forest Landscapes Will Impair Biodiversity Decline. *Forests* **2011**, *2*, 610–630. [CrossRef]
63. Seidl, R.; Rammer, W.; Lexer, M.J. Climate Change Vulnerability of Sustainable Forest Management in the Eastern Alps. *Clim. Change* **2011**, *106*, 225–254. [CrossRef]
64. Di Filippo, A.; Biondi, F.; Maugeri, M.; Schirone, B.; Piovesan, G. Bioclimate and Growth History Affect Beech Lifespan in the Italian Alps and Apennines. *Glob. Change Biol.* **2012**, *18*, 960–972. [CrossRef]

65. Temperli, C.; Bugmann, H.; Elkin, C. Adaptive Management for Competing Forest Goods and Services under Climate Change. *Ecol. Appl.* **2012**, *22*, 2065–2077. [CrossRef]
66. Pötzelsberger, E.; Wolfslehner, B.; Hasenauer, H. Climate Change Impacts on Key Forest Functions of the Vienna Woods. *Eur. J. Res.* **2015**, *134*, 481–496. [CrossRef]
67. Bulušek, D.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Král, J.; Bílek, L.; Králíček, I. Spatial Pattern of Relict Beech (*Fagus sylvatica* L.) Forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *J. For. Sci.* **2016**, *62*, 293–305. [CrossRef]
68. Vacek, Z.; Prokůpková, A.; Vacek, S.; Bulušek, D.; Šimůnek, V.; Hájek, V.; Králíček, I. Mixed vs. Monospecific Mountain Forests in Response to Climate Change: Structural and Growth Perspectives of Norway Spruce and European Beech. *Ecol. Manag.* **2021**, *488*, 119019. [CrossRef]
69. Peel, M.C.; Finlayson, B.L.; McMahon, T.A. Updated World Map of the Köppen-Geiger Climate Classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* **2007**, *11*, 1633–1644. [CrossRef]
70. Vacek, Z.; Vacek, S.; Esen, D.; Yildiz, O.; Král, J.; Gallo, J. Effect of Invasive *Rhododendron ponticum* L. on Natural Regeneration and Structure of *Fagus orientalis* Lipsky Forests in the Black Sea Region. *Forests* **2020**, *11*, 603. [CrossRef]
71. Kantarcı, M.D. *Toprak İlmi [Soil Science]*; Istanbul Universitesi Yayin: Istanbul, Turkey, 2000.
72. Matějka, K.; Vacek, S.; Podrázský, V. Development of Forest Soils in the Krkonoše Mts. in the Period 1980–2009. *J. Sci.* **2010**, *56*, 485–504. [CrossRef]
73. Kraft, G. *Beiträge zur Lehre von Den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben*; Klindworth: Hannover, Germany, 1884.
74. Haneca, K.; Čufar, K.; Beeckman, H. Oaks, Tree-Rings and Wooden Cultural Heritage: A Review of the Main Characteristics and Applications of Oak Dendrochronology in Europe. *J. Archaeol. Sci.* **2009**, *36*, 1–11. [CrossRef]
75. Fabrika, M.; Ďurský, J. Algorithms and Software Solution of Thinning Models for SIBYLA Growth Simulator. *J. Sci.* **2005**, *51*, 431–445. [CrossRef]
76. Petráš, R.; Pajtík, J. Sustava Cesko-Slovenskych Objemovych Tabuliek Drevin. *Lesn. Cas.* **1991**, *37*, 49–56.
77. Carus, S. Increment and Growth in Even Aged Beech (*Fagus orientalis* Lipsky.) Forests. Postgraduate Thesis, The Graduate School of Natural and Applied Sciences, University of Istanbul, Istanbul, Turkey, 1998.
78. Crookston, N.L. *Percent Canopy Cover and Stand Structure Statistics from the Forest Vegetation Simulator*; US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station: Ogden, UT, USA, 1999.
79. Reineke, L.H. Perfecting a Stand-Density Index for Even-Aged Forest. *J. Agric. Res.* **1933**, *46*, 627–638.
80. Halaj, J.; Grék, J.; Pánek, F.; Petráš, R.; Řehák, J. *Rastové Tabuľky Hlavných Drevín ČSSR*; Príroda Bratislava: Bratislava, Slovakia, 1987; 361p.
81. Sharma, R.P.; Vacek, Z.; Vacek, S. Modeling Individual Tree Height to Diameter Ratio for Norway Spruce and European Beech in Czech Republic. *Trees—Struct. Funct.* **2016**, *30*, 1969–1982. [CrossRef]
82. Petráš, R.; Kosut, M.; Oszlányi, J. Listová Biomasa Stromov Smreka, Borovice a Buka. *Lesn. Cas.* **1985**, *31*, 121–135.
83. Ledermann, T.; Neumann, M. Biomass Equations from Data of Old Long-Term Experimental Plots. *Austrian J. For. Sci.* **2006**, *123*, 47–64.
84. Seifert, T.; Schuck, J.; Block, J.; Pretzsch, H. Simulation von Biomasse-Und Nährstoffgehalt von Waldbäumen. *Beiträge Jahrestag. Vom* **2006**, *29*, 31.
85. Speight, J.G. *Properties of Fuels from Wood Sources*; Royal Society of Chemistry: Cambridge, UK, 2011. [CrossRef]
86. Drexhage, M.; Colin, F. Estimating Root System Biomass from Breast-height Diameters. *Forestry* **2001**, *74*, 491–497. [CrossRef]
87. Bublinec, E. *Koncentrácia, Akumulácia a Kolobeh Prvkov v Bukovom a Smrekovom Ekosystéme*; Veda: Bratislava, Slovakia, 1994; ISBN 8022401277.
88. Bunn, A.G. Statistical and Visual Crossdating in R Using the DplR Library. *Dendrochronologia* **2010**, *28*, 251–258. [CrossRef]
89. Cook, E.R.; Shiyatov, S.G.; Mazepa, V.S.; Ecology, A.; Branch, U. Methods of Dendrochronology Applications. In *Tree-Ring Laboratory, Lamont-Ooherty Geological Observatory*; Cook, E.R., Kairiukstis, L.A., Eds.; Columbia University: New York, NY, USA, 1990; Volume 10, pp. 978–994.
90. Bunn, A.; Korpela, M.; Biondi, F.; Campelo, F.; Mérian, P.; Qeadan, F.; Zang, C. *DplR: Dendrochronology Program Library in R*; R Package Version 2020; R Foundation: Vienna, Austria, 2020; Volume 1.
91. Desplanque, C.; Rolland, C.; Schweingruber, F.H. Influence of Species and Abiotic Factors on Extreme Tree Ring Modulation: *Picea abies* and *Abies alba* in Tarentaise and Maurienne (French Alps). *Trees—Struct. Funct.* **1999**, *13*, 218–227. [CrossRef]
92. Biondi, F.; Waikul, K. DENDROCLIM2002: A C++ Program for Statistical Calibration of Climate Signals in Tree-Ring Chronologies. *Comput. Geosci.* **2004**, *30*, 303–311. [CrossRef]
93. Špulák, O.; Souček, J. The Sibyla Model and Development of Beech Forests Affected by Air Pollution. *Cent. Eur. J. Biol.* **2010**, *5*, 371–383. [CrossRef]
94. Slanař, J.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Bulušek, D.; Cukor, J.; Štefančík, I.; Bílek, L.; Krl, J. Long-Term Transformation of Submontane Spruce-Beech Forests in the Jizerské Hory Mts.: Dynamics of Natural Regeneration. *Cent. Eur. For. J.* **2017**, *63*, 212–224. [CrossRef]

95. Bilek, L.; Remes, J.; Zahradnik, D. Managed versus Unmanaged. Structure of Beech Forest Stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 Years of Development, Central Bohemian. *For. Syst.* **2011**, *20*, 122–138. [CrossRef]
96. Fuchs, Z.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Gallo, J. Effect of Game Browsing on Natural Regeneration of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Forests in the Krušné Hory Mts. (Czech Republic and Germany). *Cent. Eur. For. J.* **2021**, *67*, 166–180. [CrossRef]
97. Trotsiuk, V.; Hobi, M.L.; Commarmot, B. Age Structure and Disturbance Dynamics of the Relic Virgin Beech Forest Uholka (Ukrainian Carpathians). *Ecol. Manag.* **2012**, *265*, 181–190. [CrossRef]
98. Atici, E.; Colak, A.H. The Structure and Volume Parameters of Uneven-Aged Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Forests in Turkey. *Arboric. J.* **2008**, *31*, 137–160. [CrossRef]
99. Amiri, M.; Rahmani, R.; Sagheb-Talebi, K.; Habashi, H. Dynamics and Structural Characteristics of a Natural Unlogged Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Stand during a 5-Year Period in Shast Kalate Forest, Northern Iran. *Int. J. Environ. Resour. Res.* **2013**, *1*, 107–129.
100. Talebi-Sagheb, K.; Schütz, J.-P. The Structure of Natural Oriental Beech (*Fagus orientalis*) Forests in the Caspian Region of Iran and Potential for the Application of the Group Selection System. *Forestry* **2002**, *75*, 465–472. [CrossRef]
101. Özçelík, R.; Brooks, J.R.; Diamantopoulou, M.J.; Wiant, H.V. Estimating Breast Height Diameter and Volume from Stump Diameter for Three Economically Important Species in Turkey. *Scand. J. Res.* **2010**, *25*, 32–45. [CrossRef]
102. Valipour, A.; Namiranian, M.; Ghazanfari, H.; Heshmatol Vaezin, S.; Lexer, M.; Plieninger, T. Relationships between Forest Structure and Tree's Dimensions with Physiographical Factors in Armardeh Forests (Northern Zagros). *Iran. J. For. Poplar Res.* **2013**, *21*, 30–47.
103. Rugani, T.; Diaci, J.; Hladnik, D. Gap Dynamics and Structure of Two Old-Growth Beech Forest Remnants in Slovenia. *PLoS ONE* **2013**, *8*, e52641. [CrossRef]
104. Moridi, M.; Sefidi, K.; Etemad, V. Stand Characteristics of Mixed Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Stands in the Stem Exclusion Phase, Northern Iran. *Eur. J. Res.* **2015**, *134*, 693–703. [CrossRef]
105. Podrázský, V.; Baláš, M.; Linda, R.; Křivohlavý, O. State of Beech Pole Stands Established at the Clear-Cut and in the Underplanting. *J. For. Sci.* **2019**, *65*, 256–262. [CrossRef]
106. Khalatbari Limaki, M.; Es-hagh Nimvari, M.; Alavi, S.J.; Mataji, A.; Kazemnezhad, F. Potential Elevation Shift of Oriental Beech (*Fagus orientalis* L.) in Hyrcanian Mixed Forest Ecoregion under Future Global Warming. *Ecol. Model.* **2021**, *455*, 109637. [CrossRef]
107. Černý, J.; Špulák, O.; Sýkora, P.; Novosadová, K.; Kadlec, J.; Kománek, M. The Significance of European Beech in Central Europe in the Period of Climate Change: An Overview of Current Knowledge. *Zprávy Lesn. Výzk* **2024**, *69*, 74–88.
108. Hrivnák, R.; Gömöry, D.; Slezák, M.; Ujházy, K.; Hédl, R.; Jarčuška, B.; Ujházyová, M. Species Richness Pattern along Altitudinal Gradient in Central European Beech Forests. *Folia Geobot.* **2014**, *49*, 425–441. [CrossRef]
109. Rahbek, C. The Role of Spatial Scale and the Perception of Large-Scale Species-Richness Patterns. *Ecol. Lett.* **2005**, *8*, 224–239. [CrossRef]
110. Larcher, W. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*; Springer Science & Business Media: Berlin, Germany, 2003; ISBN 3540435166.
111. Körner, C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 1999.
112. Sanders, N.J.; Moss, J.; Wagner, D. Patterns of Ant Species Richness along Elevational Gradients in an Arid Ecosystem. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **2003**, *12*, 93–102. [CrossRef]
113. Vannoppen, A.; Treydte, K.; Boeckx, P.; Kint, V.; Ponette, Q.; Verheyen, K.; Muys, B. Tree Species Diversity Improves Beech Growth and Alters Its Physiological Response to Drought. *Trees—Struct. Funct.* **2020**, *34*, 1059–1073. [CrossRef]
114. Pretzsch, H.; Hilmers, T. Structural Diversity and Carbon Stock of Forest Stands: Tradeoff as Modified by Silvicultural Thinning. *Eur. J. Res.* **2024**, 1–22. [CrossRef]
115. Köse, N.; Güner, H.T. The Effect of Temperature and Precipitation on the Intra-Annual Radial Growth of *Fagus orientalis* Lipsky in Artvin, Turkey. *Turk. J. Agric. For.* **2012**, *36*, 501–509. [CrossRef]
116. Oladi, R.; Pourtahmasi, K. Intra-Annual Secondary Growth Rate-Climate Relations of *Fagus orientalis* Lipsky in the Center of Hyrcanian Forests. *Not. Sci. Biol.* **2012**, *4*, 136–140. [CrossRef]
117. Peñuelas, J.; Ogaya, R.; Boada, M.; Jump, A.S. Migration, Invasion and Decline: Changes in Recruitment and Forest Structure in a Warming-Linked Shift of European Beech Forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* **2007**, *30*, 829–837. [CrossRef]
118. Dorado-Liñán, I.; Akhmetzyanov, L.; Menzel, A. Climate Threats on Growth of Rear-Edge European Beech Peripheral Populations in Spain. *Int. J. Biometeorol.* **2017**, *61*, 2097–2110. [CrossRef] [PubMed]
119. Sedmáková, D.; Sedmák, R.; Bosela, M.; Ježík, M.; Blaženec, M.; Hlásny, T.; Marušák, R. Growth-Climate Responses Indicate Shifts in the Competitive Ability of European Beech and Norway Spruce under Recent Climate Warming in East-Central Europe. *Dendrochronologia* **2019**, *54*, 37–48. [CrossRef]
120. Pavlović, L.; Stojanović, D.; Mladenović, E.; Lakićević, M.; Orlović, S. Potential Elevation Shift of the European Beech Stands (*Fagus sylvatica* L.) in Serbia. *Front. Plant Sci.* **2019**, *10*, 849. [CrossRef]
121. Vannoppen, A.; Kint, V.; Ponette, Q.; Verheyen, K.; Muys, B. Tree Species Diversity Impacts Average Radial Growth of Beech and Oak Trees in Belgium, Not Their Long-Term Growth Trend. *Ecosyst* **2019**, *6*, 10. [CrossRef]

122. Jump, A.S.; Hunt, J.M.; Peñuelas, J. Rapid Climate Change-Related Growth Decline at the Southern Range Edge of *Fagus sylvatica*. *Glob. Change Biol.* **2006**, *12*, 2163–2174. [CrossRef]
123. Piovesan, G.; Biondi, F.; Di Filippo, A.; Alessandrini, A.; Maugeri, M. Drought-Driven Growth Reduction in Old Beech (*Fagus sylvatica* L.) Forests of the Central Apennines, Italy. *Glob. Change Biol.* **2008**, *14*, 1265–1281. [CrossRef]
124. Kint, V.; Aertsen, W.; Campioli, M.; Vansteenkiste, D.; Delcloo, A.; Muys, B. Radial Growth Change of Temperate Tree Species in Response to Altered Regional Climate and Air Quality in the Period 1901–2008. *Clim. Change* **2012**, *115*, 343–363. [CrossRef]
125. Charru, M.; Seynave, I.; Hervé, J.-C.; Bertrand, R.; Bontemps, J.-D. Recent Growth Changes in Western European Forests Are Driven by Climate Warming and Structured across Tree Species Climatic Habitats. *Ann. Sci.* **2017**, *74*, 33. [CrossRef]
126. Young, D.J.N.; Stevens, J.T.; Earles, J.M.; Moore, J.; Ellis, A.; Jirka, A.L.; Latimer, A.M. Long-Term Climate and Competition Explain Forest Mortality Patterns under Extreme Drought. *Ecol. Lett.* **2017**, *20*, 78–86. [CrossRef]
127. Whitman, E.; Parisien, M.A.; Thompson, D.K.; Flannigan, M.D. Short-Interval Wildfire and Drought Overwhelm Boreal Forest Resilience. *Sci. Rep.* **2019**, *9*, 18796. [CrossRef] [PubMed]
128. Kolář, T.; Čermák, P.; Trnka, M.; Žid, T.; Rybníček, M. Temporal Changes in the Climate Sensitivity of Norway Spruce and European Beech along an Elevation Gradient in Central Europe. *Agric. Meteorol.* **2017**, *239*, 24–33. [CrossRef]
129. Sefidi, K.; Pourgoli, Z.; Sagheb-Talebi, K.; Behjou, F.K. Stand Characteristics of Gap Formation Phase Through the Development of Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Stands in the Hyrcanian Forests, Northern Iran. *Austrian J. For. Sci.* **2018**, *2*, 137–158.
130. Alavi, S.J.; Ahmadi, K.; Hosseini, S.M.; Tabari, M.; Nouri, Z. The Response of English Yew (*Taxus baccata* L.) to Climate Change in the Caspian Hyrcanian Mixed Forest Ecoregion. *Reg. Environ. Change* **2019**, *19*, 1495–1506. [CrossRef]
131. Taleshi, H.; Jalali, S.G.; Alavi, S.J.; Hosseini, S.M.; Naimi, B.; Zimmermann, N.E. Climate Change Impacts on the Distribution and Diversity of Major Tree Species in the Temperate Forests of Northern Iran. *Reg. Environ. Change* **2019**, *19*, 2711–2728. [CrossRef]
132. Yaman, B.; Köse, N.; Özel, H.B.; Şahan, E.A. The Effect of Climate on the Radial Growth of Oriental Beech in the Southern Limit of Its Distribution Area. *Forestist* **2020**, *70*, 53–59. [CrossRef]
133. Akkemik, Ü.; Demir, D. Tree Ring Analysis on Eastern Beech (Fagus orientalis Lipsky.) in the Belgrade Forest. *Forestist* **2003**, *53*, 33–36.
134. Martin-Benito, D.; Pederson, N.; Köse, N.; Doğan, M.; Bugmann, H.; Mosulishvili, M.; Bigler, C. Pervasive Effects of Drought on Tree Growth across a Wide Climatic Gradient in the Temperate Forests of the Caucasus. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **2018**, *27*, 1314–1325. [CrossRef]
135. Kehl, H. A Multi-Disciplinary Project on Causes and Diversity of Extrazonal Temperate Flora & Vegetation in the Amanos Mountains (SE-Turkey 1988-1997). Available online: https://www.science-e-publishing.de/project/loekat/e-loekat.htm (accessed on 16 December 2024).
136. Skomarkova, M.V.; Vaganov, E.A.; Mund, M.; Knohl, A.; Linke, P.; Boerner, A.; Schulze, E.D. Inter-Annual and Seasonal Variability of Radial Growth, Wood Density and Carbon Isotope Ratios in Tree Rings of Beech (*Fagus sylvatica*) Growing in Germany and Italy. *Trees—Struct. Funct.* **2006**, *20*, 571–586. [CrossRef]
137. Ježík, M.; Blaženec, M.; Kučera, J.; Střelcová, K.; Ditmarová, L. The Response of Intra-Annual Stem Circumference Increase of Young European Beech Provenances to 2012–2014 Weather Variability. *IForest* **2016**, *9*, 960–969. [CrossRef]
138. Rohner, B.; Weber, P.; Thürig, E. Bridging Tree Rings and Forest Inventories: How Climate Effects on Spruce and Beech Growth Aggregate over Time. *Ecol. Manag.* **2016**, *360*, 159–169. [CrossRef]
139. Fonti, P.; García-González, I. Suitability of Chestnut Earlywood Vessel Chronologies for Ecological Studies. *New Phytol.* **2004**, *163*, 77–86. [CrossRef] [PubMed]
140. Drobyshev, I.; Övergaard, R.; Saygin, I.; Niklasson, M.; Hickler, T.; Karlsson, M.; Sykes, M.T. Masting Behaviour and Dendrochronology of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Sweden. *Ecol. Manag.* **2010**, *259*, 2160–2171. [CrossRef]
141. Foest, J.J.; Bogdziewicz, M.; Pesendorfer, M.B.; Ascoli, D.; Cutini, A.; Nussbaumer, A.; Verstraeten, A.; Beudert, B.; Chianucci, F.; Mezzavilla, F.; et al. Widespread Breakdown in Masting in European Beech Due to Rising Summer Temperatures. *Glob. Change Biol.* **2024**, *30*, e17307. [CrossRef]
142. Dittmar, C.; Fricke, W.; Elling, W. Impact of Late Frost Events on Radial Growth of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *Eur. J. Res.* **2006**, *125*, 249–259. [CrossRef]
143. Latte, N.; Perin, J.; Kint, V.; Lebourgeois, F.; Claessens, H. Major Changes in Growth Rate and Growth Variability of Beech (*Fagus sylvatica* L.) Related to Soil Alteration and Climate Change in Belgium. *Forests* **2016**, *7*, 174. [CrossRef]
144. González de Andrés, E.; Camarero, J.J.; Blanco, J.A.; Imbert, J.B.; Lo, Y.H.; Sangüesa-Barreda, G.; Castillo, F.J. Tree-to-Tree Competition in Mixed European Beech–Scots Pine Forests Has Different Impacts on Growth and Water-Use Efficiency Depending on Site Conditions. *J. Ecol.* **2018**, *106*, 59–75. [CrossRef]
145. Pluess, A.R.; Weber, P. Drought-Adaptation Potential in *Fagus sylvatica*: Linking Moisture Availability with Genetic Diversity and Dendrochronology. *PLoS ONE* **2012**, *7*, e33636. [CrossRef]
146. Martinez del Castillo, E.; Zang, C.S.; Buras, A.; Hacket-Pain, A.; Esper, J.; Serrano-Notivoli, R.; Hartl, C.; Weigel, R.; Klesse, S.; de Dios, V.R.; et al. Climate-Change-Driven Growth Decline of European Beech Forests. *Commun. Biol.* **2022**, *5*, 163. [CrossRef]

147. Ruosteenoja, K.; Markkanen, T.; Venäläinen, A.; Räisänen, P.; Peltola, H. Seasonal Soil Moisture and Drought Occurrence in Europe in CMIP5 Projections for the 21st Century. *Clim. Dyn.* **2018**, *50*, 1177–1192. [CrossRef]
148. Innes, J.L. Theoretical and Practical Criteria for the Selection of Ecosystem Monitoring Plots in Swiss Forests. *Environ. Monit. Assess.* **1995**, *36*, 271–294. [CrossRef] [PubMed]
149. Carrer, M.; Castagneri, D.; Popa, I.; Pividori, M.; Lingua, E. Tree Spatial Patterns and Stand Attributes in Temperate Forests: The Importance of Plot Size, Sampling Design, and Null Model. *Ecol. Manag.* **2018**, *407*, 125–134. [CrossRef]
150. Mousavisangdehi, A.; Oladi, R.; Pourtahmasi, K.; Etemad, V.; Koprowski, M.; Tumajer, J. Higher Temperatures Promote Intra-Annual Radial Growth of Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) in the Humid Hyrcanian Forests. *Trees—Struct. Funct.* **2024**, *38*, 1569–1580. [CrossRef]
151. Pourtahmasi, K.; Najafi Harsini, F.; Naderi, M.; Kousha, M.; Oladi, R.; Nadi, M. Comparative Investigation of the Radial Growth of Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) in the Altitude Gradient of the HyrcanianForest, Iran. *Iran. J. For. Poplar Res.* **2023**, *3*, 1–15. [CrossRef]
152. Diaconu, D.; Kahle, H.P.; Spiecker, H. Thinning Increases Drought Tolerance of European Beech: A Case Study on Two Forested Slopes on Opposite Sides of a Valley. *Eur. J. Res.* **2017**, *136*, 319–328. [CrossRef]
153. Pretzsch, H.; Schütze, G.; Uhl, E. Resistance of European Tree Species to Drought Stress in Mixed versus Pure Forests: Evidence of Stress Release by Inter-Specific Facilitation. *Plant Biol.* **2013**, *15*, 483–495. [CrossRef]
154. Antonucci, S.; Santopuoli, G.; Marchetti, M.; Tognetti, R.; Chiavetta, U.; Garfì, V. What Is Known About the Management of European Beech Forests Facing Climate Change? A Review. *Curr. For. Rep.* **2021**, *7*, 321–333. [CrossRef]
155. Gömöry, D.; Krajmerová, D.; Hrivnák, M.; Longauer, R. Assisted Migration vs. Close-to-Nature Forestry: What Are the Prospects for Tree Populations under Climate Change? *Cent. Eur. For. J.* **2020**, *66*, 63–70. [CrossRef]

Disclaimer/Publisher's Note: The statements, opinions and data contained in all publications are solely those of the individual author(s) and contributor(s) and not of MDPI and/or the editor(s). MDPI and/or the editor(s) disclaim responsibility for any injury to people or property resulting from any ideas, methods, instructions or products referred to in the content.

5.4 Impact of technical water retention on European beech (*Fagus sylvatica* L.) resilience and growth dynamics.

4. Vacek, Z., Tomášková, I., Fuchs, Z., Šimůnek, V., Vacek, S., Cukor, J., ... & Duchan, M. (2025). Impact of technical water retention on European beech (*Fagus sylvatica* L.) resilience and growth dynamics. Journal of Forest Science, 71(3): 124–137.

Abstrakt

Klimatická změna působící zejména zvýšením teploty a častějšími sušších periodami, ovlivňuje vitalitu a adaptabilitu buku lesního v jeho přirozeném areálu výskytu. Publikace se zabývá vlivem technických opatření na zadržování vody v lesních ekosystémech s důrazem na růst buku lesního. Toto zadržování bylo hodnoceno v podmínkách dvou lokalit (Ondřejov a Tuřany) s převahou buku v České republice. Byly porovnány tři varianty zásahu: Vsakovací jímka pod ústím propustku, vsakovací jímka bez napojení na propustek a kontrolní plocha bez technického zásahu. Cílem bylo ověřit, zda lze pomocí těchto opatření zvýšit odolnost buku vůči klimatickým extrémům, zejména suchu, a ovlivnit jeho růstovou dynamiku a fyziologické procesy.

V rámci dendrochronologických a fyziologických měření bylo zjištěno, že maximální denní transpirační dávky buku dosahovaly hodnot 90–120 litrů na strom/den, přičemž výraznější vliv na radiální růst měl průběh teploty vzduchu než srážky, zejména na podmáčených stanovištích. Nejnižší přírůst byl zaznamenán u varianty se vsakovací jímkou pod propustkem, zatímco u varianty bez napojení na propustek byly pozorovány výrazné sezónní změny v tloušťce kmene (tzv. tree water deficit), zejména na jaře. Mezi jednotlivými variantami však nebyly zjištěny významné rozdíly v maximálním růstu nebo v minimálních hodnotách vodního deficitu. Průběh transpirace ukázal, že varianta se vsakovací jímkou pod propustkem vykazovala po celé vegetační období nižší hodnoty transpiračních toků než ostatní varianty, ačkoliv v druhé polovině sezóny došlo k jejich navýšení, aniž by se to promítlo do přírůstu kmene.

Bylo zjištěno, že technická opatření měla pouze omezený nebo krátkodobý efekt na růst a fyziologii buku. Výsledky ukázaly, že na kontrolních plochách bez zásahu byl růst kmene nejvyšší, což naznačuje, že minimální narušení přirozených půdních a

vodních poměrů je pro vitalitu buku příznivé. Naopak zásahy do půdního prostředí, zejména v podobě vsakovacích jam, mohou vést k narušení kořenového systému a omezení efektivního využití vody. Rychlá reakce transpirace na srážky potvrdila vysokou citlivost buku na dostupnost vody, avšak žádný z testovaných zásahů nevedl k jednoznačnému zlepšení vodního režimu nebo růstu.

Z hlediska praktického lesnického hospodaření bylo konstatováno, že vysoké náklady na realizaci technických opatření nejsou opodstatněny vzhledem k omezenému efektu na růst a vitalitu buku. Doporučeno bylo zaměřit se spíše na podporu přirozených adaptačních mechanismů buku, diverzifikaci druhové skladby a minimalizaci zásahů do půdního prostředí. Závěrem bylo konstatováno, že efektivita technických opatření pro zvýšení odolnosti buku vůči suchu a klimatickým extrémům je v podmínkách střední Evropy omezená a jejich využití by mělo být pečlivě zváženo s ohledem na specifické stanovištní podmínky a ekonomickou efektivitu.

Klíčová slova: změna klimatu; hospodaření s vodou v lesích; vsakovací jímka; radiální růst; tok mízy

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

Impact of technical water retention on European beech (*Fagus sylvatica* L.) resilience and growth dynamics

Zdeněk Vacek[1], Ivana Tomášková[1], Zdeněk Fuchs[1], Václav Šimůnek[1], Stanislav Vacek[1], Jan Cukor[1,2], Lukáš Bílek[1], Josef Gallo[1], Karel Zlatuška[1], Martin Duchan[1]*

[1]Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Prague, Czech Republic
[2]Forestry and Game Management Research Institute, Jíloviště-Strnady, Czech Republic

**Corresponding author: vacekz@fld.czu.cz*

Citation: Vacek Z., Tomášková I., Fuchs Z., Šimůnek V., Vacek S., Cukor J., Bílek L., Gallo J., Zlatuška K., Duchan M. (2024): Impact of technical water retention on European beech (*Fagus sylvatica* L.) resilience and growth dynamics. J. For. Sci., 71: 124–137.

Abstract: Global climate change (GCC) is putting increasing pressure on forest ecosystems, leading to more frequent disturbances such as pest outbreaks and other climate-related stressors, all of which threaten forest stability. This study examines how different technical water retention measures (infiltration pits) can enhance the resilience of European beech (*Fagus sylvatica* L.) to these climatic challenges, focusing on their impact on radial growth, sap flow, and acclimatisation to moisture conditions at two sites in Czechia (430–440 m a.s.l.). Three treatments were compared: a water infiltration pit under a culvert mouth, an infiltration pit without a culvert and a control plot without a technical solution. Results showed that maximum daily transpiration rates of beech ranged between 90–120 L per day. Air temperature had a stronger influence on beech radial growth than precipitation, particularly at the waterlogged sites. The lowest radial growth occurred in the treatment involving a water infiltration pit under a culvert mouth, while treatments with an infiltration pit without a culvert demonstrated notable seasonal stem shrinkage and swelling (tree water deficit – *TWD*), especially in early spring. On the other hand, no differences were found between the three treatments including the control variant in the maximum growth or the context of minimum *TWD*. In conclusion, these technical measures had limited or short-term effects on the growth and physiological processes of European beech. Despite the high costs of implementation, sap flow and dendrochronological measurements do not support the construction of infiltration pits as a means of improving water retention in forest ecosystems.

Keywords: climate change; forest-water management; infiltration pits; radial growth; sap flow

Global climate change (GCC) significantly affects forest ecosystems, which face increasing pressure of more frequent wind disturbances, forest fires, pest outbreaks associated with irregular precipitation and extreme temperature fluctuations (Keenan 2015; Seidl et al. 2017; Venäläinen et al. 2020). These changes disrupt tree growth processes and endanger the stability of forest stands and biodiversity (Martinez del Castillo et al. 2022; Vacek et al. 2023). Long-lasting drought peri-

Supported by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, and Ministry of Agriculture of the Czech Republic (Grant No. QK22020146).

© The authors. This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0).

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

ods and water scarcity hinder the ability of forests to absorb carbon and mitigate GCC (Seidl et al. 2014). In this context, implementing technical measures seems to be a key aspect in enhancing the resilience of forest ecosystems to climatic extremes (Seidl et al. 2014; Valtera, Schaetzl 2017). Landscape reconstruction through retention reservoirs, culverts, and drainage can, on the one hand, facilitate water flow regulation and minimise damages caused by floods and erosion (Chang et al. 2013; Kalantari, Folkeson 2013), on the other hand, water retention in forest ecosystems could be crucial for maintaining moisture, supporting tree growth, and increasing their resistance to drought and GCC (Ellison et al. 2017). This role increased in mixed stands, which are generally more resilient to drought. Such stands enhance water retention, thereby supporting critical ecosystem stability and promoting healthier, more vigorous tree growth. This synergy is key to increasing the forest's natural ability to adapt and thrive under varying environmental stresses, making water retention strategies and the promotion of biodiversity essential components of forest management and conservation efforts (Steckel et al. 2020; Vospernik et al. 2023). Furthermore, it is crucial to adapt forest management to the new climatic conditions and implement strategies that support forest adaptation to GCC (D'Amato et al. 2011; Brang et al. 2014; Pretzsch et al. 2020; Vacek et al. 2020; Del Río et al. 2022). Therefore, integrating technical measures including artificial infiltration pit with or without culvert building with silviculture-ecological principles can contribute to forest protection and reduce the negative impacts of GCC on forest ecosystems (Lindner et al. 2014).

Present research on technical measures focuses on European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests because it is considered to be the most representative deciduous tree species in Europe, and plays a crucial role in the ecological stability of forest ecosystems (Leuschner, Ellenberg 2021; Sharma et al. 2019; Fuchs et al. 2024; Černý et al. 2024). Its growth at diverse site conditions makes it an essential component of both mixed and broadleaf forests across the continent (Jump et al. 2006; Vacek et al. 2021). Beech radial growth is strongly influenced by climatic factors, particularly water availability and air temperature, which shape its seasonal growth dynamics (Scharnweber et al. 2019; Šimůnek et al. 2019, 2021). GCC, including prolonged droughts and extreme air temperature events, adversely affects beech vitality, leading to reduced growth and lower radial increments (Pretzsch et al. 2014; Vacek et al. 2019b). Long-term drought stress can significantly decrease beech carbon assimilation capacity, impacting both the growth and the stability of entire forest ecosystems (Bouriaud et al. 2005). Given its sensitivity to water shortages, forest management adaptations that support water retention appear essential to increase beech resilience to GCC (Vacek et al. 2023).

Climate change-induced drought significantly impairs sap flow dynamics in forest tree species, triggering a cascade of physiological disruptions that threaten tree survival. The reduced soil water availability forces trees to decrease their hydraulic conductivity through stomatal closure and embolism formation, severely restricting water transport from roots to leaves (Chen et al. 2022). This compromised sap flow not only limits the trees' capacity to maintain optimal leaf temperatures through transpirational cooling but also impairs their ability to synthesise and transport essential osmolytes and defence compounds (Basile et al. 2024). Moreover, the diminished production of defensive compounds, such as terpenes and phenolics, further compromises the trees' immune responses, creating a dangerous feedback loop of declining health (Leuschner 2020). These physiological impairments have far-reaching consequences for forest ecosystem stability, potentially leading to widespread tree mortality, altered species composition, and, finally, reduced ecosystem services (Allen et al. 2010; Anderegg et al. 2013).

Many articles deal with the effect of climatic factors on the growth of European beech and/or the influence of technical measures on forest ecosystems, but there is no desired research focused precisely and currently in the given period on the effect of water retention measures on tree growth and sap flow. Therefore, the present research focused on: (*i*) the effect of modified soil moisture conditions on the stem radial growth increment of beech located at various physical and chemical soil compositions, (*ii*) the effect of various water retention treatments on the growth of beech, and (*iii*) the effect of the treatments on sap flow (i.e. the cooling ability of individual trees). The treatments also include a control plot to evaluate the effects of two artificial technical measures: infiltration pits with and without culverts.

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

MATERIAL AND METHODS

Site characteristics. The study site A [Lesy ČZU (Forests of the Czech University of Life Sciences Prague); 49°57'49.44'N, 14°47'37.44'E] is situated at an altitude of 440 m a.s.l. The study site is characterised by significant soil heterogeneity with exclusively semi-hydromorphic and hydromorphic soil types (pseudogley, stagnogley, gley, and their subtypes). The geological bedrock consists of Říčany-type Moldanubian granite with varying thicknesses, slopes, depositions and polygenetic clays content, with a distinctly boulder-covered soil surface. There are two springs in the study area. The significant soil saturation with water results in soil moisture with values exceeding the retention water capacity, with gravitational water movement but without runoff. It is leading to predominantly or periodically anoxic conditions ('wet variant' in the project design). From a typological point of view, this is a habitat nutrient-medium Beech category (*Fagetum oligo-mesotrophicum*) (Viewegh et al. 2003). For more details about the natural site conditions, forest stand history and monitoring research, see Bílek et al. (2009, 2014).

The study site B (Forest Training Enterprise of Mendel University; 49°18'29.54'N, 16°41'55.76'E) is situated at an altitude of 430 m a.s.l. and is characterised by significant soil homogeneity, with a single soil type, cambisol, dominated by its modal subtype. The complex geological structure is primarily composed of siliceous sediments of the Rudice layers, with an admixture of loess clays, in contact with the limestone bedrock of the Moravian Karst, which emerges at varying depths but always outside the soil body zone. The site also exhibits consistently low soil moisture levels throughout the entire season, especially during the growing season ('dry variant' in the project design). Typologically, this habitat is classified within the nutrient-medium Oak-Beech category (*Querceto-Fagetum oligo-mesotrophicum*), as described by Viewegh et al. (2003). For a description of the climatic data, see an overview in Table 1.

In each of the two study sites, three treatments were established in the forest stands dominated by European beech (*Fagus sylvatica* L.) with admixed (a proportion of less than 5%) European hornbeam (*Carpinus betulus* L.). These were (*i*) a water infiltration pit under a culvert mouth, (*ii*) an infiltration pit without a culvert and (*iii*) a control plot without a technical solution. On each site, two infiltration pits were constructed in a paired design with a uniform retention volume. One of the pits is always located beneath the outlet of a culvert, directing its flow into the pit. The second control pit is situated approximately 30 m away under the same pedological and stand conditions, in a location without connection to the culvert and without concentrated inflow. The control plot without a technical solution is again located at the same distance (approx. 30 m) from the next treatment. Considering the possibilities of the research project and the requirements for the installation of measuring equipment, infiltration pits with the following dimensions were chosen: length at the base 3.5 m, width at the base 2.0 m, wall slope 2 : 1, and retention depth 1.5 m. The volume of the pits without filling is approximately 18 m^3. The banks of the infiltration pits were lined with separation geotextile with a surface weight of 350 $g \cdot m^{-2}$ (about 40 m^2). The pits were filled with riprap stone with an assumed porosity of 35%. The expected retention volume of the infiltration pits (with the voids between the stones filled) is approximately 6.5 m^3. For more details on locality characteristics and experimental design including treatment plan and photos, see Kupec et al. (2023).

Data collection. All trees within the research plots representing particular treatments with a minimum stem diameter at breast height of ≥ 7 cm were registered. Using the FieldMap technology (IFER, Czech Republic), positions of trees and crown projections were mapped, stem diameters at breast height (*DBH*) were measured using the Mantax Blue metal calliper (Haglöf, Sweden) with a 1 mm accuracy, and tree heights and crown base heights were assessed using the laser Vertex height gauge (Haglöf, Sweden) with a precision of 0.1 m. The canopy layer was categorised into the upper layer (comprising dominant and co-dominant trees) and lower layer (consisting of suppressed trees) based on Kraft's classification (Kraft 1884).

For long-term dendrochronological analysis, increment cores were taken from European beech trees using a Pressler borer (Haglöf, Sweden) at 1.3 m above ground level, perpendicular to the trunk axis (Steckel et al. 2020). In both study sites, 30 healthy dominant and co-dominant trees were randomly selected based on the Kraft classification (Kraft 1884), using Excel's RNG function, to com-

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

Table 1. Basic site climatic characteristics of study sites averaged for the period 1961–2023

Study site	Meteo. station name	GPS of meteo. station	Station altitude (m a.s.l.)	Growing season	Annual temp. (°C)	Seasonal temp. (°C)	Annual precip. (mm)	Seasonal precip. (mm)
A	Ondřejov	49°54'24.7'N 14°46'48.0'E	491	May to September	8.0	15.4	629	378
B	Brno, Tuřany	49°9'10.8'N 16°41'19.7'E	241		10.3	17.3	473	303

Meteo. – meteorological; growing season – month range; temp. – mean annual air temperatures in 1961–2023; precip. – annual sum precipitation in 1961–2023
Source: CHMI (2024)

pare the differences between sites. This focus was intended to capture significant growth responses in dominant trees compared to sub-dominant or suppressed classes (Remeš et al. 2015). The trees sampled had a minimum *DBH* over 20 cm.

Tree-ring width was measured on all the increment cores using a LINTAB measuring table (Rinntech, Germany) equipped with an Olympus microscope (Olympus, China). The measuring table has a precision of 0.01 mm, and the TSAP-Win software (Version 4.6, 2012) was utilised to record the chronologies of each tree-ring width. Subsequent cross-dating of the measured tree-ring cores was carried out using Cdendro software (Version 9.6, 2020). The cross-correlation index (*CC*) for the measured tree-ring sample was greater than *CC* > 25 compared to the other samples. Monthly air temperature and precipitation data for Czechia were obtained for meteorological stations mentioned in Table 1 from the Czech Hydrometeorological Institute, Prague (CHMI 2024).

For the analysis of intra-annual growth dynamics of the target tree species European beech, data were collected using 90 point dendrometers (TOMST, Czech Republic). Specifically, 15 dendrometers were set up for each variant at each site (2) to compare differences between treatments (3). Dendrometers monitor changes in stem radius at a sub-micrometer scale (< 1 μm) with a range of 8.89 μm, resolution of 0.27 μm, and linearity within 5%. Air temperatures were recorded continuously using the same device. The dendrometers were installed on trees (1.3 m above the soil surface) with stem diameters ranging from 20 cm to 37 cm at both study sites, positioned within 12 m distance from the centre of infiltration basins (or the centre of control plots). Stem radius changes were monitored only on healthy (fully foliated), dominant and co-dominant trees. Regular checks were conducted to assess potential damage or malfunctions, and data retrieval was processed at the end of each growing season. Dendrometers were installed in May 2022 and the final data retrieval was done in November 2023.

In total, 12 sample trees from both study sites were chosen for sap flow measurements. Sap-flow sensors (EMS 81 – EMS Brno, Czech Republic) were installed at a height of 2 m in 2022 on the sample trees, two sensors for every treatment, i.e. 6 sap flow sensors per study site. The measurement was done every 10 minutes from April to October. The false data (e.g. electricity failure) were removed from the dataset. The final data were gained as a mean of ten-minute intervals, and hourly means and daily sums were calculated. The night-time fluxes were removed using EMS 81 software.

Data analysis. European beech dendrochronological data were analysed in R software (Version 4.4, 2024) using the 'dplR' package (Bunn 2010). Each tree-ring series was detrended by fitting a negative exponential curve with interval splines, which removed age-related trends and preserved low-frequency climate signals according to Cook et al. (1990). An expressed population signal (*EPS*) of > 0.85 was set as a threshold to ensure reliability in climate analyses (Bunn et al. 2018a). Additional indices such as signal-to-noise ratio (*SNR*) and inter-series correlation (*R*-bar) were calculated to assess chronology quality following 'dplR' package guidelines (Bunn et al. 2018b).

Raw measurements of stem radius changes (Rad_{stem}) downloaded from dendrometers were checked and fixed from erroneous measurements and artefacts (e.g. jumps resulting from dendrometer adjustments) and then aggregated into daily means using 'PLOTeR' R package (Matula

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

et al. 2023). Daily stem growth (*GRO*) was calculated from the Rad_{stem} data using the zero growth concept (Zweifel 2016). The *GRO* indicates the irreversible stem expansion of growing cells, namely, the radial increase because of dividing and enlarging wood and bark cells in the cambium. On the other hand, there is the reversible, tree water deficit (*TWD*)-induced shrinking and swelling of the stem, caused by imbalances between transpiration and root water uptake, which was also calculated according to Zweifel et al. (2005).

Sap-flow measurement is based on the trunk-heat-balance (THB) method consisting of four electrodes heating the small volume of the sapwood (Čermák et al. 2004). The heat balance of a defined heated space according to Equation (1):

$$Q = \frac{P}{c_w} \times d \times \Delta T - \frac{Z}{c_w} \quad (1)$$

where:

Q – sap-flow rate (kg·s^{-1}·cm^{-1});
P – power of heat input (W);
c_w – specific heat of water (J·kg^{-1}·K^{-1});
d – circumferential distance covered by the electrodes (cm);
ΔT – temperature difference in the measuring points (K);
Z – coefficient of heat losses from the measuring point (W·K^{-1}).

The Q of the measured area was multiplied by the length of the circumference of the xylem at the height of installation to calculate total tree water use.

RESULTS

Climate factors and radial growth of beech. Dendrochronological characteristics are described in Table 2 and include the mean tree ring increment for the plot (mean *RW*), mean ring width range from the smallest to the largest tree (mean *RW* min-max), mean age of the sample trees (age), standard deviation from ring width (SD *RW*), inter-series correlations (*R*-bar), expressed population signal (*EPS*), and signal-to-noise ratio (*SNR*). Treatments at site A, influenced by groundwater, show a larger mean increment (2.59 mm), on average 15% greater than that of the acidic site B (2.25 mm). Similarly, greater variability in radial growth was observed at site A (Figure 1). The most significant decrease in diameter increment was detected at site A in 1990; at site B, it occurred in 2023, a year marked by prolonged drought. Conversely, standard dendrochronological indices indicated higher reliability at site B. The age of the examined beech trees differed by only one year (68–69 years).

From the perspective of climatic factors, air temperature had a more significant effect on radial growth than precipitation, particularly at the waterlogged site A (Figure 2), i.e. when water is not a limiting factor. Specifically, air temperature in September of the previous year ($P < 0.05$, $r = -0.22$) and in June of the current year ($P < 0.05$, $r = -0.21$) harmed radial growth, while temperature in November of the previous year ($P < 0.05$, $r = 0.31$) had a positive effect at site A. No significant influence ($P > 0.05$) of monthly temperature on beech growth was observed at site B. Regarding the monthly precipitation amount, only a positive effect on beech growth in the current year was found. Specifically, precipitation in February of the current year ($P < 0.05$, $r = 0.30$) had a positive effect on growth at site A, while precipitation in May of the current year ($P < 0.05$, $r = 0.28$) showed a positive effect at site B.

Growth differences between treatments. In terms of current stem radial growth measured by point dendrometers, the three specific variants were compared (Figure 3). The lowest radial growth throughout 2022 and 2023 was found in the treat-

Table 2. Characteristics of tree-ring chronologies for European beech on the study sites A and B for the time period 1956–2024

Site	No.	Mean *RW* (mm)	SD *RW* (mm)	Mean *RW* min-max (mm)	Age sample (years)	*R*-bar	*EPS*	*SNR*
A	30	2.59	0.91	1.28–4.67	69	0.27	0.90	9.36
B	30	2.25	0.81	0.30–3.74	68	0.30	0.92	10.93

No. – number of trees; mean *RW* – mean ring width; SD *RW* – standard deviation from ring width; mean *RW* min-max – mean ring width range from the smallest to the largest tree; age sample – age range of sampled tree-ring time series; *R*-bar – inter-series correlation; *EPS* – expressed population signal; *SNR* – signal-to-noise ratio

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

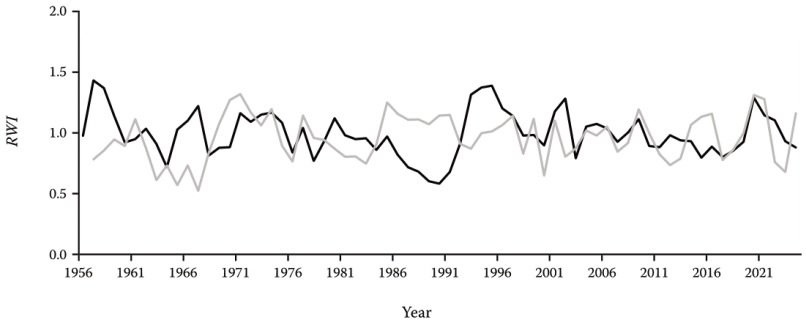


Figure 1. Standardised ring-width index (*RWI*) of European beech after age detrending on the study site A (black) and B (grey)

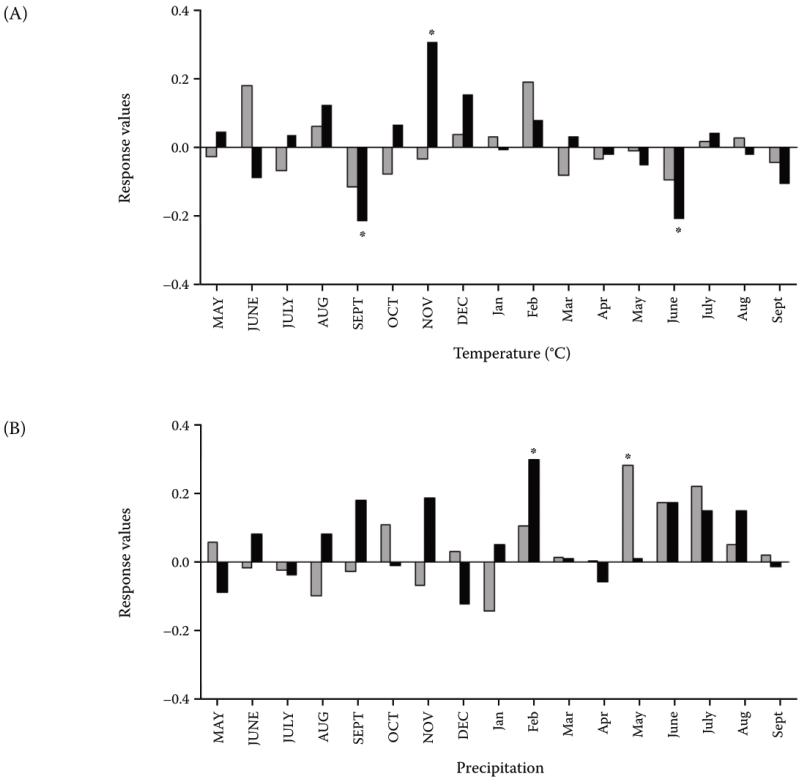


Figure 2. The values of response coefficients for European beech *RWI* chronology with (A) the monthly temperature and (B) monthly precipitation from May of the relative preceding year (in capitals) to September of the current relative year for the period of 1961–2023 on the study site A (black) and B (grey)

*statistical significance ($P < 0.05$)

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

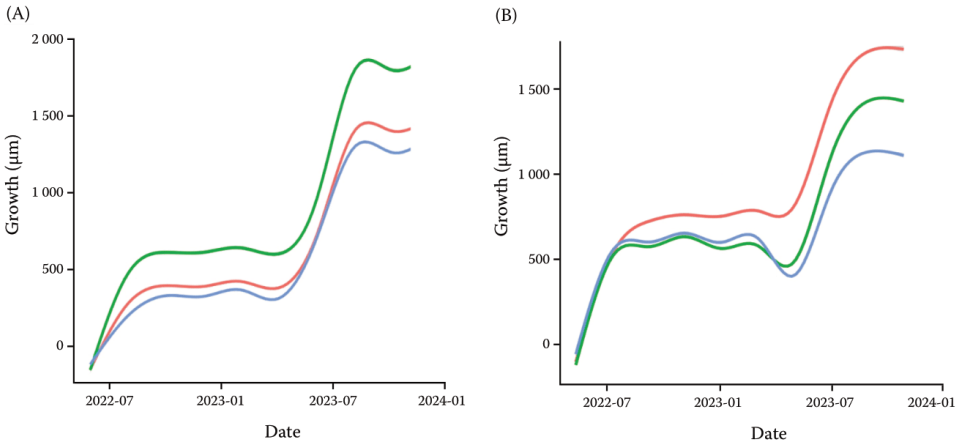


Figure 3. The stem radial growth ('growth') of European beech on the study sites A and B according to three treatments: A water infiltration pit under a culvert mouth (blue), an infiltration pit without a culvert (red) and a control plot without a technical solution (green)

ment involving a water infiltration pit located under a culvert mouth (blue line). In contrast, the highest stem radial growth was observed in the control plot without any technical intervention (green line) at site A, and in the treatment with an infiltration pit without a culvert (red line) at site B. The greatest radial increment occurred in the second week of June, whereas the beech growth typically stagnated between the third and fourth week of September. In terms of *TWD*-induced stem shrinkage and swelling, the largest declines at both sites were observed in the treatment with an infiltration pit without a culvert (red line), particularly in March and April (Figure 4). Conversely, there were no differences between the other two variants (the water infiltration pit under a culvert mouth and the control plot without technical intervention), with the curves overlapping during the monitored period.

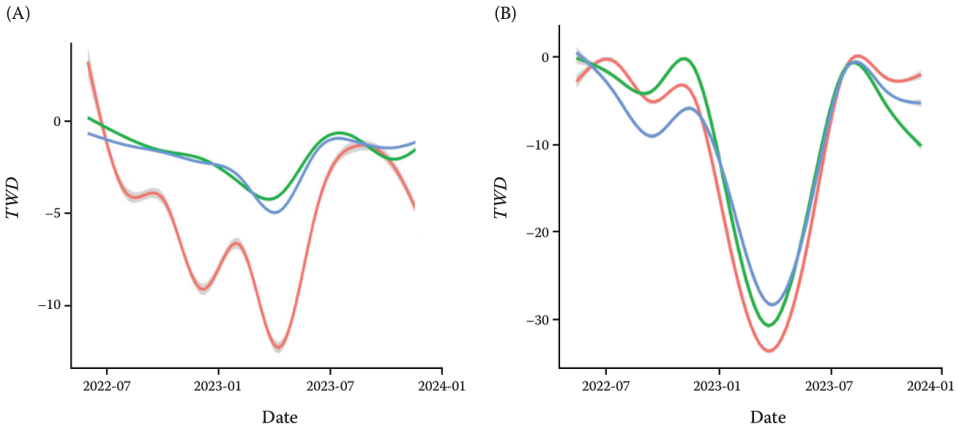


Figure 4. The *TWD* (tree water deficit)-induced shrinking and swelling of the stem of European beech on the study sites A and B according to three treatments: A water infiltration pit under a culvert mouth (blue), an infiltration pit without a culvert (red) and a control plot without a technical solution (green)

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

Sap flow course in infiltration pit with and without culvert mouth. In this experiment with sap flux monitoring across two sites, when each site was subjected to the treatments: (*i*) an infiltration pit with a culvert mount, (*ii*) an infiltration pit within a culvert mount, and (*iii*) a control treatment maximum daily transpiration amount reached up to 120 L per day at site A, whereas a maximum of 90 L per day were reached at site B. Across both sites, the treatment with an infiltration pit within a culvert mount consistently demonstrated lower transpiration rates throughout the entire growing season (Figures 5 and 6). In contrast, the treatment with an infiltration pit and a culvert mount showed varying results, with initially lower transpiration rates during the first half of the growing season, followed by higher transpiration compared to the control in the second half. This increase in transpiration was particularly noticeable in August and September; however, it did not manifest into significant changes in the stem increment, aligning with the findings from dendrometer measurements.

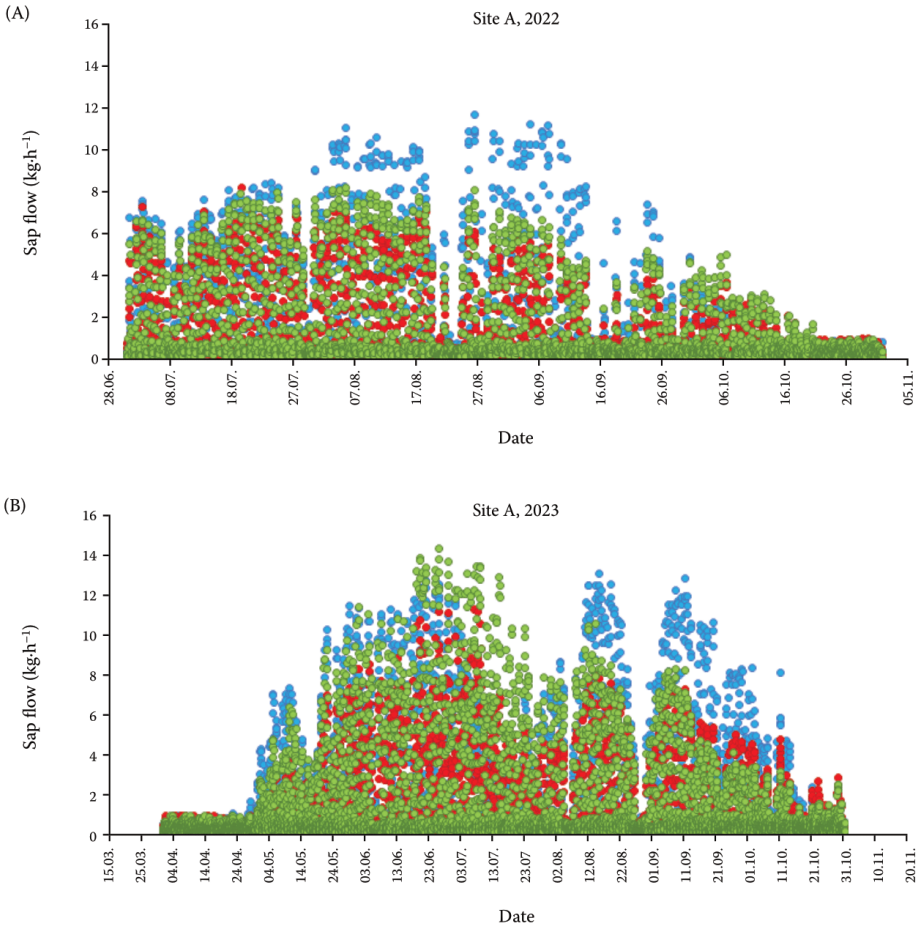


Figure 5. Course of sap flow over 2022 and 2023 at study site A in the proximity of infiltration pits (blue), in the proximity of infiltration pits without culvert mount (red) and control (green); dots represent the hourly means from April to October (delayed start in 2022)

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

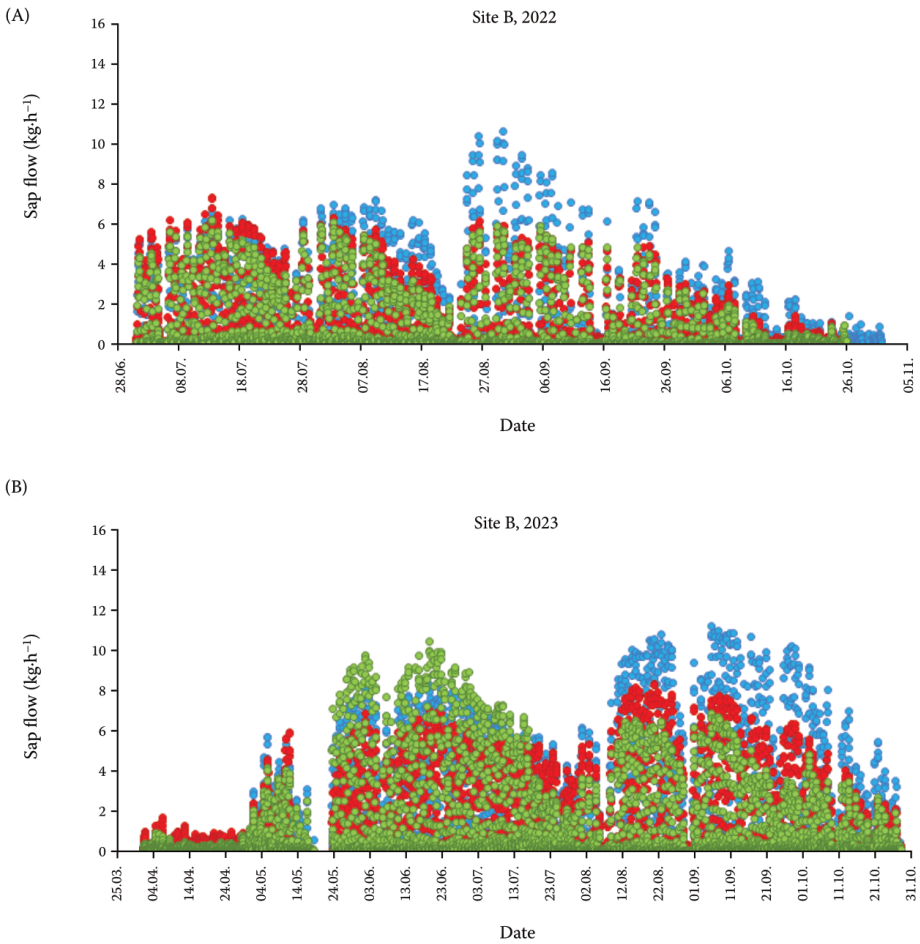


Figure 6. Course of sap flow over 2022 and 2023 at study site B in the proximity of infiltration pits (blue), in the proximity of infiltration pits without culvert mount (red) and control (green); dots represent the hourly means from April to October (delayed start in 2022)

These observations suggest that while late-season transpiration increased, it did not enhance growth, likely due to other limiting factors.

DISCUSSION

The main objective of the study was to determine the effect of three technical water retention treatments (an infiltration pit with a culvert mount, an infiltration pit within a culvert mount, and a control treatment) on the stem radial growth and sap flow rate of European beech in two different sites. In terms of growth, the stem radial increment is affected by many factors, such as silviculture practices and site conditions, and out of these especially altitude, climatic factors and air pollution (Remeš et al. 2015; Bosela et al. 2018; Šimůnek et al. 2020). In our case, the monthly air temperatures strongly affected beech radial growth compared to the sum of precipitation, particularly at the waterlogged

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

site A. Specifically, September air temperatures from the previous year and June temperatures from the current year both negatively affected radial stem growth, whereas November temperatures from the previous year positively influenced growth at site A. Similarly, Vacek et al. (2019a) documented, that climatic factors in September of the previous year and from July to August of the current year had a significant effect on radial growth at similar elevations. In contrast, no significant relationship between monthly temperatures and beech growth was observed at acid site B. As for precipitation, a positive effect on beech growth was detected only in the current year. At site A, February precipitation increased growth, while at site B, May precipitation had a similar positive effect. In Germany, drought in the period June–August is the most prominent factor limiting growth in middle altitude (Van der Maaten 2012). In general, the limiting factor in the lowlands is drought (lack of precipitations), and with increasing altitude, the positive effect of air temperatures increases, not only for beech (Mäkinen et al. 2002; Králíček et al. 2017; Vacek et al. 2022).

This study evaluated the influence of various water management treatments on beech tree radial growth and water-induced stem changes over two years. Results show that the control plot, which had no interventions, demonstrated the highest radial growth of beech trees at site A. This aligns with findings that minimal disturbance often promotes natural moisture dynamics and root health (Tegel et al. 2014; Scharnweber et al. 2019). Conversely, the lowest growth occurred in the plot with a water infiltration pit beneath a culvert, suggesting possible disruption of soil and root zones that may limit effective water uptake. Radial growth peaked in early June and typically ceased by late September, consistent with the seasonal growth patterns of deciduous species driven by temperature and photoperiod changes. The months most critical for cambium formation and annual ring growth, influenced by climatic factors, are generally June and July (Mäkinen et al. 2003; Van der Maaten 2012; Giagli et al. 2023). It also fully coincides with the leaf area index (LAI) development, which reaches its maximum values in mid-June and persists until mid-September. After this period, the LAI begins to decrease because of the beginning of leaf fall (Černý et al. 2019, 2020). Interestingly, substantial stem shrinkage, particularly in March and April, was observed mainly in the treatment with an infiltration pit without a culvert, indicating early-season water availability but heightened stress during dry periods. This effect echoes findings by Brunner et al. (2015) on how soil moisture interventions can both benefit and challenge trees under varying conditions. Minimal differences in shrinkage between the control and culvert treatments, with overlapping growth curves, suggest similar moisture conditions throughout the season. These findings underscore the complex effects that water management techniques can have on forest growth dynamics, highlighting the need for further research into their ecological implications. However, no significant differences in growth or *TWD* were found between the variants.

The relationship between precipitation and sap flow is complex, yet the response of sap flow to precipitation is notably rapid. As Weithmann et al. (2022) observed, beech transpiration adjusts to available precipitation. The increased transpiration observed in treatments with culvert mounts at both sites during August likely resulted from enhanced soil water availability following elevated precipitation events at the end of July, particularly in site B where rainfall was almost double the long-term mean. However, treatments within culvert mounts consistently showed lower transpiration rates across both sites throughout the study period, indicating that this infrastructure configuration may harm plant water use. This pattern aligns with findings by Pretzsch et al. (2018), who highlighted that altered soil water distribution can lead to significant changes in tree water uptake dynamics and forest growth. Nevertheless, the increase in transpiration during August and September might suggest root growth into the infiltration space, which could be beneficial for trees adjacent to this facility. This adaptive response could also indicate long-term advantages in terms of access to deeper water reserves. Studies emphasise the importance of sustained soil water availability for maximising forest ecosystem resilience under changing climatic conditions (Leuschner, Ellenberg 2021). This suppressed transpiration in within-culvert treatments suggests possible root zone limitations or altered soil moisture dynamics created by the infiltration pit that inhibit optimal plant water uptake, despite the presence of adequate soil moisture as evidenced by the precipitation patterns.

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

This study is limited to two forest sites within Czechia and focuses on only one tree species, European beech, which constrains the generalizability of the findings. Additionally, a longer-term study would be necessary to capture the full impacts of technical water retention measures on radial growth, vitality, sap flow, and photosynthesis or respiration processes over varying climate conditions (Lindenmayer et al. 2012). Future research should expand to multiple species and sites, and assess broader physiological responses beyond radial growth, examining stand- and ecosystem-level changes in response to water retention measures and their interaction with climate stressors.

CONCLUSION

This experiment compared radial growth and sap flow rates of sampled trees at two different sites with three different technical measure treatments: (*i*) infiltration pit with culvert mouth, (*ii*) infiltration pit without culvert, and (*iii*) control. The maximum daily transpiration rates were 120 L and 90 L per day for sites with higher and lower precipitation, respectively. Treatments with infiltration pits under a culvert mouth consistently showed lower transpiration rates throughout the growing season, while treatments with infiltration pits without a culvert demonstrated notable seasonal stem shrinkage and swelling, especially in early spring. The variable transpiration rates observed in treatments with a culvert mouth showed increased values in August and September, yet this did not correspond with increased radial growth. In the context of radial growth, no significant differences were found between the treatments. However, it is important to note that due to the low number of sampled trees per treatment for transpiration measurements, these results should be considered preliminary. Moreover, the study's findings highlight differences in water availability between the two sites: Site A, characterised by high annual precipitation and heterogeneous soil with hydromorphic soil types, contrasts with site B, which has approximately 25% less annual precipitation and 20% less precipitation during the growing season, coupled with a homogeneous cambisol soil type with lower clay content. While the study observed limited or short-term effects of the treatments on radial growth and physiological processes, the effectiveness of these costly technical measures for improving water infiltration or soil moisture conditions remains inconclusive, particularly when comparing water-limited (site B) to water-unlimited (site A) environments. The high costs of implementing water retention measures were noted; however, the specific costs of individual technical measures were not provided in this study, leaving room for speculation about their economic feasibility. Despite these limitations, the findings suggest that infiltration pits may offer localised benefits but do not substantially enhance the resilience of European beech forests to climatic challenges in the observed settings. As resilience to drought or water limitation was not directly evaluated, conclusions regarding this aspect should be treated with caution. Further research with a larger sample size and a detailed cost-benefit analysis is recommended to determine whether such measures can effectively support water-limited beech forests.

REFERENCES

Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H.T., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.H., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N. (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.

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.

Basile S., Stříbrská B., Kalyniukova A., Hradecký J., Synek J., Gershenzon J., Jirošová A. (2024): Physiological and biochemical changes of *Picea abies* (L.) during acute drought stress and their correlation with susceptibility to *Ips typographus* (L.) and *I. duplicatus* (Sahlberg). Frontiers in Forests and Global Change, 7: 1436110.

Bílek L., Remeš J., Zahradník D. (2009): Natural regeneration of senescent even-aged beech (*Fagus sylvatica* L.) stands under the conditions of central Bohemia. Journal of Forest Science, 55: 145–155.

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.

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-

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

occurring beech and fir trees across Europe. Science of the Total Environment, 615: 1460–1469.

Bouriaud O., Bréda N., Dupouey J.L., Granier A. (2005): Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. Canadian Journal of Forest Research, 35: 2920–2933.

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

Brunner I., Herzog C., Dawes M.A., Arend M., Sperisen C. (2015): How tree roots respond to drought. Frontiers in Plant Science, 6: 547.

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., Zang C., Pucha-Cofrep D., Wernicke J. (2018a): An Introduction to dplR. Vienna, R Foundation for Statistical Computing: 16.

Bunn A., Mikko K., Biondi F., Campelo F., Merian P., Qeadan F., Zang C., Pucha-Cofrep D., Wernicke J. (2018b): Dendrochronology Program Library in R. R Package Version 1.6.8. Vienna, R Foundation for Statistical Computing.

Čermák J., Kučera J., Nadezhdina N. (2004): Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. Trees, 18: 529–546.

Černý J., Pokorný R., Haninec P., Bednář P. (2019): Leaf area index estimation using three distinct methods in pure deciduous stands. Journal of Visualized Experiments, 150: e59757.

Černý J., Haninec P., Pokorný R. (2020): Leaf area index estimated by direct, semi-direct, and indirect methods in European beech and sycamore maple stands. Journal of Forestry Research, 31: 827–836.

Černý J., Špulák O., Sýkora P., Novosadová K., Kadlec J., Kománek M. (2024): The significance of European beech in Central Europe in the period of climate change: An overview of current knowledge. Reports of Forestry Research/Zprávy lesnického výzkumu, 69: 74–88. (in Czech)

Chang H.K., Tan Y.C., Lai J.S., Pan T.Y., Liu T.M., Tung C.P. (2013): Improvement of a drainage system for flood management with assessment of the potential effects of climate change. Hydrological Sciences Journal, 58: 1581–1597.

Chen Z., Li S., Wan X., Liu S. (2022): Strategies of tree species to adapt to drought from leaf stomatal regulation and stem embolism resistance to root properties. Frontiers in Plant Science, 13: 926535.

CHMI (2024): Měsíční a roční data dle zákona 123/1998 Sb. Prague, Czech Hydrometeorological Institute. Available at: https://www.chmi.cz/historicka-data/pocasi/mesicni-data/mesicni-data-dle-z.-123-1998-Sb (in Czech)

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. New York, Columbia University: 97–162.

D'Amato A.W., Bradford J.B., Fraver S., Palik B.J. (2011): Forest management for mitigation and adaptation to climate change: Insights from long-term silviculture experiments. Forest Ecology and Management, 262: 803–816.

Del Río M., Pretzsch H., Ruiz-Peinado R., Jactel H., Coll L., Löf M., Aldea J., Ammer C., Avdagić A., Barbeito I. et al. (2022): Emerging stability of forest productivity by mixing two species buffers temperature destabilizing effect. Journal of Applied Ecology, 59: 2730–2741.

Ellison D., Morris C.E., Locatelli B., Sheil D., Cohen J., Murdiyarso D., Gutierrez V., Noordwijk M., Creed I.F., Pokorny J., Gaveau D., Spracklen D.V., Tobella A.B., Ilstedt U., Teuling A.J., Gebrehiwot S.G., Sands D.C., Muys B., Verbist B., Springgay E., Sugandi Y., Sullivan C.A. (2017): Trees, forests and water: Cool insights for a hot world. Global Environmental Change, 43: 51–61.

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

Giagli K., Vavrčík H., Tsalagkas D., Černý J., Leugner J., Hacurová J., Gryc V. (2023): Effect of different stand densities on xylem and phloem formation in Norway spruce plantations. IAWA Journal, 45: 227–242.

Kalantari Z., Folkeson L. (2013): Road drainage in Sweden: Current practice and suggestions for adaptation to climate change. Journal of Infrastructure Systems, 19: 147–156.

Keenan R.J. (2015): Climate change impacts and adaptation in forest management: A review. Annals of Forest Science, 72: 145–167.

Kraft G. (1884): Beiträge zur Lehre von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. Hannover, Klindworth: 148. (in German)

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: 119–137.

Kupec P., Deutscher J., Hemr O., Zlatuška K., Čech P. (2023): Functionality of infiltration pits on forest transportation network. Reports of Forestry Research/Zprávy lesnického výzkumu, 68: 116–125. (in Czech)

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

Leuschner C. (2020): Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.)—A review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 47: 125576.

Leuschner C., Ellenberg H. (2021): Ecology of Central European Forests: Vegetation, Environment, and Management. Cham, Springer: 972.

Lindenmayer D.B., Likens G.E., Andersen A., Bowman D., Bull C.M., Burns E., Dickman C.R., Hoffmann A.A., Keith D.A., Liddell M.J., Lowe A.J., Metcalfe D.J., Phinn S.R., Russell-Smith J., Thurgate N., Wardle G.M. (2012): Value of long-term ecological studies. Austral Ecology, 37: 745–757.

Lindner M., Fitzgerald J.B., Zimmermann N.E., Reyer C., Delzon S., van Der Maaten E., Schelhaas M.J., Lasch P., Eggers J., Maaten-Theunissen M., Suckow F., Psomas A., Poulter B., Hanewinkel M. (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.

Mäkinen H., Nöjd P., Kahle H.P., Neumann U., Tveite B., Mielikäinen K., Röhle H., Spiecker H. (2002): Radial growth variation of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe. Forest Ecology and Management, 171: 243–259.

Mäkinen H., Nöjd P., Saranpää P. (2003): Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. Tree Physiology, 23: 959–968.

Martinez del Castillo E., Zang C.S., Buras A., Hacket-Pain A., Esper J., Serrano-Notivoli R., Hartl C., Weigel R., Klesse S., de Dios V.R., Scharnweber T. et al. (2022): Climate-change-driven growth decline of European beech forests. Communications Biology, 5: 163.

Matula R., Knířová S., Vítámvás J., Šrámek M., Knížr T., Ulbrichová I., Svoboda M., Plichta R. (2023): Shifts in intra-annual growth dynamics drive a decline in productivity of temperate trees in Central European forest under warmer climate. Science of the Total Environment, 905: 166906.

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., Biber P. (2018): Drought can favour the growth of small in relation to tall trees in mature stands of Norway spruce and European beech. Forest Ecosystems, 5: 1–19.

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

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.

Scharnweber T., Manthey M., Criegee C., Bauwe A., Schröder C., Wilmking M. (2019): Drought matters: Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. Forest Ecology and Management, 262: 947–961.

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.

Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M., Vacchiano G., Wild J., Ascoli D., Petr M., Honkaniemi J., Lexer M.J., Trotsiuk V., Mairota P., Svoboda M., Fabrika M., Nagel T.A., Reyer C.P.O. (2017): Forest disturbances under climate change. Nature Climate Change, 7: 395–402.

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.

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.

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.

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

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

https://doi.org/10.17221/92/2024-JFS

Tegel W., Seim A., Hakelberg D., Hoffmann S., Panev M., Westphal T., Büntgen U. (2014): A recent growth increase of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Mediterranean distribution limit contradicts drought stress. European Journal of Forest Research, 133: 61–71.

Vacek S., Prokůpková A., Vacek Z., Bulušek D., Šimůnek V., Králíček I., Prausová R., Hájek V. (2019a): 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., Slanař J., Bílek L., Bulušek D., Štefančík I., Králíček I., Vančura K. (2019b): Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: From resistance to close-to-nature silviculture. Central European Forestry Journal, 65: 129–144.

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

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.

Vacek Z., Vacek S., Cukor J., Bulušek D., Slávik M., Lukáčik I., Štefančík I., Sitková Z., Eşen D., Ripullone F., Yildiz O., Sarginci M., D'Andrea G., Weatherall A., Šimůnek V., Hájek V., Králíček I., Prausová P., Bieniasz A., Prokůpková A., Putalová T. (2022): Dendrochronological data from twelve countries proved definite growth response of black alder [*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.] to climate courses across its distribution range. Central European Forestry Journal, 68: 139–153.

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.

Valtera M., Schaetzl R.J. (2017): Pit-mound microrelief in forest soils: Review of implications for water retention and hydrologic modelling. Forest Ecology and Management, 393: 40–51.

Van der Maaten E. (2012): Climate sensitivity of radial growth in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different aspects in southwestern Germany. Trees, 26: 777–788.

Venäläinen A., Lehtonen I., Laapas M., Ruosteenoja K., Tikkanen O.P., Viiri H., Ikonen V.P., Peltola H. (2020): Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: A literature review. Global Change Biology, 26: 4178–4196.

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

Vospernik S., Heym M., Pretzsch H., Pach M., Steckel M., Aldea J., Brazaitis G., Bravo-Oviedo A., Del Rio M., Löf M., Pardos M., Bielak K., Bravo F., Coll L., Černý J., Droessler L., Ehbrecht M., Jansons A., Korboulewsky N., Jourdan M., Nord-Larsen T., Nothdurft A., Ruiz-Peinado R., Ponette Q., Sitko R., Svoboda M., Wolff B. (2023): Tree species growth response to climate in mixtures of *Quercus robur*/*Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* across Europe – A dynamic, sensitive equilibrium. Forest Ecology and Management, 530: 120753.

Weithmann G., Paligi S.S., Schuldt B., Leuschner C. (2022): Branch xylem vascular adjustments in European beech in response to decreasing water availability across a precipitation gradient. Tree Physiology, 42: 2224–2238.

Zweifel R. (2016): Radial stem variations – A source of tree physiological information not fully exploited yet. Plant, Cell & Environment, 39: 231–232.

Zweifel R., Zimmermann L., Newbery D.M. (2005): Modeling tree water deficit from microclimate: An approach to quantifying drought stress. Tree Physiology, 25: 147–156.

Received: November 8, 2024
Accepted: December 17, 2024
Published online: March 27, 2025

5.5 Different Management Strategies for Sustainability of European Beech Forests under Game Pressure and Climate Change in Czechia Mountains.

5. Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J., Šimůnek, V., Gallo, J. (2025): Different Management Strategies for Sustainability of European Beech Forests under Game Pressure and Climate Change in Czechia Mountains. Journal of Forest Science,

Abstrakt

Buk lesní představuje klíčovou dřevinu středoevropských lesů, která díky své stínomilnosti, vysoké kvalitě dřeva a schopnosti efektivně využívat růstový prostor významně ovlivňuje strukturu, biodiverzitu i produkční potenciál lesních ekosystémů. Prosperita buku je však v posledních desetiletích stále více ovlivňována klimatickými změnami, zejména nedostatkem srážek a zvyšující se teplotou, ale i způsoby hospodaření. Tato publikace hodnotí vliv tří způsobů hospodaření – holosečného, podrostního a výběrného na udržitelnost bukových lesů v oblasti Krušných hor (462–752 m n. m.) v kontextu klimatické změny a tlaku spárkaté zvěře. Cílem bylo posoudit vliv různých druhů hospodaření na produkční potenciál, strukturu přirozené obnovy, biodiverzitu a růstové odezvy buku na klimatické změny. Výzkum byl realizován na 18 trvalých výzkumných plochách. Analýza radiálního růstu byla provedena na 92 dominantních jedincích buku pomocí dendrochronologických metod. Přirozená obnova byla hodnocena zejména s o ohledem na druhového složení a poškození zvěří.

Z hlediska produkčních charakteristik dosáhly nejvyšší zásoby porosty obhospodařované holosečným způsobem (742 $m^3.ha^{-1}$), následovaný výběrnými způsoby (598 $m^3.ha^{-1}$) a na závěr podrostními způsoby (558 $m^3.ha^{-1}$). Sekvestrace uhlíku se pohybovala od 237 $t.ha^{-1}$ u podrostního způsobu po 316 $t.ha^{-1}$ u holosečného způsobu. Nejvyšší množství stromů byla zaznamenáno ve výběrné variantě (488 stromů.ha^{-1}), zatímco nejnižší u podrostní (141 stromů.ha^{-1}). V oblasti biodiverzity vykazoval výběrný způsob signifikantně nejvyšší hodnoty v osmi z deseti hodnocených indexů diverzity. Celková diverzita porostu byla nejvyšší ve výběrném způsobu (B = 6,34), který se vyznačoval ne stejnověkou strukturou, zatímco podrostní a holosečný způsob vykazovaly monotónní strukturu stromového patra. Hustota přirozené obnovy

dosáhla v průměru 27 420 ks.ha^{-1}, s nejvyššími hodnotami u výběrného způsobu (31 926 ks.ha^{-1}). U všech způsobů hospodaření dominoval buk, se zastoupením 90–94 %. Škody spárkaté zvěře představovaly vážný limitující faktor – nejvyšší poškození bylo zaznamenáno u výběrného způsobu (82,4 % poškozených jedinců), ve srovnání s holosečným (63,6 %) a podrostním způsobem (59,4 %). Dendrochronologická analýza odhalila rozdílnou citlivost na klimatické výkyvy. Nejnižší radiální růst byl zaznamenán u holosečného způsobu (1,11 mm), zatímco u podrostní varianty byl o 18% vyšší a u výběrné o 36,9% vyšší. Měsíční teploty měly větší vliv na radiální růst než srážky. Nejcitlivější na klimatické faktory byl výběrný způsob s nejvyšším počtem stromů, zatímco podrostní způsob vykazoval nejmenší citlivost na klimatické extrémy díky nižší hustotě porostu.

Studie prokázala, že volba hospodaření zásadně ovlivňuje adaptabilitu bukových porostů na klimatickou změnu. Výběrný způsob se ukázal jako nejvhodnější z hlediska biodiverzity a přirozené obnovy, ale vykazoval vysoké poškození zvěří. Podrostní způsob prokázal dobrou odezvu na klimatické extrémy díky nízké hustotě porostu. Holosečný způsob dosáhl aktuálně nejvyššího produkčního potenciálu, ale nejnižší biodiverzity.

Klíčová slova: přirozená obnova, struktura porostu, biodiverzita, radiální růst, škody zvěří, střední Evropa

Different Management Strategies for Sustainability of European Beech Forests under Game Pressure and Climate Change in Czechia Mountains

Zdeněk Fuchs, Zdeněk Vacek, Stanislav Vacek, Jan Cukor, Václav Šimůnek, Josef Gallo

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

Abstract

The success of natural regeneration and forest dynamics is increasingly influenced by climate change, ungulate browsing pressure, and the applied silvicultural system. In mountain regions such as the Ore Mountains (Krušné hory) in Czechia (462–752 m a.s.l.), where historical forest air pollution degradation intersects with current climatic extremes, the implementation of effective silvicultural strategies is essential. This study compares the productive potential, structure of natural regeneration, browsing damage, and the impact of climate change on the growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under three different management systems: clear-cut, shelterwood, and selection systems. Carbon sequestration in aboveground biomass ranged from 237 t ha^{-1} (shelterwood) to 316 t ha^{-1} (clear-cut). The highest number of overstory trees (488 trees ha^{-1}), as well as the greatest density of natural regeneration (31.9 thousand ind. ha^{-1}), was recorded under the selection system, which also exhibited the highest overall species diversity and richness. The lowest browsing pressure was observed in the shelterwood system (59.4% of seedlings damaged), compared to 82.4% in the selection system. Dendrochronological analysis revealed that tree sensitivity to climatic variability increased with stand density, with the selection system showing the strongest response to extreme events, and the shelterwood system the least. The main limiting factors for beech growth were high temperatures during the growing season (particularly in June) and low precipitation in April. This study highlights the urgent need to adapt forest management practices to increasing browsing pressure and the increasing impacts of climate change, such as prolonged drought and extreme temperatures. Choosing an appropriate silvicultural system that supports natural regeneration under partial canopy cover can significantly enhance not only the growth and vitality of beech, but also its resilience to adverse environmental conditions.

Keywords Natural regeneration · Stand structure · Biodiversity · Radial growth · Game damage · Central Europe

1. Introduction

European beech (*Fagus sylvatica* L.) is one of the most important native broadleaved tree species in Europe (Geßler et al., 2007; Fuchs et al., 2024). It often forms monospecific stands and, under optimal silvicultural conditions, can outcompete other co-occurring species through its high shade tolerance (Leuschner & Ellenberg, 2017). However, in recent years, global climate change (GCC)—especially a series of warm and dry summers—has led to visible decline in some areas (Walthert et al., 2021), including significant vitality loss (Langer & Bußkamp, 2023). This decline represents a complex disease syndrome associated with prolonged drought, high temperatures, and intense solar radiation (Tropf et al., 2022; Puchi et al., 2024), manifesting in reduced foliage, loss of fine branches, crown defoliation, and increased susceptibility to fungal and insect attacks (Brück-Dyckhoff et al., 2019; Langer, 2019). Defoliation rates frequently exceeding 50% are increasingly interpreted as evidence of climate-induced stress (BMEL, 2023).

GCC directly affects tree vitality, and consequently forest growth, structure, and architectural complexity (Allen et al., 2010; Vacek et al., 2023). Forest structural complexity encompasses the spatial and architectural patterns of trees and their organs at a given time (Seidel et al., 2020; Seidel & Ammer, 2023). Therefore, forest structure must be modified to better adapt to ongoing GCC (Brang et al., 2014). Given the relatively slow natural pace of adaptation, forest ecosystems are particularly vulnerable to extreme climatic events (Allen et al., 2010). The

decline of European beech poses a significant concern for forestry, as it is currently the most widespread broadleaved species in Europe (Forest Europe, 2020).

One potential way to enhance the resilience of beech-dominated forests to climatic extremes is through structural modifications using targeted silvicultural measures (Mathes et al., 2024). It is widely assumed that structurally rich forests are better adapted to GCC (Vacek et al., 2023). Likewise, Seidel and Ammer (2023) have shown that multi-layered beech stands are more resistant to climatic stress. Positive effects of creating multi-layered beech forests through thinning have also been confirmed by Bošeľa et al. (2016, 2021). Thinning has demonstrated beneficial effects on tree growth, mortality, and vitality (Gebhardt et al., 2014; Sohn et al., 2016a), primarily due to its role in mitigating drought stress for residual trees (Martín-Benito et al., 2010; Sankey & Tatum, 2022), enhancing soil water availability and promoting root development (Sohn et al., 2016b; Gavinet et al., 2019). However, intensive thinning in beech stands may reduce structural differentiation and diminish the buffering capacity of the forest microclimate, thereby increasing vulnerability to temperature and moisture extremes (Ehbrecht et al., 2017; Thom et al., 2020). Such stands are often affected by bark necrosis and crown defoliation (Mathes et al., 2024). In addition to thinning, silvicultural systems (clear-cut, shelterwood, selection) also substantially influence stand structure (Brunet et al., 2010; Brang et al., 2014). In the context of GCC, close-to-nature, continuous cover forestry is considered most appropriate (Poleno et al., 2009; Pokorný, 2018). For instance, Dobrovolný (2018) recommends integrating elements from both selection and clear-cut systems, aligning with the Dauerwald concept introduced by Möller (1922).

Forest productivity and stability under GCC largely depend on trees species composition, site conditions, and stand age (Rotzer et al., 2010; Vangi et al., 2024a, 2024b), all of which are shaped by historical and current forest management. According to Collalti et al. (2018) and Dalmonech et al. (2022), monospecific stands in Europe may no longer sustain current rates of carbon sequestration and biomass production under GCC when managed conventionally. However, the same studies indicate that active forest management still enables greater biomass accumulation than unmanaged, natural succession forests (Saponaro et al., 2025). Ecologically based active forest management is thus becoming a crucial strategy for mitigating climate warming impacts, maintaining current levels of primary productivity, preserving or adjusting species composition, and promoting more resilient and productive species (Nole et al., 2015; Vacek et al., 2023; Vangi et al., 2024b).

In submontane and montane zones, natural regeneration is often heavily impaired by browsing damage from ungulates (Vacek et al., 2018; Cukor et al., 2019; Prokůpková et al., 2020; Vacek et al., 2020a; Fuchs et al., 2021; Brabec et al., 2024). Terminal bud browsing has particularly negative effects on growth (Schulze et al., 2014), limiting height increment, vitality, and the long-term survival of seedlings (Ammer, 1996; Vacek et al., 2014). Species-selective browsing by ungulates often alters tree species composition, especially to the detriment of palatable admixed broadleaved species and silver fir (*Abies alba* Mill.) (Motta, 2003; Konôpka & Pajtík, 2015; Vacek et al., 2015a; Slanař et al., 2017). Both human activity and game pressure reduce tree species diversity, resulting in a simplified canopy structure (Poleno et al., 2009), which in turn affects the stability and vitality of the forest ecosystem. Heterogeneous ecosystems tend to show greater productivity in later successional stages compared to monocultures (Pretzsch et al., 2010; Dănescu et al., 2016; Zeller & Pretzsch, 2019). Moreover, mixed and structurally rich forests are more resilient to GCC, including increased mean annual temperatures, irregular precipitation patterns, and more frequent climatic extremes (Pretzsch et al., 2013; Seidl, 2017; Ammer, 2019; Vacek et al., 2020b, 2023).

The aim of this research is to assess the effect of different silvicultural systems (clear-cut, shelterwood, and selection) in beech forests of the Ore Mountains (Czechia) on their adaptability to GCC, with emphasis on: (i) the productive potential and carbon sequestration of the overstory, (ii) the structure and diversity of the tree layer, (iii) the quantitative and qualitative parameters of natural regeneration in relation to browsing damage, and (iv) the radial growth of beech and its sensitivity to climatic variables.

2. Material and Methods

2.1. Study area

The study area consisted of 18 forest stands located in the Ore Mountains (Krušné hory), at elevations ranging from 462 to 751 m a.s.l. in Czechia (**Fig. 1**). The mean air temperature was approximately 5.9 °C, with an average annual precipitation total of 780 mm. The highest average temperature occurred in July (15.2 °C), while the lowest was recorded in January (−3.4 °C). Monthly precipitation ranged from a minimum of 49 mm in February to a maximum of 87 mm in June (based on data from the Czech Hydrometeorological Institute, 1961–2023). The study area falls within a humid continental climate zone

(Dfb), characterized by warm to hot, humid summers and cold to severely cold winters, according to the Köppen climate classification (Köppen, 1931). The prevailing soil type was modal Cambisol, with a geological bedrock composed mainly of crystalline schists and granites. The slope gradient ranged from 9° to 31°.

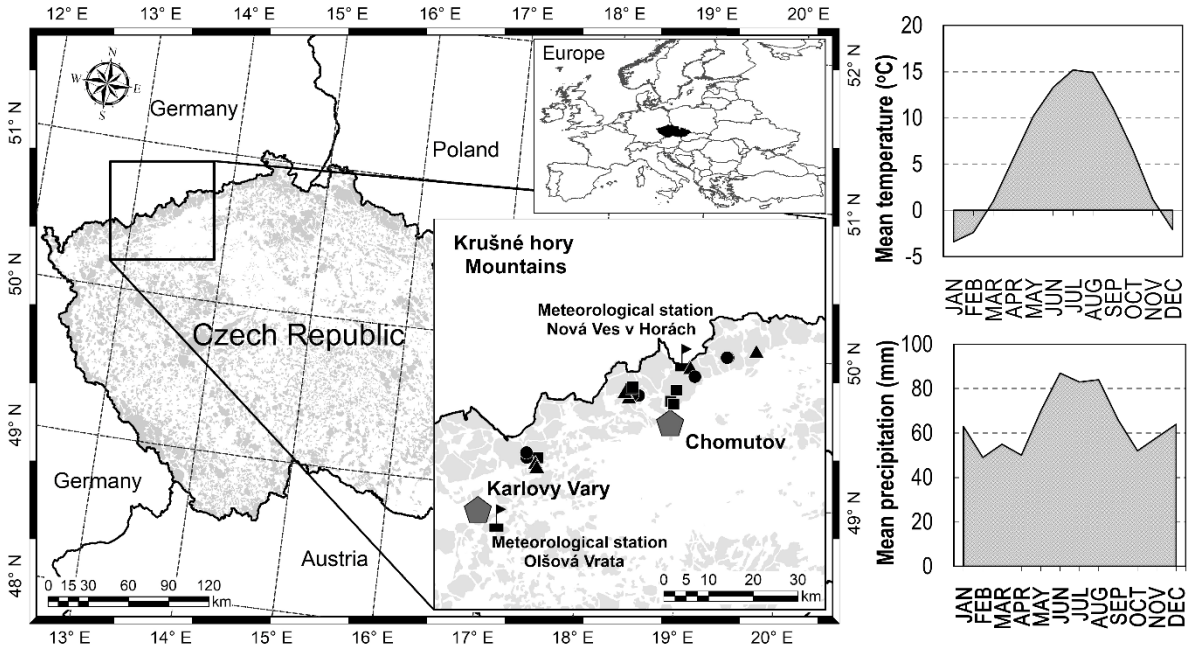


Fig. 1. Localization of 18 European beech stands on experimental plots in the Krušné hory Mts., with three distinctly applied silvicultural systems (▲clear-cut, ■shelterwood, ●selection), and mean monthly climatic values (1961–2023).

The studied forest stands, dominated by European beech with a share exceeding 90%, ranged in age from 121 to 221 years and had stand densities (stocking levels) between 4 and 10. In terms of forest management, the dataset included six permanent research plots managed under the selection system, six plots under the shelterwood system, and six plots representing homogeneous stand structure under clear-cut management. Other tree species occurring in the upper canopy layer with a combined share of up to 10% included Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.], silver birch (*Betula pendula* Roth.), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.], Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), European ash (*Fraxinus excelsior* L.), and European larch (*Larix decidua* Mill.). From a typological perspective, the study sites were classified within the Trophicum series (*Eutrophica*, *Mesotrophica*, and *Fastigiosa-lapidosa mesotrophica* categories), the *Acidophilum* series (*Acidophila* category), and the *Acerosa* series (*Acerosa lapidosa* category) (Viewegh et al. 2003). Further information on the permanent research plots (PRPs) and forest stands is provided in **Tab. 1**.

Tab. 1. Overview of basic site and stand parameters of permanent research plots 1–18 in Krušné hory Mts. according to Forest Management Plan.

PRP	GPS coordinates	Forest Management	Altitude (m n. m.)	Expo-sure	Slope (°)	Forest site type	Stand volume (m^3 ha^{-1})	Age (y)	Stoc-king

1	50°30'08"N, 13°19'30"E	Clear-cut	523	E	17	5F	260	134	8
2	50°21'40"N, 13°03'05"E	Clear-cut	738	SW	11	5B	485	121	7
3	50°21'30"N, 13°02'52"E	Clear-cut	655	SW	19	5A	486	130	5
4	50°30'02"N, 13°19'01"E	Clear-cut	651	S	15	5K	493	123	10
5	50°34'49"N, 13°30'00"E	Clear-cut	730	SW	15	5K	368	172	9
6	50°36'37"N, 13°35'56"E	Clear-cut	462	W	12	3K	269	221	5
7	50°21'45"N, 13°03'20"E	Shelterwood	731	NE	17	5A	449	131	7
8	50°21'42"N, 13°03'25"E	Shelterwood	725	E	19	5A	449	131	6
9	50°31'01"N, 13°18'23"E	Shelterwood	594	SW	18	5B	441	130	5
10	50°31'37"N, 13°17'41"E	Shelterwood	751	SW	9	6K	326	157	7
11	50°35'49"N, 13°30'04"E	Shelterwood	680	SW	10	6S	387	184	6
12	50°37'38"N, 13°40'12E	Shelterwood	523	E	25	4F	310	174	4
13	50°21'34"N, 13°02'47"E	Selection	672	SW	12	5A	429	177	8
14	50°30'51"N, 13°24'42"E	Selection	501	W	17	3S	159	175	4
15	50°30'48"N, 13°24'43"E	Selection	504	W	22	3S	159	175	4
16	50°31'40"N, 13°25'38"E	Selection	556	N	12	3K	179	145	5
17	50°31'22"N, 13°18'32"E	Selection	752	E	31	6S	224	221	5
18	50°31'25"N, 13°18'32"E	Selection	735	E	31	6S	224	221	5

Notes: 3S - Nutrient-medium Beech site (*Fagetum mesotrophicum*), 3K - Acidic Oak-Beech site (*Querceto-Fagetum acidophilum*), 4F - Slope-stony Beech site (*Fagetum lapidosum mesotrophicum)*, 5K - Acidic Fir-Beech site (*Abieto-Fagetum acidophilum*), 5F - Slope-stony Fir-Beech site (*Abieto-Fagetum lapidosum mesotrophicum*), 5A - Stony-colluvial Sycamore-Beech site (*Acereto-Fagetum lapidosum*), 5B - Nutrient-rich Fir-Beech site (*Abieto-Fagetum eutrophicum*), 6S – Nutrient-medium Spruce-Beech site (*Piceeto-Fagetum mesotrophicum*), 6K - Acidic Spruce-Beech (*Piceeto-Fagetum acidophilum*) (Viewegh et al. 2003)

2.2. Data collection

To assess the structure and productivity of the tree layer, one PRP measuring 25 × 25 m (625 m²) was established in each of the 18 forest stands in 2022. FieldMap technology (IFER, Czechia) recorded positions of all individual trees with diameter at breast height (dbh) ≥ 4 cm, and their crown projection was measured in four directions. 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 live crown base with a Vertex laser hypsometer (Haglöf, Sweden) with an accuracy of 0.1 m.

For the analysis of radial growth, core samples of European beech 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 forest management, 36 core samples from the pre-dominant and 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 with a registration value of dbh over 30 cm. Six beech core samples were taken from each PRP (108 samples total, 92 samples analyzed). 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).

To quantify the quantitative and qualitative parameters of natural regeneration, five experimental square plots measuring 3 × 3 m (totaling 45 m²) were randomly established within each PRP using coordinate-based RNG. In total, natural regeneration was measured on 90 experimental plots. On each plot, individual seedlings ranging from 10 cm in height up to a dbh ≤ 7 cm were measured. Additionally, the following data were recorded for each individual: number of recruits, tree species, height, silvicultural quality (assessed only for individuals taller than 1 m on a scale from 1 to 4), browsing status (old, new, repeated, no damage), and type of damage (terminal, lateral, both, or none). Height was measured using a measuring rod to the nearest centimeter.

The evaluation of the silvicultural quality of recruits was performed according to the following scale:

1. a straight vital individual without forking showing good height growth and representing the future basic element of the stand,
2. a slightly curved individual or individual with slight branching, which, if necessary, can still replace an individual with quality 1, good growth again,
3. a crooked branched individual unsuitable for future growth from the silvicultural point of view, shows irregular or poor growth,
4. a severely deformed or highly forked individual showing minimal to zero growth or dying individual with the typical “bonsai appearance”.

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, 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 volume of trees was calculated by the volume equations published in Petráš and Pajtík (1991). Crown closure (CC; Crookston and Stage, 1999), and the relative stand density index (SDi; 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 beech 1,050 trees; Halaj, 1987].

In terms of species diversity, indices of species richness (Margalef 1958), species heterogeneity (Shannon 1948) and species evenness (Pielou 1975) were calculated for each PRPs for natural regeneration and tree layer (Table 2). The vertical structure was evaluated according to the Gini index (Gini, 1921) for natural regeneration and according to Arten-profile index (Pretzsch, 2006) and vertical diversity (Jaehne, Dohrenbusch, 1997) for tree layer. Horizontal structure of the trees on PRPs was calculated the aggregation index (Clark, Evans, 1954). Structural diversity was also evaluated based on the structural differentiation of the stand using the indices of diameter and height differentiation (Füldner, 1995) and crown differentiation (Jaehne, Dohrenbusch, 1997). Last but not least, the stand diversity index was calculated in terms of complex biodiversity (Jaehne, 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. The equations of diversity indices are given in Vacek et al. (2020).

Tab. 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	Aggregation index	*R* (C&Ei)	Clark and Evans, (1954)	mean value *R* = 1; aggregation *R* < 1; regularity *R* > 1
Vertical structure	Arten-profile index	*A* (Pri)	Pretzsch (2006)	range 0-1; balanced vertical structure *A* < 0.3; selection forest *A* > 0.9
	Vertical div.	*S* (J&Di)	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)	Füldner (1995)	range 0-1; low *TM* < 0.3; very high differentiation *TM* > 0.7
	Height dif.	TM_h (Fi)		
	Crown dif.	*K* (J&Di)	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&Di)	Jaehne and Dohrenbusch (1997)	monotonous structure *B* < 4; uneven structure *B* = 6–8; very diverse structure *B* > 9

Dendrochronological data were processed in R software (Team R Core, USA) using the “dplr” package (Zang et al. 2018). Detrending of each tree was performed by negative exponential detrending with an inserted spline of 1/3 of the age of each tree using dplr instructions (Bunn and Mikko 2018). Such detrending removes the age trend while maintaining low-frequency climate signals (Cook et al. 1990; Shumilov et al. 2011). The expressed population signal (EPS) was calculated for the detrended data. The EPS represents the reliability of a chronology as a fraction of the joint variance of the theoretical infinite tree population. The limit for using the data for comparison in relation to the climatic data was a significant EPS threshold so that EPS > 0.85 (Bunn and Mikko 2018). We also calculated the signal to noise ratio (SNR) that represents the signal strength of chronology (Fritts 1976). The analysis of negative pointer years was carried out as shown in 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 (Schweingrub et al. 1990). The occurrence of the negative year was proved if a strong reduction in increment occurred in at least 20% of the trees on the plot.

Excel software (Microsoft, USA) was used for basic the creation of graphs of species composition and diameter and height distribution. Statistica 13 (Tibco, USA) was used for statistical analyses. 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. Fluctuations in beech radial growth, in terms of the management 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. The calculation was performed with the “Single Fourier (Spectral) Analysis” function, using the output “Periodogram” plot by “Period”.

3. Results

3.1. Stand structure and production potential

Significant differences in the assessed dendrometric parameters were found among the three silvicultural systems, specifically in dbh, tree height, mean stem volume, stem density, crown closure, and SDI (Table 3). The most significant difference ($p < 0.001$) was observed in the number of trees per hectare, with the highest density recorded in the selection system (488 trees ha^{-1}), followed by the clear-cut system (253 trees ha^{-1}), and the lowest in the shelterwood system (141 trees ha^{-1}). Average tree

height of the overstory also differed significantly ($p < 0.001$), with the tallest trees found in the shelterwood system (27.0 m), followed by clear-cut stands (25.3 m), and the shortest in the selection system (14.7 m). Similarly, the highest mean dbh was observed in the shelterwood variant (60.9 cm), while the lowest was in the selection system (37.5 cm). No statistically significant differences ($p > 0.05$) were detected in basal area or stand volume among the management types. The highest basal area was recorded in the clear-cut variant (56.1 m² ha⁻¹), followed by the selection (53.2 m² ha⁻¹) and shelterwood (39.9 m² ha⁻¹) systems. In terms of stand volume, the clear-cut variant had the highest value (742 m³ ha⁻¹), while the shelterwood and selection systems had 24.8% and 19.7% lower volumes, respectively. Biomass and carbon sequestration values reflected the stand volume, with the highest values again observed in the clear-cut system (607 t ha⁻¹ and 316 t C ha⁻¹, respectively). Crown closure and SDI were significantly lower ($p < 0.01–0.05$) in the shelterwood system compared to the other management types.

Tab. 3. Structural and production characteristics of the stand on permanent research plots (average value over all PRPs) differentiated by the forest management variants in 2022; significant ($p < 0.05$) differences between values are indicated by different letters, with the significantly highest values are highlighted in bold, P-values in bold depict statistically significant results.

Variant	**dbh**	**h**	**v**	**N**	**BA**	**V**	**HDR**	**CC**	**SDI**	**BIO**	**C**
	(cm)	(m)	(m^3)	(trees ha^{-1})	(m^2 ha^{-1})	(m^3 ha^{-1})		(%)		(t h^{-1})	(t h^{-1})
Clear-cut	**55.5b**	**25.3b**	3.43ab	253a	56.1a	742a	45.8a	**97.1b**	**0.80b**	607a	316a
Shelterwood	**60.9b**	**27.0b**	**4.28b**	141a	39.9a	558a	45.3a	91.7a	0.54a	454a	237a
Selection	37.5a	14.7a	1.25a	**488b**	53.2a	598a	39.4a	**97.8b**	**0.87b**	497a	259a
Testing for differences [ANOVA – $F_{(2,15)}$; Kruskal-Wallis test – $H_{(2, N = 18)}$]											
Test	**AN**	**KW**	**KW**	**AN**	AN	KW	AN	**KW**	**AN**	KW	KW
P-value	**<0.01**	**<0.001**	**<0.05**	**<0.001**	0.189	0.378	0.246	**<0.01**	**<0.05**	0.367	0.368

Notes: n – number of plots in one variant, 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, HDR – slenderness coefficient, CC – canopy closure, SDI – relative stand density index (stocking), BIO – biomass in dry matter, C_{BIO} – carbon sequestration in biomass

Fig. 2 illustrates distinct diameter structure patterns among the different silvicultural systems. The selection system shows a decreasing exponential trend that closely follows a **Liocourt distribution**, with the highest proportion of trees in the smallest diameter class of 7–15 cm (208 trees ha⁻¹). In contrast, both the clear-cut and shelterwood systems exhibit **Gaussian-shaped diameter distributions**. In the clear-cut system, the dominant diameter class is 47–55 cm (56 trees ha⁻¹), whereas in the shelterwood variant, it is 55–63 cm (29 trees ha⁻¹), where the overall tree density is the lowest. The largest recorded tree, with a dbh of 105.4 cm, was found in the selection system.

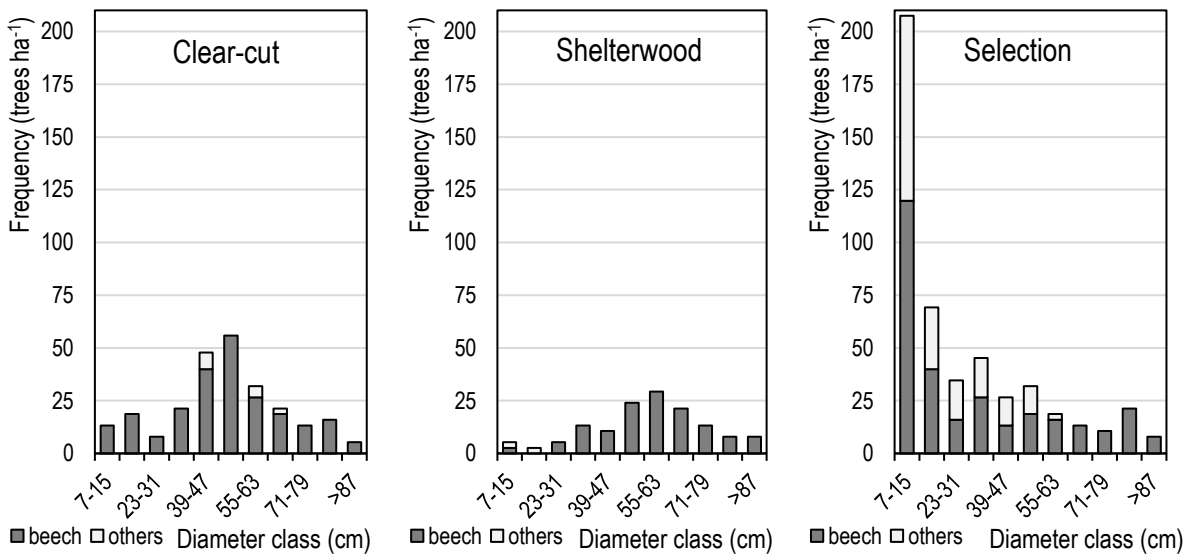


Fig. 2. Diameter structure of forest stands according to forest management variants in the Krušné hory Mts. in 2022.

3.2. Biodiversity of tree layer

Out of ten evaluated indicators of canopy layer diversity, eight showed significantly higher values ($p < 0.01–0.05$) on PRPs managed under the selection system (**Tab. 4**). No significant differences among management variants were found in horizontal structure, which was random in all cases, or in vertical diversity. Species diversity—in terms of richness, evenness, and heterogeneity—was very low under the clear-cut and shelterwood systems, whereas it reached moderate levels under the selection system. Vertical diversity was moderate in the clear-cut and shelterwood systems, while it was high (according to the A index) to very high (according to the S index) under the selection system. A similar pattern was observed in structural differentiation, with the highest diversity recorded in the selection system, followed by the clear-cut and finally the shelterwood variants. In terms of overall stand diversity, the canopy structure was monotonous under the shelterwood (B = 2.39) and clear-cut systems (B = 3.13). Significantly ($p < 0.01$) the highest composite structural diversity was found in the selection system, which exhibited an uneven-aged and heterogeneous stand structure (B = 6.34).

Tab. 4. Indicators of stand biodiversity on permanent research plots (average value over all PRPs) differentiated by the forest management variants in 2022; 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	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)
Clear-cut	0.09ab	0.07ab	0.16ab	1.04a	0.42a	0.44a	0.27a	0.17a	0.71a	3.13a
Shelterwood	0.03a	0.01a	0.02a	0.95a	0.33a	0.33a	0.23a	0.13a	0.65a	2.39a
Selection	**0.33b**	**0.24b**	**0.45b**	1.11a	0.51a	**0.82b**	**0.40b**	**0.33b**	**1.76b**	**6.34b**
Testing for differences [ANOVA – $F_{(2,15)}$; Kruskal-Wallis test – $H_{(2, N = 18)}$]										
Test	KW	KW	KW	AN	AN	KW	AN	KW	KW	KW
P-value	**<0.05**	**<0.05**	**<0.05**	0.725	0.164	**<0.001**	**<0.01**	**<0.01**	**<0.01**	**<0.01**

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

3.3. Density and diversity of natural regeneration

The average density of natural regeneration across all PRPs reached 27,420 ind. ha⁻¹. A significantly higher mean density ($p < 0.05$) was found under the selection system (31,926 ind. ha⁻¹), whereas the shelterwood variant exhibited a 4,963 ind. ha⁻¹ lower density, and the clear-cut system even 8,556 ind. ha⁻¹ lower (**Tab. 5**). Significant differences were also observed in the average height of regeneration ($p < 0.01$) and browsing damage ($p < 0.05$). The lowest mean regeneration height was recorded in the clear-cutting variant (55 cm), being 16.6% lower under the shelterwood system and 34.5% lower under the clear-cutting system compared to the selection system. No significant differences ($p > 0.05$) were found among management variants in terms of silvicultural quality. Regarding species diversity, a significant difference ($p < 0.05$) was detected only in species heterogeneity, with the highest values found under the selection system.

Table 5. Parameters of natural regeneration on permanent research plots (average value over all PRPs) differentiated by the forest management variants in 2022; 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	h (cm)	N (recruits ha^{-1})	Beech (%)	Quality	Damage (%)	D (Mi)	H´ (Si)	E (Pii)
Clearcut	55a	23 370a	91.1a	2.04a	63.6a	0.01a	0.34ab	0.36a
Shelterwood	70ab	26 963ab	93.8a	2.25a	59.4a	0.01a	0.26a	0.25a
Selection	**84b**	**31 926b**	90.2a	2.20a	**82.4b**	0.01a	**0.42b**	0.30a
Testing for differences [ANOVA – AN; Kruskal-Wallis test – KW]								
Test	KW	KW	AN	AN	AN	KW	KW	KW
P-value	**<0.01**	**<0.05**	0.768	0.621	**<0.05**	0.792	**<0.05**	0.379

Notes: n – number of plots in one variant, h – mean height, N – number of recruits per hectare, Beech – share of beech in regeneration tree species composition, Quality – silviculture quality, Damage – share of damage by game browsing, D – species richness, H´ – species heterogeneity, E – species evenness

In all three management variants, natural regeneration was dominated by European beech, accounting for 90% in the selection system, 91% in the clear-cut system, and 94% in the shelterwood system. In the clear-cut variant, beech occurred alongside European ash (6%) and sycamore maple (2%), although the admixture of these species was recorded on only a single PRP. In the shelterwood variant, silver birch, rowan, and sycamore maple occurred in minor proportions (a total of 6%). The selection system exhibited the highest species diversity in regeneration, with beech accompanied by sycamore maple (6%), rowan (2%), and European ash (2%), while the overstory also included sessile oak, Norway spruce, and silver birch. The composition of tree layer generally reflected the natural regeneration, with European beech dominating (70–100%), followed by Scots pine (up to 20%), sycamore maple (up to 11%), sessile oak (up to 8%), and other species. The shelterwood system was the most species-poor, with beech being nearly the sole component of both the overstory and the regeneration layer. Overall, species diversity was higher in the overstory compared to natural regeneration in both the selection and clear-cutt variants.

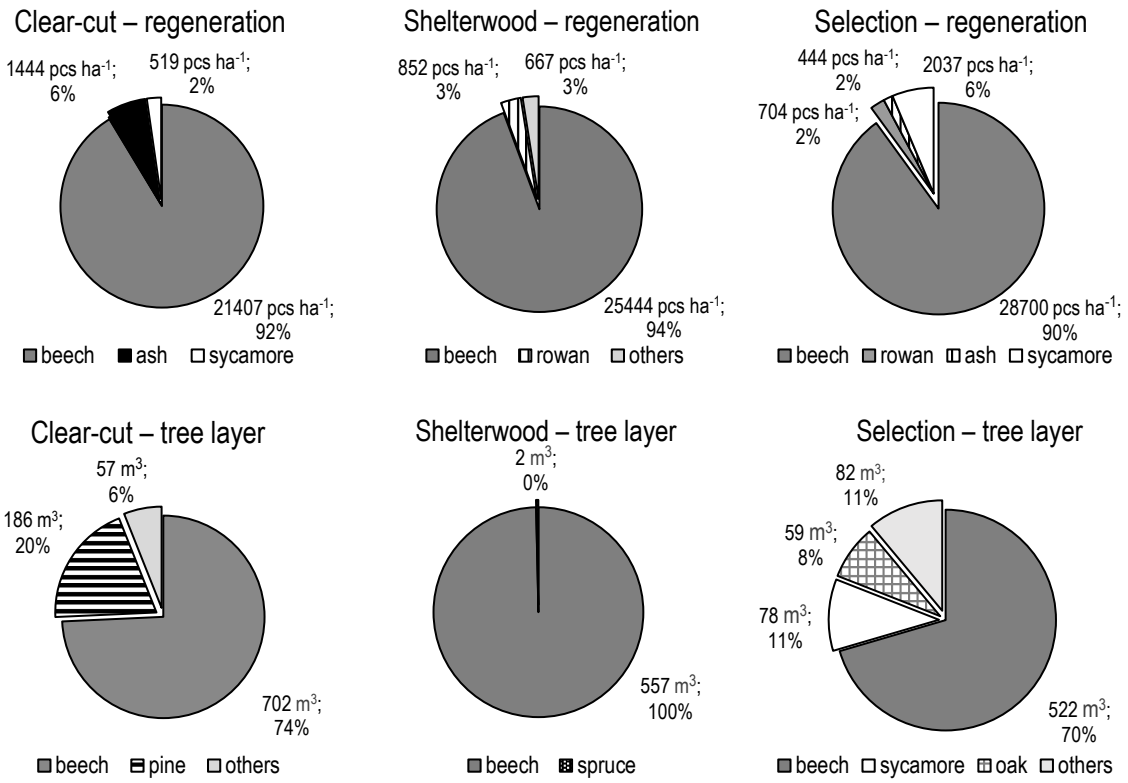


Fig. 3. Tree species composition of natural regeneration (according to numbers) and tree layer (according to stand volume) on permanent research plots (average value over all PRPs) differentiated by the forest management variants in 2022.

The average height of natural regeneration across all PRPs was 71 cm, with the dominant European beech reaching a mean height of 75 cm. The highest regeneration values were recorded in the selection variant (84 cm), where individuals exceeding 300 cm in height (dbh < 7 cm) were also present, while the lowest values were found in the clear-cut variant (55 cm). The height distribution of European beech showed the greatest representation in the 20–40 cm class in both the clear-cutt and shelterwood variants, whereas in the selection system a substantial proportion of taller individuals was also observed, particularly in the class above 140 cm (14,100 ind. ha^{-1}) – (Fig. 4). All variants exhibited a decline in beech density with increasing height, with the clear-cut variant showing a decrease of approximately 2,500 ind. ha^{-1} for each higher height class. Other tree species (birch, rowan, maple, ash) were mostly present in height classes below 40 cm, occasionally in higher classes. Among these, silver birch reached the greatest average height (85 cm), while the others reached only about 20–23 cm. The selection variant was characterized not only by greater height variability of beech but also by a higher representation of admixed species across all height classes.

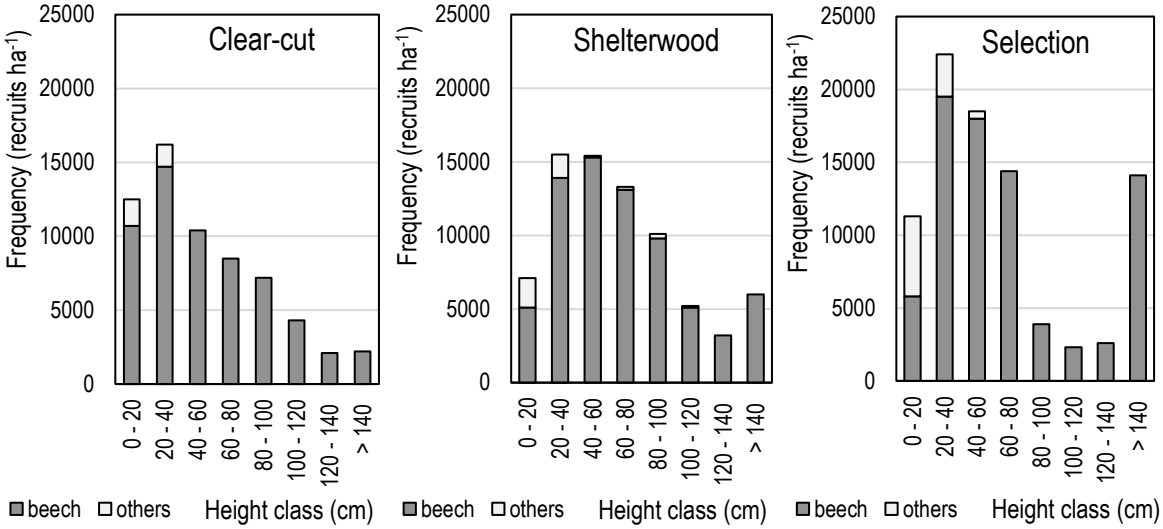


Fig. 4. Height structure of natural regeneration of European beech and other tree species on permanent research plots (average value over all PRPs) differentiated by the forest management variants in 2022.

3.4. Game damage and quality of natural regeneration

In terms of browsing damage, significantly ($p < 0.05$) the highest proportion of regeneration affected by game was observed in the selection variant (82.4%) compared to the clear-cut (63.6%) and shelterwood variants (59.4%) – (**Tab. 5**). New browsing damage occurred most frequently in the selection variant (13.4%), and least in the shelterwood variant (2.8%). The most heavily browsed species was European ash (98.0%), followed by rowan (88.1%) and sycamore maple (72.0%). European beech showed a browsing incidence of 68.5%. The status and type of browsing damage were also strongly influenced by the height structure of the regeneration (**Fig. 5**). Most regeneration individuals were found in the height classes of 20–80 cm, where old damage dominated, particularly terminal and lateral browsing (up to 8,400 ind. ha^{-1}). Regarding new damage, game preferred regeneration in the 20–40 cm height class, where terminal damage was also most frequent. Undamaged individuals were most abundant in the class above 120 cm (7,300 ind. ha^{-1}). These results indicate that browsing intensity is strongly dependent on the height of the regenerating individuals.

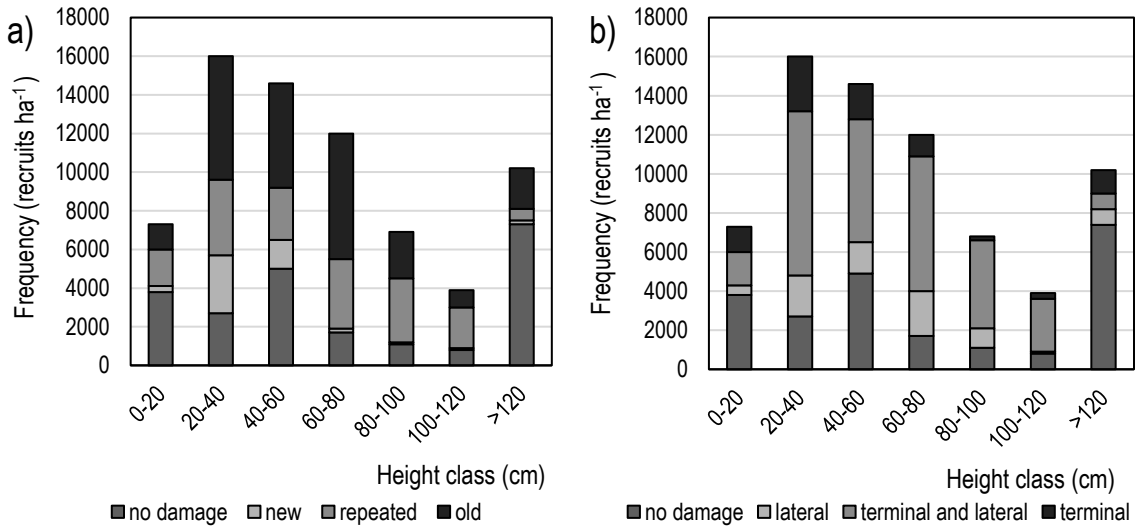


Fig. 5 a,b. Height structure of natural regeneration of European beech according to the status a) and type b) of game browsing on permanent research plots (average value over all PRPs) in 2022.

The average height of natural regeneration was also significantly ($p < 0.01$) influenced by the type and status of browsing damage. The highest mean regeneration height was recorded in individuals with old damage (82 cm), followed by those with repeated damage (70 cm), and significantly ($p < 0.05$) the lowest height was observed in individuals with new damage (46 cm). In undamaged individuals, the mean height of regeneration was 66 cm. From the perspective of damage type, significantly ($p < 0.05$) the tallest regeneration occurred in cases of lateral browsing (107 cm), followed by combined terminal and lateral damage (73 cm), while the lowest average height was found in regeneration affected by terminal browsing only (49 cm).

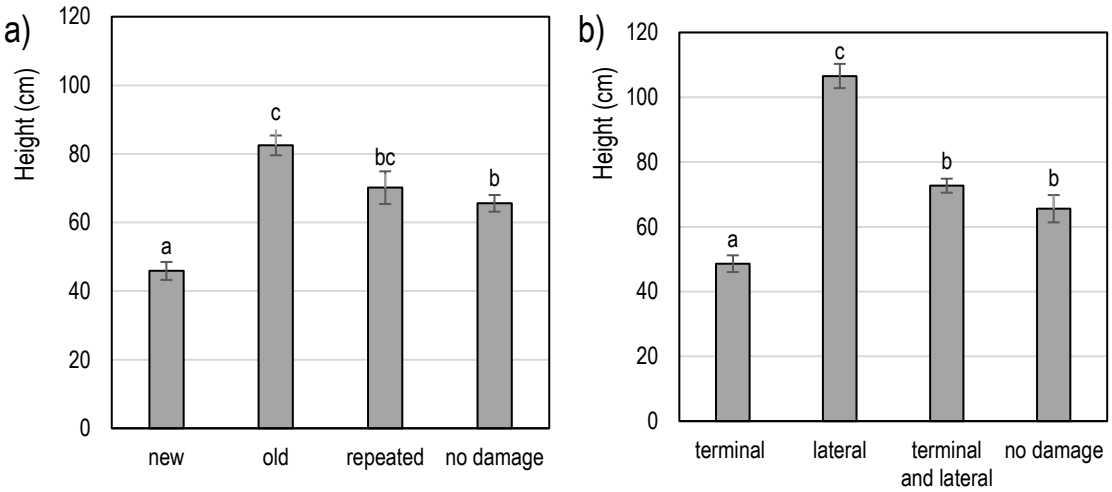


Fig. 6 a,b. The status a) and type b) of game browsing in relation to the height of natural regeneration on all permanent research plots in 2022; error bars indicate standard error; significantly (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$) different values are designated by different letters

3.5. Dynamics of beech radial growth

Tab. 6 shows a comparable age structure of the studied trees across the different silvicultural variants. The lowest radial growth was recorded in the clear-cut variant (1.11 mm), while in the shelterwood variant it was 18.0% higher (1.31 mm), and in the selection system even 36.9% higher (1.52 mm). Regarding growth variability, the lowest variation was found in the shelterwood system, whereas the other two variants showed similar levels of variability. The EPS in all variants indicated a strong dendrochronological signal (EPS > 0.91). The highest number of NPYs characterized by extremely low radial growth occurred in the selection system, whereas the shelterwood system showed the fewest such years. In general, the frequency of NPYs has increased with accelerating climate change I last years. A common NPY for all silvicultural systems was the year 2018, which was marked by historically the warmest April and May (+4.8 °C and +3.5 °C above the long-term average) and low precipitation. Similarly, the year 2011 was also a common NPY, characterized by above-average air temperatures and substantial temperature fluctuations in the early months (January, February).

Tab. 6. Characteristics of basic tree-ring chronologies of European beech pre-dominant and dominant trees on permanent research plots differentiated according to the forest management variants (in years 1971–2021).

Variants	Cores (n)	Age min–max (years)	RW mean	RWI SD	EPS	SRN	Negative pointer years

Clear-cut	30	106–144	1.11	0.37	0.91	11	2011, 2018, 2020
Shelterwood	31	110–189	1.31	0.22	0.94	12	2011, 2018
Selection	31	100–136	1.52	0.39	0.93	14	1978, 2004, 2011, 2018, 2019

Notes: 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, EPS – expressed population signal, SNR – signal to noise ratio, NPY – negative pointer years with significantly extreme low radial growth

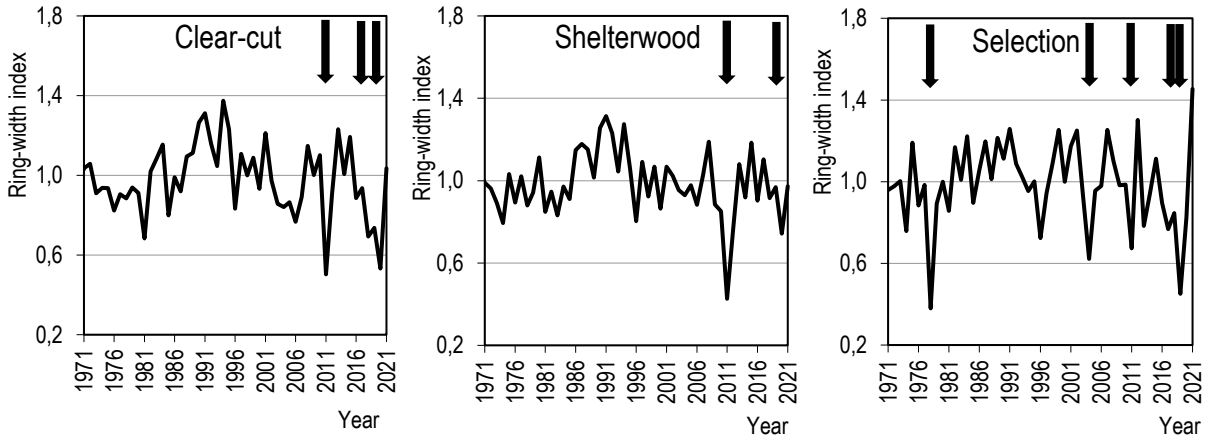


Fig. 7. Standardized mean chronology of European beech differentiated according to the forest management variants in 1971–2021 after removing the age trend expressed by the tree-ring index; negative years are highlighted with a black arrow.

3.6. Effect of climate on beech radial growth

Monthly temperatures had a greater influence on the radial growth of beech compared to precipitation (11 significant months vs. 4 months) – (**Fig. 8**). Precipitation generally had a prevailing positive effect, especially in early spring of the current year. In contrast, temperatures showed a dominant negative effect, particularly during the growing season of the current year. Overall, the most important month in terms of climatic factors was June for temperature and April for precipitation. Weather conditions in the current year had a significantly higher impact on radial growth compared to the previous year. From a management perspective, the least sensitive variant to the influence of the studied climatic factors (especially precipitation) was the selection system variant with the highest number of trees, whereas the shelterwood variant with the lowest density showed the fewest significant months. In the clear-cut variant, temperatures had only a negative effect on growth, while in the other management variants, positive months were also detected.

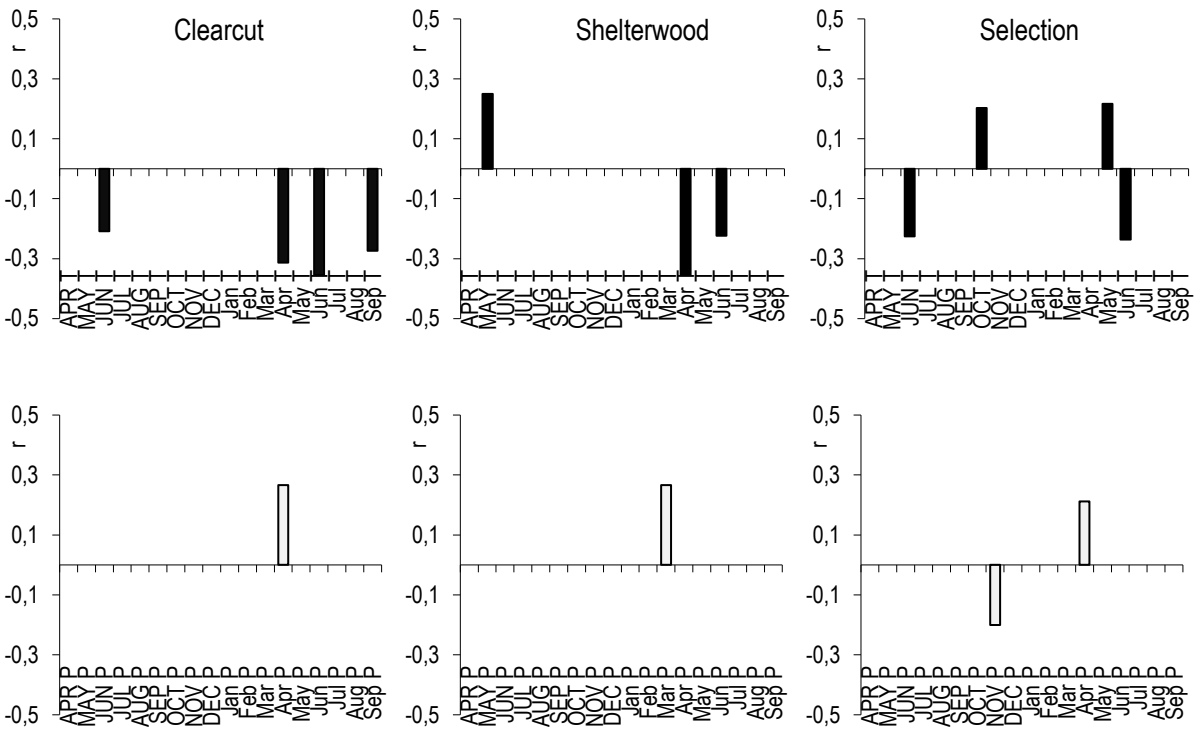


Fig. 8. Coefficients of correlation of the regional residual index tree-ring width chronologies of European beech with monthly average air temperature (upper graph) and monthly sum of precipitation (lower graph) differentiated according to forest management variants; the period from April of the preceding year (capital letters) to September of the current year (lower-case letters) during the period 1971 to 2021 was used for all correlation analyses presented; correlation values are displayed only if a significance level corresponding to $p < 0.05$ was reached.

4. Discussion

4.1. Production potential a biodiversity of tree layer

Significant differences in dendrometric parameters were observed among the different management regimes, specifically in dbh, tree height, mean stem volume, tree density, crown closure, and stand density. In terms of stand volume, the highest value was found under the clear-cutt regime (742 m³ ha⁻¹), while the shelterwood system had a 24.8% lower volume (558 m³ ha⁻¹), and the selection system was 19.7% lower (598 m³ ha⁻¹). For comparison, beech stands across an altitudinal gradient in the Krkonoše Mts. showed volumes ranging from 362 to 822 m³ ha⁻¹ (Fuchs et al., 2025). Lower values have been reported by Vacek et al. (2015) in other parts of the Krkonoše Mts. (218–416 m³ ha⁻¹), and similarly by Králíček et al. (2017) in the Orlické hory Mts. and Slanař et al. (2017) in the nearby Jizerské hory Mts. (497–604 m³ ha⁻¹) in Czechia. Fuchs et al. (2021) reported average volumes of other mature beech stands in the Krušné hory Mts. around 300 m³ ha⁻¹, which corresponds broadly to the stand volumes described by Condés (2013). In the Apennines, Alessandrini et al. (2011) documented stand volumes between 545 m³ ha⁻¹ in Valle Cervara and 715 m³ ha⁻¹ in Coppo del Principe. Even higher variability, ranging from 411 to 805 m³ ha⁻¹, was found by Kucbel et al. (2012) across seven sites in the northwestern Carpathians. According to Fuchs (2024), structural parameters of mature beech stands have been reported in 19 studies across Europe, with volumes ranging from 64 to 1237 m³ ha⁻¹ (mean 585 m³ ha⁻¹). The lowest volumes were observed in Czechia (Fuchs, 2021), and the highest in Ukraine (Trotsiuk et al., 2012).

The productivity and structural parameters of beech stands—such as tree number, height, dbh, basal area, increment, and carbon sequestration—are strongly influenced by stand age, developmental stage,

disturbance regime, vertical gradient and associated climatic and edaphic conditions, ungulate pressure, and especially silvicultural management (Vacek & Hejcman, 2012; Kucbel et al., 2012; Rugani et al., 2013; Vannoppen et al., 2019; Vacek et al., 2021; Černý et al., 2024; Fuchs et al., 2024). In our study, carbon sequestration in tree biomass ranged from 237 t ha^{-1} in the shelterwood regime to 316 t ha^{-1} under clear-cut system. This parameter is key in the context of climate change mitigation (Nunes et al., 2020; Vacek et al., 2023).

In terms of overstorey biodiversity, eight out of ten evaluated diversity metrics showed significantly highest values under the selection system. Overall stand diversity was greatest in the selection system, which featured an uneven-aged structure, whereas the shelterwood and clear-cut systems showed a more homogeneous canopy layer. Slightly higher overstorey diversity of beech was reported by Vacek et al. (2014) in the Broumov region (Czech-Polish border), where uneven structures were also found in shelterwood and clear-cut stands, and a relatively rich structure in selection stands. These results are consistent with the findings of Schall et al. (2020), who demonstrated that even-aged beech forests in different developmental stages promote the highest regional diversity. Schall et al. (2018) concluded that forest management fostering high environmental heterogeneity across stands supports biodiversity more effectively than passive, unmanaged forests. Conversely, Bruun and Heilmann-Clausen (2021) argue that only unmanaged beech forests—characterized by a continuous supply of old-growth structural elements—can maintain dense populations of relict "primeval forest species" (Eckelt et al., 2018), thus playing a vital role as biodiversity reservoirs for the surrounding managed landscape.

4.2. Structure of natural regeneration and game pressure

Density of natural regeneration on the monitored plots averaged 27,420 (23,370 – 31,926) ind. ha^{-1}, with the highest density observed in the selection variant and the lowest in the clear-cut variant. Similar values were reported, for example, by Korpeľ (1978), who recorded approximately 25,000 ind. ha^{-1} three years after the onset of natural regeneration in natural beech forests in Slovakia at altitudes between 600 and 760 m. For the successful development and growth of natural beech regeneration, he concluded that the minimum number of recruits should be 20,000 ind. ha^{-1}. Comparable values were reported by Meyer et al. (2003) in natural beech forests in Albania, ranging from 19,259 to 29,844 ind. ha^{-1}. Bílek et al. (2014) found even higher seedling densities (9,020 to 75,778 ind. ha^{-1}) in the Voděradské Bučiny Nature Reserve in Central Bohemia. High abundance of natural regeneration has been documented in beech-dominated stands in other locations in Czechia and other countries. For example, in the Orlické hory Mts., natural regeneration reached 37,200 ind. ha^{-1} (Vacek et al. 2014), 41,700 ha^{-1} in the Jizerské hory Mts. (Slanař et al. 2017), 76,700 ind. ha^{-1} in the Krkonoše Mts. (Vacek et al. 2017b), 100,200 ind. ha^{-1} in the Broumov region (Hájek et al. 2020), and 27,300 ind. ha^{-1} in Tworylczyk, Poland (Jaworski et al. 2002). Significantly lower natural regeneration density (3,200 ind. ha^{-1}) was reported by Oheimb et al. (2005) from near-natural beech forests in northeastern Germany.

Variability in density and height of natural regeneration in our study primarily depended on the stand canopy closure and the distribution and size of gaps compared to the closed canopy, i.e., the light conditions within the stand. The average height of natural regeneration across PRPs was 71 cm, with dominant beech seedlings reaching an average height of 75 cm. The highest regeneration heights were recorded in the selection variant (84 cm), where individuals exceeding 300 cm in height were also observed, while the lowest heights were found in the clear-cut variant (55 cm). Fuchs et al. (2021) from the Krušné hory Mts. reported that beech natural regeneration heights ranged from 43 cm to 144 cm, similar to observations in the Krkonoše Mts. (Prokůpková et al. 2020). In beech forests of the Broumov region in Czechia, average regeneration height varied by microhabitat from 74 cm on ridges to 121 cm in depressions (Vacek et al. 2015).

In all analyzed management variants, natural regeneration was predominantly composed of beech individuals, comprising 70–100%, which is consistent with findings by Ellenberg and Leuschner (2010); Vacek et al. (2014, 2015, 2017); and Žemaitis et al. (2019). The proportion of beech in the understory species composition was approximately the same as in the overstory, as reported by Bílek et al. (2009); Vacek et al. (2014, 2015, 2017). Pretzsch et al. (2014) also stated that the representation of different tree species primarily depends on the current mature stand, altitude, soil composition, and precipitation (Pretzsch et al. 2014). As Schall et al. (2020) report, the presence of admixed or intermixed tree species is an intrinsic characteristic of early successional stages of stand systems with high light availability. Over time, beech gradually outcompetes mixed species in later developmental stages, leading to monospecific stands (Schall, Schulze et al. 2018).

Species diversity of natural regeneration in the selection cutting and clear-cutting variants was higher compared to the overstory. Similar results were reported by Bílek et al. (2009, 2013). Fuchs et al. (2021) documented low

species richness and heterogeneity of natural regeneration in beech stands of the Ore Mountains. Likewise, low diversity values were documented by Vacek et al. (2015b) in beech stands in the Broumovsko Protected Landscape Area, whereas significantly higher species diversity was found in mixed beech stands (Slanař et al. 2017; Hájek et al. 2021).

Korpeľ (1978) noted that 5-year-old beech regeneration in single-cohort management systems in Slovakia can reach heights ≥40 cm only if the stand closure is less than 0.5. These results are also consistent with Bílek et al. (2013), who documented the best seedling growth at sites with canopy closure of 0.5, satisfactory growth at 0.6, and unsatisfactory growth at 0.8. As a shade-tolerant species, beech seedlings benefit from canopy gaps that positively influence their growth (Szwagrzyk et al. 2001). However, the relationship between height and density of natural regeneration can vary considerably and is strongly influenced by local competition (Collet and Le Moguedec 2007) and damage caused by wildlife (Ficko et al. 2011; Vacek et al. 2015c).

Regarding damage to natural regeneration by browsing, the highest damage was recorded in the selection variant (82.4%), compared to clear-cut (63.6%) and shelterwood system (59.4%). Newly caused damage was most frequent in the selection variant (13.4%) and lowest in shelterwood system (2.8%). The most damaged tree species was ash (98.0%), followed by rowan (88.1%) and sycamore (72.0%). Beech suffered damage on 68.5% of individuals. Fuchs et al. (2021), from beech stands in the Krušné hory Mts., reported that 78% of natural beech regeneration was damaged by browsing. Similarly, the negative impact of browsing on species composition and future forest dynamics in Czechia was documented by Vacek (2017) in the Orlické hory Mts., Slanař et al. (2017) in the Jizerské hory Mts., Vacek et al. (2019) in the Broumov region, and Prokůpková et al. (2020) in the Krkonoše Mts. Extremely high damage caused by wildlife is due to the disproportionately large population of ungulates, which is rapidly increasing in Czechia (Brabec et al. 2024). From this perspective, Ambrož et al. (2015) and Turczański et al. (2021) identify high browsing pressure as a limiting factor for the occurrence and abundance of natural regeneration.

The condition and type of damage also significantly affect the height structure of regeneration. Most regeneration individuals occurred in the height classes of 20–80 cm, where old damage, especially terminal and lateral browsing, predominated. Regarding new damage, wildlife preferred regeneration with a height of 20–40 cm, where terminal damage was most frequent. Undamaged regeneration individuals were most abundant in the class over 120 cm. The results show that the degree of damage strongly depends on the height of individuals, as also documented by Vacek et al. (2015). Fuchs et al. (2021) reported that terminal and combined browsing reduced the average height (71 and 73 cm) of natural beech regeneration by 40% compared to undamaged regeneration. Dittmar (2003) similarly noted that destruction of terminal buds causes significant reduction in height increment. Browsing of any type strongly influences the quality and vitality of natural regeneration, as documented by Olesen and Madsen (2008) and Madsen and Hahn (2008). The silvicultural quality of natural regeneration may also be significantly affected by management methods and edge effects of the stand (Bílek et al. 2018).

4.3. Radial growth and climate

The lowest radial growth of beech was observed in our study under the clear-cut system (1.11 mm), while growth under the shelterwood system was 18% higher (1.31 mm), and under the selection system it was 36.9% higher (1.52 mm). In terms of growth variability, the lowest variation was recorded under the shelterwood system, whereas the other two systems showed similar levels of variability. The diameter growth of European beech is influenced by a range of internal and external factors, including the age of the tree, stand structure, management interventions, air pollution, water availability, air temperature (and the length of the growing season), incoming solar radiation, and nitrogen and phosphorus supply (Bošeľa et al., 2016; Leuschner & Ellenberg, 2017; Sharma et al., 2019; Hájek et al., 2021). It has been shown that radial growth primarily depends on the photosynthetic activity of the foliage, which is driven by both its quantity and quality (Michelot et al., 2012). The stem growth efficiency of beech is also affected by the tree's age and social status (Le Goff & Ottorini, 2022). In Central Europe, an increased increment in the basal area of beech stands was recorded for nearly the entire 20th century (Vacek et al., 2014; Vacek et al., 2015b; Bošeľa et al., 2018). This trend is typically attributed to nitrogen deposition, rising CO_2 concentrations, longer growing seasons, or changes in forest management (Gessler et al., 2007; Keenan et al., 2014). However, in mountainous areas during the 1950s–1980s, a negative growth trend prevailed due to air pollution, acid deposition and their effects on soil properties, as well as excessive nitrogen inputs (Dittmar et al., 2003; Bulušek et al., 2016; Braun et al., 2017).

In terms of climatic factors, our study found that monthly temperatures had a greater influence on beech radial growth than precipitation. Precipitation generally had a prevailing positive influence, especially in

the early spring of the current year. In contrast, temperatures had a dominantly negative effect, particularly during the grow season. Similar conclusions have been drawn by Vacek and Hejcman (2012), Králíček et al. (2017), and Šimůnek et al. (2020), who noted that beech in mountain forests is more influenced by temperature than by precipitation. Beech growth may also be negatively affected by late spring frosts (Matějka et al., 2010; Stjepanović et al., 2018; Šimůnek et al., 2019) and long-term drought (Geßler et al., 2007; Granier et al., 2007; Maes et al., 2019), although drought periods appear to have a limited impact in the studied mountain forest due to sufficient annual precipitation. Nevertheless, adverse climatic factors can directly impact beech seed production, which in turn affects both the species' reproductive capacity and radial growth (Hacket-Pain et al., 2017).

The most climate-sensitive variant, particularly with respect to precipitation, was the selection system, which was characterized by the highest number of trees. In contrast, the shelterwood system with the lowest stand density exhibited both the lowest number of significant month climate-growth correlations and the NPYs. This may be attributed to greater buffering capacity in low-density stands, where individual trees are less exposed to competitive stress during unfavorable climatic conditions (Lebourgeois et al., 2010; Pretzsch et al., 2014). Moreover, the microclimatic heterogeneity and vertical structuring typically present in selection forests might exacerbate drought sensitivity due to increased transpiration demands and limited water availability in densely stocked layers (Verdonck et al. 2025). These findings emphasize the need to tailor forest management strategies to stand density and structure in the context of increasing climate extremes. On the other hand, Šimůnek et al. (2020) found that heterogeneous beech stands (previously managed by selection systems) are less vulnerable to climatic fluctuations compared to homogeneous beech stands (historically managed using shelterwood or clear-cutting systems), a finding also supported by Mölder and Leuschner (2014). This may be attributed to higher precipitation levels in higher altitudes or to water-rich site conditions. In our study, the most important months in terms of climatic influence were June for temperature and April for precipitation. A similar pattern is reported in Šimůnek et al. (2020), also in relation to the area of sunspots, which shows a more pronounced cyclic variability than temperature or precipitation alone.

Since competition influences tree sensitivity to climate, and silvicultural practices can modify these competitive relationships and biodiversity, forest managers have the opportunity to steer tree- and stand-level responses to climate via stand tending and management system selection, which significantly affect radial growth (Cescatti & Piutti, 1998; Štefančík et al., 2014, 2018; Remeš et al., 2015). In this context, silvicultural systems represent a key tool for climate change adaptation, enabling the modulation of stand structure, competition intensity, and microclimatic conditions to support growth resilience in beech forests.

5. Conclusion

Beech forests in Czechia are a very important and characteristic element of many mountainous areas, including the Krušné hory Mts., which were heavily damaged in the past by air pollution calamities. Their structure and development result from complex interactions between social and economic factors that have shaped the landscape for at least the last two centuries. In this region, European beech has increasing potential to expand into adjacent artificial, predominantly coniferous stands where site conditions are favorable, especially in the context of adaptation to GCC. It is necessary to support natural processes here, and forest management should maintain development towards more complex and efficient forest systems. The results indicate that close-to-nature silvicultural methods should be applied, taking into account the actual structure of beech stands and site conditions for natural regeneration based on the creation of very small gaps arranged in time and space according to the stand's real structure—these correspond to shelterwood and selection system approaches for sustainable management of these forests. Natural regeneration has high potential here; however, it is crucial to significantly reduce ungulate populations so that browsing damage does not exceed ecologically tolerable levels and thereby reduce stand quality, especially in structurally and species-rich selection forests that have been heavily damaged. To achieve this, it is essential to harmonize forest silviculture principles with wildlife management. Generally, the clear-cut variant was the worst-performing in the studied parameters, while the shelterwood variant showed the best response of tree growth to climate extremes, which is closely related to its low tree density and water management under the context of GCC. A limitation of this research is that it focused primarily on short- to medium-term responses and did not fully account for long-term ecological dynamics or wider landscape-level interactions. For future forestry research, it is recommended to integrate long-term monitoring of forest regeneration and growth

under varying management and climate scenarios, as well as to explore adaptive wildlife management strategies to support forest resilience and biodiversity.

Acknowledgments

This study was supported by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences (IGA No. A_21_20).

References

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. 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. Forest Ecology and Management, 88(1-2), 43-53.

Annighöfer, P. (2018). Stress relief through gap creation? Growth response of a shade tolerant species (*Fagus sylvatica* L.) to a changed light environment. Forest Ecology and Management, 415, 139-147.

Augustynczik, A. L., Hartig, F., Minunno, F., Kahle, H. P., Diaconu, D., Hanewinkel, M., & Yousefpour, R. (2017). Productivity of Fagus sylvatica under climate change–A Bayesian analysis of risk and uncertainty using the model 3-PG. Forest Ecology and Management, 401, 192-206.

Axer, M., Martens, S., Schlicht, R., & Wagner, S. (2021). Modelling natural regeneration of European beech in Saxony, Germany: identifying factors influencing the occurrence and density of regeneration. European Journal of Forest Research, 1-22.

Bajza, O., & Rohanová, A. (2018). Quantitative and qualitative yield of beech structural timber (*Fagus sylvatica*, L.). Annals of Warsaw University of Life Sciences-SGGW, Forestry and Wood Technology, (104), 290-294.

Barna, M. (2004). Adaptation of European beech (*Fagus sylvatica* L.) to different ecological conditions: leaf size variation. Polish Journal of Ecology, 52(1), 35-45.

Barna, M. (2004). Adaptation of European beech(*Fagus sylvatica* L.) to different ecological conditions: leaf size variation. Polish Journal of Ecology, 52(1), 35-45.

Barna, M., Ján, K., & Eduard, B. (2011). Buk a bukové ekosystémy Slovenska /Beech and Beech Ecosystems of Slovakia. Veda, vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied.

Blaschke, L., Forstreuter, M., Sheppard, L. J., Leith, I. K., Murray, M. B., & Polle, A. (2002). Lignification in beech (*Fagus sylvatica*) grown at elevated CO2 concentrations: interaction with nutrient availability and leaf maturation. Tree Physiology, 22(7), 469-477.

BMEL 2023. Massive Schäden – Einsatz für die Wälder. https://www.bmel.de/DE/themen/wald/wald-in-deutschland/wald-trockenheit-klimawandel.html.

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 Forest Research 129: 261–276.

Bonanomi, G., Rita, A., Allevato, E., Cesarano, G., Saulino, L., Di Pasquale, G., ... & Saracino, A. (2018). Anthropogenic and environmental factors affect the tree line position of *Fagus sylvatica* along the Apennines (Italy). Journal of Biogeography, 45(11), 2595-2608.

Boncina, A., Kadunc, A., & Robic, D. (2007). Effects of selective thinning on growth and development of beech (*Fagus sylvatica* L.) forest stands in south-eastern Slovenia. Annals of forest science, 64(1), 47-57.

Bošeľa, M., Štefančík, I., Marčišs, P., Rubio-Cuadrado, Á., Lukac, M. 2021. Thinning decreases above-ground biomass increment in central European beech forests but does not change individual tree resistance to climate events. Agric. For. Meteorol. 306, 108441.

Bošeľa, M., Štefančík, I., Petráš, R. Vacek, S. 2016. The effects of climate warming on the growth of European beechforests depend critically on thinning strategy and site productivity. Agricultural and Forest Meteorology, 222:21–31.

Brabec, P., Cukor, J., Vacek, Z., Vacek, S., Skoták, V., Ševčík, R., & Fuchs, Z. (2024). Wildlife damage to forest stands in the context of climate change–a review of current knowledge in the Czech Republic. *Central European Forestry Journal*, *70*(4), 207-221.

Brang, P., Spathelf, P., Larsen, J.B., Bauhus, J., Bonc ina, A., Chauvin, C. et al. 2014. Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. For. (Lond.) 87, 492–503.

Brück-Dyckhoff, C., Petercord, R., Schopf, R., 2019. Vitality loss of European beech (Fagus sylvatica L.) and infestation by the European beech splendour beetle (Agrilus viridis L., Buprestidae, Coleoptera). Forest Ecol. Manag. 432, 150–156.

Brunet, J., Felton, A., & Lindbladh, M. (2012). From wooded pasture to timber production–Changes in a European beech (*Fagus sylvatica*) forest landscape between 1840 and 2010. Scandinavian Journal of Forest Research, 27(3), 245-254.

Brunet, J., Fritz, O., Richnau, G., 2010. Biodiversity in European beech forests € —a review with recommendations for sustainable forest management. Ecol. Bull. 53, 77–94.

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(7), 293-305.

Bunn, A.; Mikko, K. (2018). Chronology Building in dplR; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria,; pp. 1–13.

Cescatti, A., & Piutti, E. (1998). Silvicultural alternatives, competition regime and sensitivity to climate in a European beech forest. Forest Ecology and Management, 102(2-3), 213-223.

Collalti, A., Trotta, C., Keenan, T.F., Ibrom, A., Bond-Lamberty, B., Grote, R., Vicca, S., Reyer, C.P.O., Migliavacca, M., Veroustraete, F., Anav, A., Campioli, M., Scoccimarro, E., Sigut, L., Grieco, E., Cescatti, A., Matteucci, G., 2018. Thinning can reduce losses in carbon use efficiency and carbon stocks in managed forests under warmer climate. J. Adv. Model. Earth Syst. 10, 2427–2452.

Cook, E.R.; Shiyatov, S.G.; Mazepa, V.S.; Ecology, A.; Branch, U. (1990). Methods of Dendrochronology Applications; Cook, E.R., Kairiukstis, L.A., Eds.; Tree-Ring Laboratory, Lamont-Ooherty Geological Observatory, Columbia University: New York, NY, USA, 1990; ISBN 9789048140602.

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., 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

Dalmonech, D., Marano, G., Amthor, J.S., Cescatti, A., Lindner, M., Trotta, C., Collalti, A., 2022. Feasibility of enhancing carbon sequestration and stock capacity in temperate and boreal European forests via changes to management regimes. Agric. For. Meteorol. 327, 109203.

Dieler, J., & Pretzsch, H. (2013). Morphological plasticity of European beech (Fagus sylvatica L.) in pure and mixed-species stands. Forest Ecology and Management, 295, 97-108.

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(1-3), 63-78.

Dobrovolný, L. 2018. Modelovy les v podmínkách Školního lesního podniku Masarykův les Křtiny. Nepasečné hospodaření jako součást řešení problému klimatické změny. Sborník příspěvků z odborného semináře. Pro Silva Bohemica, pobočným spolkem České lesnické společnosti, Mendelovou univerzitou v Brně, Školním lesním podnikem Masarykův les Křtiny, Výzkumným ústavem lesního hospodářství a myslivosti, v.v.i. a Českou zemědělskou univerzitou v Praze, Křtiny 14. 9. 2018, s. 15–24.

Drobyshev, I., Niklassona, M., Mazerolled, Mj., Bergeron, Y. (2014). Reconstruction of a 253-year long mast record of European beech reveals its association with large scale temperature variability and no long-term trend in mast frequencies. Agricultural and Forest Meteorology 192-193: 9-17.
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(2), 673.
Dyderski, M. K., Paź, S., Frelich, L. E., & Jagodziński, A. M. (2018). How much does climate change threaten European forest tree species distributions? Global Change Biology, 24(3), 1150–1163. https://doi.org/10.1111/gcb.13925

Ehbrecht, M., Schall, P., Ammer, C., Seidel, D., 2017. Quantifying stand structural complexity and its relationship with forest management, tree species diversity and microclimate. Agric. For. Meteorol. 242, 1–9.
Ellenberg H., Weber H., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobot., 18: 1- 258.
Fabrika, M., Ďurský, J., 2005. Algorithms and software solution of thinning models for SIBYLA growth simulator. J. For. Sci. 51, 431–445.
Fabrika, M., Valent, P., Scheer, Ľ., 2018. Thinning trainer based on forest-growth model, virtual reality and computer-aided virtual environment. Environ. Modell. Softw. 100, 11–23.
Fernow, B. E. (2019). A brief history of forestry: In Europe, the United States and other countries. Good Press.

Forest Europe. 2020 State of Europe's Forests, 394 p.
Freist, H. (1980). Effect of stem number in a young beech stand in the Bramwald. Forst-und Holzwirt, 35(2), 21-22.
Fritts, H.C., (1976). Tree Rings and Climate; Academic Press Inc.: Tucson, AZ, USA.
Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., & Gallo, J. (2021). Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts.(Czech Republic and Germany).
Füldner, K., (1995). Strukturbeschreibung in Mischbest¨anden. Forstarchiv. 66, 235–606. R Core Team, 2019. R: A language and environmentfor statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
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.

Gavinet, J., Ourcival, J.-M., Limousin, J.-M., 2019. Rainfall exclusion and thinning can alter the relationships between forest functioning and drought. N. Phytol. 223, 1267–1279.

Gebhardt, T., Häberle, K.-H., Matyssek, R., Schulz, C., Ammer, C., 2014. The more, the better? Water relations of Norway spruce stands after progressive thinning. Agric. For. Meteorol. 197, 235–243.
Gessler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., Rennenberg, H. (2007): Potential risk of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. Trees 21: 1-11.
Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., & Rennenberg, H. (2007). Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. Trees, 21(1), 1-11.
Gini, C. (1921). Measurement of inequality on income. Economic Journal, 31: 22–43.
Gonzalez de Andres, E., Camarero, J. J., Blanco, J. A., Imbert, J. B., Lo, Y. H., Sangüesa-Barreda, G., & Castillo, F. J. (2018). Tree-to-tree competition in mixed European beech–Scots pine forests has different impacts on growth and water-use efficiency depending on site conditions. Journal of Ecology, 106(1), 59-75.
Halaj, et al., (1987). Rastov´e tabuˇlky hlavných drevín ČSSR. Príroda Bratislava 361.
Hapla, F., Meggers, L., Militz, H., & Mai, C. (2002). Investigation on the yield and quality of sliced veneer produced from beech trees (*Fagus sylvatica* L.) containing red heartwood. Holz als Roh-und Werkstoff, 60(6), 440-442.
Heiermann, J., & Schütz, S. (2008). The effect of the tree species ratio of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) on polyphagous and monophagous pest species–Lymantria monacha L. and *Calliteara pudibunda* L.(Lepidoptera: Lymantriidae) as an example. Forest Ecology and Management, 255(3-4), 1161-1166.

Hess, C., Niemeyer, T., Fichtner, A., Jansen, K., Kunz, M., Maneke, M., ... & Haerdtle, W. (2018). Anthropogenic nitrogen deposition alters growth responses of European beech (*Fagus sylvativa* L.) to climate change. Environmental Pollution, 233, 92-98.

Hilmers, T., Avdagić, A., Bartkowicz, L., Bielak, K., Binder, F., Bončina, A., ... & Pretzsch, H. (2019). The productivity of mixed mountain forests comprised of *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, and *Abies alb*a across Europe. Forestry: An International Journal of Forest Research, 92(5), 512-522.

Chakraborty, T., Saha, S., Matzarakis, A., & Reif, A. (2017). Influence of multiple biotic and abiotic factors on the crown die-back of European beech trees at their drought limit. Flora, 229, 58-70.

Iversen, T., & Harding, S. (2007). Biological and other alternative control methods against the woolly beech aphid Phyllaphis fagi L. on beech *Fagus sylvatica* seedlings in forest nurseries. Journal of pest science, 80(3), 159-166.

Jaehne, S.C., Dohrenbusch, A., (1997). Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversit¨at. Forstwiss. Centralbl. 116, 333–345. Clark, P.J., Evans, F.C., 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology. 35, 445–453.

Juchheim, J., Annighöfer, P., Ammer, C., Calders, K., Raumonen, P., & Seidel, D. (2017). How management intensity and neighborhood composition affect the structure of beech (*Fagus sylvatica* L.) trees. Trees, 31(5), 1723-1735.

Jump, A. S., Hunt, J. M., MARTÍNEZ-IZQUIERDO, J. A., & Peñuelas, J. (2006). Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. Molecular Ecology, 15(11), 3469-3480.

Kacálek, D., Mauer, O., Podrázský, V., Slodičák, M., Houšková, K., Špulák, O., Souček, J., Novák, J., Jurásek, A., Leugner, J., & Dušek, D. (2017). Meliorační a zpevňující funkce lesních dřevin: Soil improving and stabilising functions of forest trees. Lesnická práce.

Konôpka 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

Kot, I., & Kmieć, K. (2012). Study on intensity of infestation, biology and harmfulness of wolly beech aphid (*Phyllaphis fagi* L.) on *Fagus sylvatica* (L.). Acta Scientiarum Polonorum-Hortorum Cultus, 11(1), 3-11.

Kraft, G., 1884. Beiträgezur zur lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben. Klindworth, Hannover, Germany.

Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M. T., & de Winter, W. (2010). Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change—range, abundance, genetic diversity and adaptive response. Forest Ecology and Management, 259(11), 2213-2222.

Kucbel S., Saniga M., Jaloviar P., Vencurik J. (2012): Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the northwestern Carpathians: A 40-years perspective. For. Ecol. Manage., 264: 125.133.

Kunca, V. (2011). Ecology and incidence of *Polyporus umbellatus* in Slovakia. Czech Mycology, 63(1), 39-53.

Langer, G.J., 2019. Komplexe Erkrankungen beiälteren Rotbuchen. AFZ – Der Wald, pp. 32–35.

Langer, G.J., Bußkamp, J., 2023. Vitality loss of beech: a serious threat to Fagus sylvatica in Germany in the context of global warming. J. Plant Dis. Prot. 130, 1101–1115.

Latte, N., Perin, J., Kint, V., Lebourgeois, F., & Claessens, H. (2016). Major changes in growth rate and growth variability of beech (*Fagus sylvatica* L.) related to soil alteration and climate change in Belgium. Forests, 7(8), 174.

Latte, N., Perin, J., Kint, V., Lebourgeois, F., & Claessens, H. (2016). Major changes in growth rate and growth variability of beech (*Fagus sylvatica* L.) related to soil alteration and climate change in Belgium. Forests, 7(8), 174.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., & Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees, 19(4), 385-401.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., Granier, A. 2005. Climate-tree-growth relationships of European beech (Fagus sylvatica L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees, 19(4), 385-401.

Leuschner, C., Meier, I. C., & Hertel, D. (2006). On the niche breadth of *Fagus sylvatica*: soil nutrient status in 50 Central European beech stands on a broad range of bedrock types. Annals of Forest Science, 63(4), 355-368.

Leuschner, Ch., Ellenberg, H. 2017. Ecology of Central European Forest. Vegetation Ecology of Central Europe, Vol. I. Springer, 779 p.

Linder, M. (2000). Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. Tree Physiology, 20(5-6), 299-307.

Madsen, P. (1994). Growth and survival of Fagus sylvatica seedlings in relation to light intensity and soil water content. Scandinavian Journal of Forest Research, 9(1-4), 316-322.

Machar, I., Vlckova, V., Bucek, A., Vozenilek, V., Salek, L., & Jerabkova, 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.

Margalef, R., (1958). Information theory in ecology. General Systematics. 3, 36–71.

Martín-Benito, D., Del Río, M., Heinrich, I., Helle, G., Cañellas, I., 2010. Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a Pinus nigra afforestation. For. Ecol. Manag. 259, 967–975.

Mathes, T., Seidel, D., Klemmt, H.J., Thom, D., Annighöfer, P. 2024. The effect of forest structure on drought stress in beech forests (*Fagus sylvatica L.*). For. Ecol. Manag., 554:121667.

Mazzoglio, P. J., Paoletta, M., Patetta, A., & Currado, I. (2005). *Calliteara pudibunda* (Lepidoptera Lymantriidae) in Northwest Italy. Bulletin of Insectology, 58(1), 25-34.

Minotta, G., & Pinzauti, S. (1996). Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. Forest Ecology and Management, 86(1-3), 61-71.

Möller, A., 1922. Der Dauerwaldgedanke. Sein Sinn und seine Bedeutung. Springer. Berlin, 39 84 s.

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

Mund, M., & Schulze, E. (2006). Impacts of forest management on the carbon budget of European beech (*Fagus sylvatica*) forests. Allgemeine Forst und Jagdzeitung, 177(3/4), 47.

MZe 2020: Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2019. Ministerstvo zemědělství , 128 p.

Nimz, H. H., & Casten, R. (1986). Chemical processing of lignocellulosics. Holz als Roh-und Werkstoff, 44(6), 207-212.

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.

Nole, A., Collalti, A., Borghetti, M., Chiesi, M., Chirici, G., Magnani, F., Marras, S., Maselli, F., Sirca, C., Spano, D., Valentini, R., 2015. The role of managed forest ecosystems: a modeling-based approach. In: Valentini, R., Miglietta, F. (Eds.), The Greenhouse Gas Balance of Italy. Environ. Sci. Eng. Springer, Berlin, Heidelberg.

Oulehle, F., & Hruška, J. (2005). Tree species (*Picea abies* and *Fagus sylvatica*) effects on soil water acidification and aluminium chemistry at sites subjected to long-term acidification in the Ore Mts., Czech Republic. Journal of Inorganic Biochemistry, 99(9), 1822-1829.

Peters, R. (2013). Beech forests (Vol. 24). Springer Science & Business Media.

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

Pielou, E.C., (1975). Ecological diversity. Wiley, USA, New York, p. 165.

Pokorný, R. 2018. Adaptační opatřeni na klimatickou změnu z hlediska pěstování lesa. Nepasečné hospodaření jako součást řešení problému klimatické změny. Sborník příspěvků z odborného semináře. Pro Silva Bohemica, pobočným spolkem České lesnické společnosti, Mendelovou univerzitou v Brně, Školním lesním podnikem Masarykův les Křtiny, Výzkumným ústavem lesního hospodářství a myslivosti, v.v.i. a Českou zemědělskou univerzitou v Praze, Křtiny 14. 9. 2018, s. 10–14.

Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, 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 s.

Poljanec, A., & Kadunc, A. (2013). Quality and timber value of European beech (*Fagus sylvatica* L.) trees in the Karavanke region. Croatian Journal of Forest Engineering: Journal for Theory and Application of Forestry Engineering, 34(1), 151-165.

Pommerening, A., & Murphy, S. T. (2004). A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. Forestry, 77(1), 27-44.

Pretzsch H., Schütze G., (2014): Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. Forest Systems 23: 560–572.

Pretzsch, H. (2022). Mixing degree, stand density, and water supply can increase the overyielding of mixed versus monospecific stands in Central Europe. Forest Ecology and Management, 503, 119741.

Pretzsch, H., & Schütze, G. (2005). Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (Fagus sylvatica L.) in pure and mixed stands. Plant biology, 7(06), 628-639.

Pretzsch, H., (2006). Wissen nutzbar machen für das Management von Wald¨okosystemen. Allg. Forst Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge. 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(1), 4967.

Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., ... & Bravo-Oviedo, A. (2015). Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. European Journal of Forest Research, 134(5), 927-947.

Prokůpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Blažejová, J., Schwarz, O., Bulušek, 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.

Puchi, P.F., Dalmonech, D., Vangi, E., Battipaglia, G., Tognetti, R., Collalti, A., 2024. Contrasting patterns of water use efficiency and annual radial growth among European beech forests along the Italian peninsula. Sci. Rep. 14 (1).

Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand density index for even-aged forests. J. Agric. Res. 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. J. For. Sci., 61, 456-464.

Reyer, C., Lasch, P., Mohren, G. M., & Sterck, F. J. (2010). Inter-specific competition in mixed forests of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and common beech (*Fagus sylvatica*) under climate change–a model-based analysis. Annals of Forest Science, 67(8), 805.

Rohanová, A., & Bajza, O. (2018). Bending characteristics of beech structural timber (*Fagus sylvatica*, L.). Annals of Warsaw University of Life Sciences-SGGW, Forestry and Wood Technology, (104), 295-301.

Roibu, C. C., Popa, I., Kirchhefer, A. J., & Palaghianu, C. (2017). Growth responses to climate in a tree-ring network of European beech (*Fagus sylvatica* L.) from the eastern limit of its natural distribution area. Dendrochronologia, 42, 104-116.3

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., Leuchner, M., Nunn, A.J., 2010. Simulating stand climate, phenology, and photosynthesis of a forest stand with a process-based growth model International Journal of Biometeorology 54(4), 449-464.

Rozenbergar, D., Ficko, A., Diaci, J. (2008). Contemporary silviculture of beech forests. Zbornik gozdarstva in lesarstva.

Ruiz-Alonso, M., Pérez-Díaz, S., & López-Sáez, J. A. (2019). From glacial refugia to the current landscape configuration: permanence, expansion and forest management of Fagus sylvatica L. in the Western Pyrenean Region (Northern Iberian Peninsula). Vegetation History and Archaeobotany, 28(5), 481-496.

Saint-Andrieux, C., Bonenfant, C., Toïgo, C., Basille, M., & Klein, F. (2009). Factors affecting beech *Fagus sylvatica* bark stripping by red deer *Cervus elaphus* in a mixed forest. Wildlife Biology, 15(2), 187-196.

Saltré, F., Duputié, A., Gaucherel, C., & Chuine, I. (2015). How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. Global Change Biology, 21(2), 897-910.

Sankey, T., Tatum, J., 2022. Thinning increases forest resiliency during unprecedented drought. Sci. Rep. 12, 9041

Saponaro, V., De Caceres, M., Dalmonech, D., D'Andrea, E., Vangi, E., Collalti, A. 2025: Assessing the combined effects of forest management and climate change on carbon and water fluxes in European beech forests. Forest Ecosystems, 12: 100290.

Sedmáková, D., Sedmák, R., Bosela, M., Ježík, M., Blaženec, M., Hlásny, T., & Marušák, R. (2019). Growth-climate responses indicate shifts in the competitive ability of European beech and Norway spruce under recent climate warming in East-Central Europe. Dendrochronologia, 54, 37-48.

Seidel, D., Ammer, C., 2023. Towards a causal understanding of the relationship between structural complexity, productivity, and adaptability of forests based on principles of thermodynamics. For. Ecol. Manage. 544, 121238

Seidel, D., Annighöfer, P., Ehbrecht, M., Magdon, P., W¨ollauer, S., Ammer, C., 2020. Deriving stand structural complexity from airborne laser scanning data—what does it tell us about a forest? Remote Sens. 12, 1854.

Shahverdi, M., Dashti, H., Taghiyari, H.r., Heshmati, S., Gholamiyan, H., Hossein, M.a. (2013). The Impact of red heartwood on drying characteristics and mass transfer coefficients in beech wood. Austrian Journal of Forest Science 130: 85-101.

Shannon, C.E., (1948). A mathematical theory of communications. Bell Syst. tech. j. 27, 379–423.

Shumilov, O.I.; Kasatkina, E.A.; Mielikainen, K.; Timonen, M.; Kanatjev, A.G. Palaeovolcanos, (2011). 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.

Scharnweber, T., Manthey, M., Criegee, C., Bauwe, A., Schröder, C., & Wilmking, M. (2011). Drought matters–Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. Forest Ecology and Management, 262(6), 947-961.

Schweingrub, F.H.; Eckstein, D.; Serre-Bachet, F.; Braker, O.U. Identification, (1990). Presentation and Interpretation of Event Years and Pointer Years in Dendrochronology. Dendrochronologia, 8, 9–38.

Schweingruber, F. H., (1996). Tree Rings and Environment Dendroecology. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf, 609 p.

Sitková, Z., Strelcová, K., Jezík, M., Sitko, R., Pavlenda, P., & Hlásny, T. (2014). How does soil water potential limit the seasonal dynamics of sap flow and circumference changes in European beech?. Lesnicky Casopis, 60(1), 19.

Slodicak, M., Novak, J., Balcar, V., Sramek, V., Kulhavy, J., Sisak, L., & Pulkrab, K. (2008) Forestry concept for air polluted area of the Krušné hory Mts.(Erzgebirge). Sektion Ertragskunde Jahrestagung, 144.

Slodičák, M., & Kacálek, D. (2009). Forestry management in the Krušné hory mountains. Zprávy Lesnického Výzkumu, 54(special issue).

Sohn, J.A., Hartig, F., Kohler, M., Huss, J., Bauhus, J., 2016a. Heavy and frequent thinning promotes drought adaptation in Pinus sylvestris forests. Ecol. Appl.: a Publ. Ecol. Soc. Am. 26, 2190–2205.

Sohn, J.A., Saha, S., Bauhus, J., 2016b. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. For. Ecol. Manag. 380, 261–273.

Stępniewska, H., Jankowiak, R., Bilański, P., & Hausner, G. (2021). Structure and Abundance of Fusarium Communities Inhabiting the Litter of Beech Forests in Central Europe. Forests, 12(6), 811.

Steubing, L., Fangmeier, A., Both, R., & Frankenfeld, M. (1989). Effects of SO_2, NO_2, and O_3 on population development and morphological and physiological parameters of native herb layer species in a beech forest. Environmental pollution, 58(4), 281-302.

Suss, H., Muller-Stoll, W. R. (1980). Changes in some characteristics of beech wood in relation to stem height. Holztechnologie, 21(2), 72-76.

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(2), 3-11.
Šmilauer, P., Lepš, J., 2014. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5. Cambridge university press.
Štefančík I., Bošeľa M., (2014). An influence of different thinning methods on qualitative wood production of European beech (*Fagus sylvatica* L.) on two eutrophic sites in the Western Carpathians. Journal of Forest Science 60: 406–416.
Talkner, U., Meiwes, K. J., Potočić, N., Seletković, I., Cools, N., De Vos, B., & Rautio, P. (2015). Phosphorus nutrition of beech (*Fagus sylvatica* L.) is decreasing in Europe. Annals of forest science, 72(7), 919-928.
Tegel, W., Seim, A., Hakelberg, D., Hoffmann, S., Panev, M., Westphal, T., & Büntgen, U. (2014). A recent growth increase of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Mediterranean distribution limit contradicts drought stress. European Journal of Forest Research, 133(1), 61-71.

Thom, D., Sommerfeld, A., Sebald, J., Hagge, J., Müller, J., Seidl, R., 2020. Effects of disturbance patterns and deadwood on the microclimate in European beech forests. Agric. For. Meteorol. 291, 108066.
Tkaczyk, M., Sikora, K., Nowakowska, J. A., Kubiak, K., & Oszako, T. (2014). Effect of CO2 enhancement on beech (*Fagus sylvatica* L.) seedling root rot due to *Phytophthora plurivora* and *Phytophthora cactorum*. Folia Forestalia Polonica. Series A. Forestry, 56(3).

Tropf, J., Bien, S., Eurich, L., Grüner, J., Langer, G.J., 2022. Pilzliche Sch¨aden an der Rotbuche. AFZ – Der Wald 77, 32–35.
Vacek S., Hejcman M. (2012): Natural layering, foliation, fertility and lant species composition of a Fagus sylvatica stand above the alpine timberline in the Giant (Krkonoše) Mts., Czech Republic. European Journal of Forest Research, 131(3): 799.810.
Vacek S., Vacek Z., Kalousková I., Cukor J., Bílek L., Moser W. K., Bulušek D., Podrázský V., Řeháček D. 2018b. 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.
Vacek, S., Bulušek, D., Vacek, Z., 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, 132, 81-102.
Vacek, S., Remeš, J., Vacek, Z., Bílek, L., Štefančík, I., Baláš, M., Podrázský, V. (2018a): Pěstování lesů. Česká zemědělská univerzita.
Vacek, Z., Cukor, J., Linda, R., Vacek, S., Šimůnek, V., Brichta, J., ... & Prokůpková, A. 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., 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.

Vangi, E., Dalmonech, D., Cioccolo, E., Marano, G., Bianchini, L., Puchi, P.F., Grieco, E., Cescatti, A., Colantoni, A., Chirici, G., Collalti, A., 2024b. Stand age diversity (and more than climate change) affects forests' resilience and stability, although unevenly. J. Environ. Manag. 366, 121822.

Vangi, E., Dalmonech, D., Morichetti, M., Grieco, E., Giannetti, F., D'Amico, G., Nakhavali, M., Chirici, G., Collalti, A., 2024a. Stand age and climate change effects on carbon increments and stock dynamics. Forests 15 (7), 1120.

Verdonck, S., Geussens, A., Zweifel, R., Thomaes, A., Van Meerbeek, K., Muys, B. 2025. Mitigating drought stress in European beech and pedunculate oak: The role of competition reduction. *Forest Ecosystems,* 13, 100303.
Větrovský, T., Voříšková, J., Šnajdr, J., Gabriel, J., & Baldrian, P. (2011). Ecology of coarse wood decomposition by the saprotrophic fungus *Fomes fomentarius*. Biodegradation, 22(4), 709-718.

Vettraino, A. M., Jung, T., & Vannini, A. (2008). First report of *Phytophthora cactorum* associated with beech decline in Italy. Plant disease, 92(12), 1708-1708.

Von Oheimb G., Westphal C., Tempel H., Härdtle W. (2005): Structural pattern of a near-natural beech (Fagus sylvatica) forest (Serrahn, northeast Germany). Forest Ecology and Management., 212: 253–263.

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.

Walthert, L., Ganthaler, A., Mayr, S., Saurer, M., Waldner, P., Walser, M., Zweifel, R., von, Arx G, 2021. From the comfort zone to crown dieback: sequence of physiological stress thresholds in mature European beech trees across progressive drought. Sci. Total Environ. 753, 141792.

Walthert, L., Ganthaler, A., Mayr, S., Saurer, M., Waldner, P., Walser, M., ... & von Arx, G. (2021). From the comfort zone to crown dieback: Sequence of physiological stress thresholds in mature European beech trees across progressive drought. Science of the Total Environment, 753, 141792.

Wolters, V. (1991). Effects of acid rain on leaf-litter decomposition in a beech forest on calcareous soil. Biology and fertility of soils, 11(2), 151-156.

Wortemann, R., Herbette, S., Barigah, T. S., Fumanal, B., Alia, R., Ducousso, A., ... & Cochard, H. (2011). Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. Tree physiology, 31(11), 1175-1182.

Zang, C., Buras, A., Cecile, J., Mudelsee, M., Schulz, M., Pucha-cofrep, D. Package, (2018). 'dplR' R, Dendrochronology Program Library in R Version. (Available online: https://r-forge.r-project.org/projects/dplr/ (accessed on 25 June 2020).

Zierdt, P., & Weber, A. (2015). Processing and Characterization of Wood Plastic Composites from bio-based Polyamide 11 and chemically modified Beech Fibers. In Materials Science Forum (Vol. 825, pp. 1039-1046). Trans Tech Publications Ltd.

Zimmermann, J., Hauck, M., Dulamsuren, C. et al. (2015). Climate Warming-Related Growth Decline Affects Fagus sylvatica, But Not Other Broad-Leaved Tree Species in Central European Mixed Forests. Ecosystems 18, 560–572,. https://doi.org/10.1007/s10021-015-9849-x

6 Diskuze

Tematický okruh 1 – Review o buku lesním (článek 1: European beech (*Fagus sylvatica* L.): A promising candidate for future forest ecosystems in Central Europe amid climate change) dokládá, že buk lesní je v současnosti považován za klíčovou dřevinu pro budoucí lesní ekosystémy střední Evropy, zejména v kontextu probíhajících klimatických změn a ústupu smrku ztepilého z nižších a středních poloh (Bolte et al., 2010; Kramer et al., 2010). Buk je typickou klimaxovou a stínomilnou dřevinou, která v minulosti ztratila velkou část svého přirozeného zastoupení, avšak v současnosti opět expanduje především ve středních a vyšších polohách, kde je schopen vytvářet stabilní, přírodě blízké porosty (von Oheimb et al., 2005; Barna, 2011). Jeho schopnost přirozené obnovy je podmíněna nejen dostatkem semen a vhodnými mikroklimatickými podmínkami, ale také ochranou před okusem spárkatou zvěří, která byla v posledních dekádách identifikována jako jeden z hlavních limitujících faktorů úspěšné obnovy (Clasen et al., 2011; Frauendorf et al., 2016; Vacek, 2017a; Carpio et al., 2021).

Buk vykazuje vysokou ekologickou plasticitu a je schopen prosperovat na širokém spektru půdních typů, s výjimkou extrémně zamokřených či naopak suchých stanovišť (Leuschner et al., 2006; Durrant et al., 2016). V optimálních podmínkách s dostatkem srážek a živin je jeho produkční potenciál velmi vysoký, což dokládají i recentní data o růstových parametrech a produkci biomasy (Aertsen et al., 2014b; Vacek et al., 2019b). Na druhé straně je buk citlivý na dlouhodobé sucho, extrémní výkyvy teplot a pozdní mrazy, které v nižších a sušších polohách vedou k poklesu vitality, produkce a konkurenční schopnosti (Tegel et al., 2014; Knutzen et al., 2017; Gazol et al., 2019). V těchto oblastech je jeho růst často limitován dostupností vody a živin, což potvrzují i výsledky Michelota et al., (2012) a Silva et al., (2012).

Z hlediska produkčních a ekologických vlastností je buk schopen vytvářet jak čisté, tak smíšené porosty s dalšími dřevinami, přičemž smíšené a strukturálně diferencované porosty vykazují vyšší stabilitu a odolnost vůči klimatickým extrémům (Pretzsch et al. 2013, 2021; Bošeľa et al., 2016a; Vacek et al., 2021a). Výběrné a podrostní hospodaření, založené na podpoře přirozené obnovy, pozitivní selekci a postupné

přeměně věkově stejnorodých porostů na strukturálně bohatší a druhově pestré lesy, je považováno za nejvhodnější strategii v podmínkách klimatické změny (Brang et al., 2014; Messier et al., 2015). Vhodnost těchto systémů byla potvrzena i v dlouhodobých pokusech v různých regionech střední Evropy (Štefančík et al., 2018; Vacek et al., 2021b).

Z pohledu biotických hrozeb je buk obecně považován za dřevinu s nízkou náchylností k většině škůdců, avšak v posledních letech vzrůstá význam některých patogenů, především rodu *Phytophthora* (Corcobado et al., 2020) a houbových chorob kůry (Mititelu et al., 2021). Největším rizikem v raných vývojových stadiích zůstává intenzivní okus spárkatou zvěří, který významně omezuje přirozenou obnovu a vede k deformaci, zakrslosti a snížení kvality semenáčků (Clasen et al., 2011; Hejel et al., 2016; Vacek, 2017b). Tento trend je patrný napříč střední Evropou, jak dokládají i recentní studie z Německa, Polska, Slovenska a Rakouska (Šuleková, Kodrík, 2011; Katona et al., 2013; Barna et al., 2015; Murphy, 2021). Preferenční okus často postihuje rozptýlené a pionýrské dřeviny, což vede k jejich ústupu a následné homogenizaci porostů, jak potvrzují i výsledky Katony et al., (2013) a Bernarda et al., (2017).

Významným adaptačním opatřením v kontextu klimatické změny je diverzifikace druhové skladby, podpora mozaikové a vícevrstvé struktury porostů s využití přírodě blízkých způsobů hospodaření (Brang et al., 2014; Bošeľa et al., 2016b; Pretzsch et al., 2021). Tyto strategie zvyšují nejen stabilitu a produkční schopnost, ale také sekvestraci uhlíku a odolnost vůči abiotickým i biotickým stresorům (Seidl et al., 2011; Lindner et al., 2014; Messier et al., 2015). V případě buku je klíčové sledovat vývoj posunů lesních vegetačních stupňů a přizpůsobovat hospodářská opatření aktuálním klimatickým trendům (Vanoni et al., 2016; Machar et al., 2017). Recentní modelové studie potvrzují, že v optimálních stanovištích lze očekávat další expanzi buku do vyšších poloh a severnějších oblastí, zatímco v marginálních a sušších lokalitách může být jeho vitalita a produkce výrazně ohrožena (Penuelas, Boada, 2003; Pavlović et al., 2019; Cukor et al., 2022).

Tematický okruh 2 – Škody zvěří (článek 2: Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts.

/Czech Republic and Germany/) dokládá značné poškozování přirozené obnovy v bučinách Krušných hor. Přirozená obnova je zde výrazně ovlivněna okusem spárkaté zvěře, v průměru bylo poškozeno 78 % jedinců, včetně 79 % buku lesního. Tyto hodnoty jsou vyšší než v některých jiných oblastech střední Evropy – například Oheimb et al. (2005) uvádějí ve srovnatelných bučinách v severovýchodním Německu poškození okusem pod 30 %, zatímco v polských bučinách Baran et al. (2015) zaznamenali 40–60 %. Naopak v některých českých pohořích byly zjištěny obdobně vysoké hodnoty – v Orlických horách 56–79 % (Vacek et al. 2014), v Jizerských horách 20–44 % (Slanař et al. 2017) a v Krkonoších až 80 % (Prokůpková et al. 2020).

V Krušných horách byla hustota přirozené obnovy stanovena v rozmezí 23 300–114 100 jedinců na hektar (průměrně 72 600 jedinců/ha), přičemž buk lesní tvořil v průměru 88 % obnovy, což odpovídá jeho podílu v mateřském porostu (90 %). Významná byla však příměs pionýrských dřevin, zejména břízy bělokoré (3 600 ks/ha) a jeřábu ptačího (1 700 ks/ha), což odpovídá výsledkům práce Van Heese et al. (1996) a Żywiece a Ledwońe (2008) z obdobných stanovišť. Přítomnost těchto druhů v obnově je spojena s disturbancemi, šířením semen větrem z okolních porostů i šířením semen zvěří a ptáky, jak uvádí Karlsson (2001) a Dobrovolný a Tesař (2010). Výrazný podíl pionýrských dřevin v obnově byl popsán také Slanařem et al. (2017) v Jizerských horách.

Nejvíce byly poškozovány vtroušené listnáče, konkrétně javor klen (98 %) a olše lepkavá (97 %), zatímco smrk ztepilý (31 %) a dub zimní (50 %) byly poškozovány nejméně. Tato selektivita je v souladu se závěry Ammera (1996), Motty (2003), Konôpky a Pajtíka (2015) i Bernarda et al. (2017), kteří uvádějí, že zvěř preferuje měkké listnáče a jedli, zatímco jehličnany a tvrdé listnáče jsou pro ni méně atraktivní. Preferenční okus pionýrských a rozptýlených dřevin může vést k jejich ústupu z obnovy a k homogenizaci druhového složení, což potvrzuje i Schulze et al. (2014), kteří popisují pokles diverzity v důsledku dlouhodobého okusu.

Významný negativní vliv byl prokázán také na růstovou dynamiku a kvalitu obnovy. Terminální okus snížil průměrnou výšku jedinců až o 40 %, přičemž jedinci bez poškození dosahovali průměrné výšky 119 cm, zatímco nově poškození jedinci pouze 63 cm a opakovaně poškození 79 cm. Podobné snížení výšky v důsledku

opakovaného okusu bylo popsáno také v Alpách (D'Aprile et al. 2020) a v Krkonoších (Prokůpková et al. 2020). Olesen a Madsen (2008) i Madsen a Hahn (2008) potvrzují, že jakýkoliv typ okusu významně snižuje kvalitu a vitalitu obnovy. Opakovaný okus navíc zvyšuje mortalitu a snižuje šanci semenáčků dosáhnout horního stromového patra, což dokládají i Dittmar et al. (2003) a Reimoser a Gossow (1996).

Diverzita přirozené obnovy byla v Krušných horách hodnocena jako nízká až střední, což odpovídá poznatkům Vacka et al. (2015b) z Broumovska, kde byla druhová pestrost obnovy v čistých bučinách rovněž nízká. Výrazně vyšší diverzita byla zaznamenána v porostech s větším podílem příměsí a v místech s nižším zakmeněním (Slanař et al. 2017; Hájek et al. 2020). Prostorová struktura obnovy byla převážně agregovaná, což je typické pro přirozenou obnovu v podmínkách vysoké hustoty mateřského porostu a mikrostanovištní variability (Nagel et al. 2006; Paluch 2007). Agregace semenáčků je často spojena s mikroreliéfem, dostupností světla a šířením semen, ale může být ovlivněna i preferenčním okusem zvěře, který mění prostorové rozložení přežívajících jedinců.

Výsledky PCA analýzy potvrdily, že kvalita přirozené obnovy je negativně korelována s poškozením zvěří, zatímco hustota obnovy byla negativně ovlivněna zakmeněním mateřského porostu a pozitivně korelována s nižší nadmořskou výškou a větší dostupností světla. Tyto vztahy byly popsány i v jiných studiích (Vacek et al. 2017b; Ambrož et al. 2015), které zdůrazňují význam managementu horního patra a mikrostanovištních podmínek pro úspěšnou obnovu. S rostoucí nadmořskou výškou byla zaznamenána nižší hustota i kvalita obnovy a vyšší míra poškození, což může souviset nejen s klimatickými faktory, ale i s vyšší koncentrací zvěře v horských oblastech (Angst, Kupferschmid, 2023).

V kontextu evropského lesnictví je problematika okusu zvěří jedním z hlavních limitujících faktorů pro přirozenou obnovu, biodiverzitu i dlouhodobou stabilitu lesních ekosystémů. Výsledky této studie potvrzují, že bez účinné regulace zvěře a podpory strukturální a druhové pestrosti není možné zajistit dlouhodobou stabilitu a adaptabilitu bukových ekosystémů v podmínkách probíhající klimatické změny, což je v souladu se syntézami Pretzsche et al. (2013) a Dănescu et al. (2016).

Tematický okruh 3 se zabývá růstovými procesy buku (článek 3 a 4). Článek 3 (Growth Responses of European Beech /*Fagus sylvatica* L./ and Oriental Beech /*Fagus orientalis* Lipsky/ Along an Elevation Gradient Under Global Climate Change) dokládá specifika růstové dynamiky a produkčního potenciálu buku lesního a buku východního s ohledem na výškový gradient. Buky byly zásadně ovlivněny kombinací klimatických faktorů, nadmořskou výškou a stanovištními podmínkami. Bylo potvrzeno, že buk lesní vykazuje vyšší produkční potenciál a schopnost sekvestrace uhlíku v porovnání s bukem východním, což je v souladu s poznatky Pretzsche a Hilmerse (2024), kteří zdůrazňují význam strukturální diverzity a vysoké biomasy bučin pro mitigaci klimatických změn. V analyzovaných porostech se objem o buku lesního pohyboval v rozmezí 88–822 m³/ha, zatímco u buku východního dosahoval 215–589 m³/ha. S rostoucí nadmořskou výškou byl pozorován pokles zásoby, výšky i přírůstu, což odpovídá přírodě blízkým bučinám střední Evropy (von Oheimb et al., 2005; Fuchs et al., 2024). Významnou roli v růstové odezvě sehrává také expozice a sklon svahu, přičemž vyšší produkce byla zaznamenána na severních expozicích (Valipour et al., 2013).

Z hlediska sekvestrace uhlíku bylo zjištěno, že buk lesní ukládá v biomase v průměru o 33 % více uhlíku než buk východní, přičemž hodnoty se pohybovaly od 37 t/ha v nížinách do 361 t/ha v horských oblastech. Tyto výsledky potvrzují i pan-evropské studie, které ukazují, že staré a přírodě blízké lesy mají zásadní význam pro ukládání uhlíku a že největší podíl biomasy je akumulován v největších jedincích (Keith et al., 2024). Rozdíly v počtu jedinců na hektar mezi druhy lze přičíst nejen reprodukční strategii, ale i vegetativnímu rozmnožování, které je u buku východního častější (Moridi et al., 2015). Významné rozdíly v růstové odezvě mezi oběma druhy byly zaznamenány i v rámci jednotlivých nadmořských výšek, což potvrzuje potřebu detailního zohlednění stanovištní variability při plánování hospodaření.

Analýza šířky letokruhu ukázala, že průměrná roční šířka letokruhu buku lesního se pohybovala mezi 0,637–1,993 mm, zatímco u buku východního mezi 0,679–1,796 mm. S rostoucí nadmořskou výškou byla pozorována nejen redukce přírůstu, ale i zvýšená variabilita růstu, což odpovídá výsledkům Králíčka et al., (2017) a Šimůnka et al., (2019). Nejvyšší přírůst byl zaznamenán v nejnižších polohách, kde však v posledních dvaceti letech došlo k poklesu radiálního růstu o 13–19 %, zatímco v horských

oblastech byl naopak zaznamenán nárůst o 6–10 %. Tento trend je v souladu s výsledky Dulamsurena et al., (2017) a Martinez del Castillo et al., (2022), kteří předpovídají s pokračující klimatickou změnou pokles růstu buku v nížinách a zvýšení růstu v horských oblastech. Podobné výsledky uvádí i Bošeľa et al., (2016), kteří zdůrazňují, že odezva buku na klimatické změny je prostorově velmi variabilní a závisí na produktivitě stanoviště a způsobu hospodaření.

Významným zjištěním je narůstající frekvence tzv. negativních let (NPY), tedy let s extrémně nízkým přírůstem, což odráží rostoucí výskyt klimatických extrémů v posledních dekádách. V nížinách byl hlavním limitujícím faktorem růstu nedostatek srážek během vegetační sezóny, zatímco v horských oblastech byly růstové limity spojeny s nízkými teplotami a pozdními mrazy. Tento vzorec je v souladu s výsledky Di Filippa et al., (2007), kteří popsali pozitivní vliv letních srážek na růst buku ve střední a jižní Evropě a negativní dopad sucha a extrémních teplot. Naopak v severní a severovýchodní Evropě je růst buku limitován kombinací jarních mrazů a letního sucha (Weigel et al., 2018; Muffler et al., 2020).

Korelační analýza potvrdila, že buk lesní je citlivější na teplotu vzduchu i srážky než buk východní, přičemž u buku lesního byly významné jak teploty aktuálního, tak předchozího roku, zatímco u buku východního byl rozhodující pouze aktuální rok. Největší citlivost na klimatické proměnné byla zaznamenána ve středních polohách (740–950 m n. m.), což potvrzují i další studie z různých částí areálu buku (Di Filippo et al., 2007; Šimůnek et al., 2019; Yaman et al., 2020). Zásadní vliv na radiální růst měly zejména teploty a srážky v červenci, které určovaly šířku letokruhu a tím i produkční potenciál porostů. Podobné výsledky uvádí Haghshenas et al., (2016) pro oblast Kaspického moře, kde byla růstová odezva buku východního na srážky méně výrazná než na teplotu.

Výsledky této studie potvrzují, že s pokračující klimatickou změnou lze očekávat ústup buku z nižších a sušších stanovišť a jeho přesun do vyšších poloh, kde bude růstová dynamika urychlována zvyšujícími se teplotami (Dulamsuren et al., 2017; Pavlović et al., 2019; Martinez del Castillo et al., 2022). V nižších polohách bude hlavním limitujícím faktorem růstu nedostatek srážek a extrémní výkyvy teplot, zatímco v horských oblastech může být růst stimulován oteplením, pokud nebude limitován

jinými faktory, jako jsou pozdní mrazy nebo omezená délka vegetační sezóny. Tyto trendy jsou v souladu s rozsáhlými modelovými studiemi, které předpovídají pokles růstu buku až o 20–50 % v jižní Evropě do roku 2090, zatímco v severních oblastech lze očekávat mírné zvýšení růstu (Bosela et al., 2016; Charru et al., 2017; Martinez del Castillo et al., 2022).

Z hlediska dlouhodobé stability a odolnosti bukových lesů je klíčová strukturální a druhová diverzita, která zvyšuje schopnost ekosystému čelit klimatickým extrémům a podporuje sekvestraci uhlíku (Pretzsch et al., 2013; Ammer, 2019; Keith et al., 2024). Význam starých a přírodě blízkých lesů pro sekvestraci uhlíku potvrzují i nedávné pan-evropské studie, které ukazují, že potenciál ukládání uhlíku v těchto ekosystémech je až dvojnásobný oproti běžně obhospodařovaným lesům (Keith et al., 2024). Zároveň je však třeba zohlednit, že růstová odezva buku je ovlivněna nejen klimatem, ale i managementem, hustotou porostu, půdními vlastnostmi a genetickou variabilitou (Pluess, Weber, 2012; Aertsen et al., 2014a; Mellert, Šeho, 2022).

Jak už z pohledu na klimatickou změnu vyplývá, jedním z limitujících faktorů pro existenci nejen bukových porostů je voda. Publikace č. 4 (Impact of technical water retention on European beech /*Fagus sylvatica* L./ resilience and growth dynamics) v rámci **tematického okruhu 3** se zabývá zhodnocením technických opatření pro zadržování vody v bukových porostech s ohledem na jejich růst a vitalitu v podmínkách probíhající klimatické změny. Bylo potvrzeno, že klimatické faktory, především teplota vzduchu a dostupnost vody, hrají zásadní roli v růstové dynamice buku lesního, což je v souladu s poznatky Scharnwebera et al., (2019) a Pretzsche et al., (2014), kteří uvádějí, že dlouhodobé sucho a extrémní teploty zásadně snižují vitalitu a přírůst buku v celé Evropě. Zjištěno bylo, že na stanovišti s vyšší půdní vlhkostí byl radiální růst buku lesního výrazně větší a více závisel na teplotě vzduchu než na srážkách, zatímco na sušším stanovišti nebyla tato závislost tak výrazná, což potvrzuje i práce Králíčka et al., (2017) a Vacka et al., (2022).

Analýza vlivu technických opatření ukázala, že kontrolní plocha bez zásahu vykazovala nejvyšší radiální přírůst buku, zatímco nejnižší růst byl zaznamenán u varianty se vsakovací jímkou pod propustkem. Tento výsledek je v souladu s tvrzením Tegela et al., (2014) a Scharnwebera et al., (2019), že minimální narušení půdních a

vodních poměrů je pro vitalitu buku příznivé, zatímco zásahy do půdního prostředí mohou vést k narušení kořenového systému a omezení efektivního využití vody. Významné byly také sezónní změny v tloušťce kmene, kdy největší pokles radiálního růstu byl pozorováno u varianty se vsakovací jímkou bez propustku, zejména v časném jaru, což indikuje vyšší stres v období sucha. Podobné reakce byly popsány Brunnerem et al. (2015), kteří upozorňují, že zásahy do půdní vlhkosti mohou být v různých podmínkách jak přínosem, tak zátěží pro stromy.

Průběh transpirace ukázal, že maximální denní transpirační dávky buku dosahovaly 90–120 litrů na strom a den, přičemž varianta se vsakovací jímkou pod propustkem vykazovala po celé vegetační období nižší hodnoty transpiračních toků ve srovnání s ostatními variantami. Zajímavé je, že v druhé polovině sezóny došlo u této varianty k navýšení transpirace, což však nevedlo ke zvýšení přírůstu kmene. Tento fenomén lze vysvětlit adaptační reakcí kořenového systému, který může expandovat do prostoru s vyšší dostupností vody (Pretzsch et al., 2018; Steckel et al., 2020). Zároveň však zvýšená transpirace bez odpovídajícího růstu může signalizovat, že jiné faktory, například dostupnost živin nebo mikroklimatické podmínky, limitují růstovou odezvu buku (Leuschner, Ellenberg, 2021).

Z hlediska vztahu mezi srážkami a prouděním mízy bylo potvrzeno, že reakce transpirace na srážky je velmi rychlá, což je v souladu s výsledky Weithmanna et al., (2022), kteří prokázali vysokou citlivost buku na aktuální dostupnost vody v půdě. Přesto však žádný z testovaných zásahů nevedl k jednoznačnému zlepšení vodního režimu nebo růstu ve srovnání s kontrolní plochou. Podobné závěry uvádí i Ellison et al., (2017), kteří upozorňují, že přirozená dynamika půdní vlhkosti a minimální zásahy do vodního režimu jsou často nejefektivnější strategií pro podporu vitality a růstu buku v měnícím se klimatu.

Výsledky také ukazují, že efektivita technických opatření je výrazně ovlivněna stanovištními podmínkami. Na stanovišti s vyšší půdní vlhkostí nebyly mezi variantami zjištěny významné rozdíly v růstu nebo ve vodním deficitu kmene, zatímco na sušším stanovišti se projevily větší sezónní výkyvy. Tento poznatek je v souladu se závěry Vospernika et al., (2023), kteří zdůrazňují, že účinnost vodohospodářských opatření je výrazně závislá na půdních vlastnostech, textuře a schopnosti půdy zadržovat vodu.

V širším kontextu klimatické změny je zřejmé, že technická opatření mohou mít pouze omezený nebo krátkodobý efekt na růst a fyziologii buku, což potvrzují i recentní syntézy Bouriauda et al., (2005), Steckela et al., (2020) a Leuschnera (2020). Dlouhodobá odolnost a produkční potenciál bukových lesů budou záviset především na přirozených adaptačních mechanismech, diverzitě druhové skladby a minimalizaci zásahů do půdního prostředí. Zároveň je nezbytné přizpůsobit lesnický management aktuálním klimatickým trendům a podporovat strukturální pestrost porostů, což je v souladu s doporučeními Branga et al., (2014), Del Ría et al., (2022) a Vacka et al. (2023).

Výsledky **tematického okruhu 4** Pěstování bukových porostů (článek 5: Different Management Strategies for Sustainability of European Beech Forests under Game Pressure and Climate Change in Czechia Mountains.) jednoznačně potvrzují že zvolený hospodářský způsob má zásadní vliv zejména na produkci a sekvestraci uhlíku, ale také i na druhovou i strukturální diverzitu stromového patra. Nejvyšší zásoba porostu (742 $m^3.ha^{-1}$) byla dosažena u holosečného způsobu, podobného výsledku bylo dosaženo v práci Alessandrini et al. (2011), která dokumentovala zásobu dřeva v přestárlých bučinách Apenin (až 715 $m^3.ha^{-1}$). V kontextu České republiky však podobně vysoká zásoba patří k výjimečným hodnotám, běžnější je zásoba v rozmezí 300–600 $m^3.ha^{-1}$, jak uvádějí např. Vacek et al. (2015) a Fuchs et al. (2021). Podrostní (clonný) způsob vykazoval nejvyšší průměrné výšky stromů (27,0 m) a tloušťky (60,9 cm), ale celková zásoba byla o 24,8% nižší než u holosečné způsobu. To naznačuje, že podrostní způsob vytváří příznivé mikroklimatické podmínky pro vývoj jednotlivých stromů, což podporují i zjištění Pretzsche et al. (2015), kteří zdůrazňují pozitivní efekt prosvětlení na vývoj koruny a následný tloušťkový přírůst. Výběrný způsob se jednoznačně vyznačoval nejvyšší strukturální a druhovou diverzitou – osm z deseti indexů biodiverzity dosahovalo zde signifikantně vyšších hodnot. To odpovídá výsledkům Schalla et al. (2020), kteří prokázali, že strukturálně heterogenní lesní porosty podporují nejvyšší míru regionální biodiverzity. Na rozdíl od holosečí nebo podrostního způsobu, je výběrný způsob schopen dlouhodobějšího udržení vícevrstvé struktury, která lépe reaguje na možné disturbance i klimatické extrémy (Brang et al., 2014). Sekvestrace uhlíku byla zjištěna nejvyšší u holosečného způsobu (316 $t.ha^{-1}$). Výsledky podporují práci Collalti et al. (2018), kteří ukazují, že

intenzivně řízené porosty akumulují uhlík efektivněji než porosty ponechané samovývoji. Vzhledem k rostoucímu významu lesů jako nástrojů mitigace klimatické změny je však třeba při plánování těžby zvažovat nejen uhlíkový výnos, ale i dlouhodobou stabilitu lesních porostů (Pretzsch et al., 2014).

Hustota přirozené obnovy na trvale výzkumných plochách činila v průměru 27 420 ks.ha^{-1} (23 370 – 31 926 ks.ha^{-1}), přičemž nejvyšší hustota byla zaznamenána ve výběrném způsobu a nejnižší v holosečném způsobu. To odpovídá hodnotám dokumentovaným například v přírodních bučinách Slovenska (Korpeľ, 1978) nebo Albánie (Meyer et al., 2003), kde se úspěšná obnova pohybuje kolem 20 000 až 30 000 ks.ha^{-1}. Obdobné hodnoty uvádí i Prokůpková et al. (2020) z Krkonoš a Vacek et al. (2015) z Broumovska. Variabilita hustoty a výšky přirozené obnovy závisela především na uzavřenosti korunového zápoje a rozložení a velikosti mezer, tj. na světelných podmínkách v porostu. Průměrná výška přirozené obnovy byla 71 cm. Nejvyšší výšky obnovy byly zaznamenány ve výběrné variantě (84 cm), kde byly pozorovány i jedinci přesahující výšku 300 cm, zatímco nejnižší výšky byly zaznamenány ve variantě holoseče (55 cm). Fuchs et al. (2021) z Krušných hor uvádějí, že výška přirozené obnovy buku se pohybovala od 43 cm do 144 cm, podobně jako v Krkonoších (Prokůpková et al. 2020). Ve všech analyzovaných variantách hospodaření byla přirozená obnova tvořena převážně jedinci buku, a to v 70–100 %, což je v souladu se zjištěními Ellenberga a Leuschnera (2010), Vacka et al. (2014, 2015, 2017) a Žemaitis et al. (2019). Podíl buku ve složení podrostu byl přibližně stejný jako v horním patře, jak uvádějí Bílek et al. (2009) a Vacek et al. (2014, 2015, 2017). Pretzsch et al. (2014) rovněž uvedli, že zastoupení různých druhů stromů závisí především na aktuálním mateřském porostu, nadmořské výšce, složení půdy a srážkách. Pokud jde o poškození přirozené obnovy okusem, nejvyšší poškození bylo zaznamenáno ve variantě výběrné (82,4 %) ve srovnání s holosečí (63,6 %) a clonné variantě hospodaření (59,4 %). Stav a typ poškození významně ovlivňují výškovou strukturu obnovy. Většina přirozené obnovy se vyskytovala ve výškových třídách 20–80 cm, kde převládalo poškození staré, zejména terminální a boční okus. Pokud jde o nové poškození, volila zvěř obnovu s výškou 20–40 cm, kde bylo nejčastější terminální poškození. Jakýkoli typ okusu silně ovlivňuje kvalitu a vitalitu přirozené obnovy, jak dokládají Olesen a Madsen (2008) a Madsen a Hahn (2008). Nejvíce poškozeným

druhem stromu byl jasan (98,0 %), následovaný jeřábem (88,1 %) a javorem (72,0 %). Buk utrpěl škody na 68,5 % jedinců.

Nejnižšího radiální růstu bylo zaznamenáno v holosečné variantě (1,11 mm), zatímco v podrostní variantě byl o 18 % vyšší (1,31 mm) a ve výběrové variantě o 36,9 % vyšší (1,52 mm). Růst je ovlivněn řadou vnitřních a vnějších faktorů, včetně věku stromu, struktury porostu, zásahů v rámci hospodaření, znečištění ovzduší, dostupnosti vody, teploty vzduchu (a délky vegetačního období), příchozího slunečního záření a přísunu dusíku a fosforu (Bošeľa et al., 2016a; Leuschner, Ellenberg, 2017; Sharma et al., 2019; Hájek et al., 2021). Z hlediska klimatických faktorů měsíční teploty měly větší vliv na radiální růst buku než srážky. Srážky měly obecně pozitivní vliv, zejména na začátku jara aktuálního roku. Růst buku může být také negativně ovlivněn pozdními jarními mrazy (Matějka et al., 2010; Stjepanović et al., 2018; Šimůnek et al., 2019) a dlouhodobým suchem (Geßler et al., 2007; Granier et al., 2007; Maes et al., 2019) Nejcitlivější variantou hospodaření, z hlediska klimatu s ohledem na srážky, je výběrná varianta. Výběrná varianta charakteristická mikroklimatická heterogenitou a vertikální strukturou, je limitována suchem, a to v důsledku zvýšené potřeby transpirace a omezené dostupnosti vody v hustě vyplněných porostních vrstvách (Verdonck et al., 2025). Z hlediska klimatických vlivů jsou nejdůležitějšími měsíci červen z hlediska teploty a duben z hlediska srážek, podobný vzorec uvádí i Šimůnek et al. (2020), a to i ve vztahu k oblasti slunečních skvrn, která vykazuje výraznější cyklickou variabilitu než teplota nebo srážky samotné. Vhodně zvoleným hospodařením lze cíleně ovlivňovat radiální růst, konkurenční vztahy i biodiverzitu, a tím modulovat strukturu, hustotu a mikroklimatické podmínky porostu a podpořit tak růstovou stabilitu a adaptabilitu bukových porostů v kontextu klimatické změny (Cescatti, Piutti, 1998; Štefančík et al., 2014, 2018; Remeš et al., 2015).

7 Doporučení pro výzkum a praxi

Z výsledků vyplývá, že úspěšná přirozená obnova bukových porostů vyžaduje komplexní management, který zahrnuje regulaci stavů spárkaté zvěře na úroveň odpovídající úživnosti prostředí, využití a aplikaci efektivních ochranných opatření (mechanických, chemických i biologických ochran), podporu přirozené obnovy pod mateřským porostem a pěstování smíšených, strukturně a věkově diferencovaných porostů. V podmínkách klimatické změny je nezbytné upřednostňovat přírodě blízké způsoby hospodaření, zejména podrostní a výběrný způsob a skupinový výběr, které umožňují rychlou reakci na měnící se podmínky a podporují dlouhodobou vitalitu a stabilitu porostů. Doporučeno bylo také sledovat posuny lesních vegetačních stupňů, pečlivě volit provenience buku a podporovat genetickou diverzitu. Vhodné je i začít s přestavbou věkových lesů na mozaikové porosty, a to již v porostech středního věku, podporovat skupinovou přirozenou obnovu a vytvářet pestrou věkovou a prostorovou strukturu, což povede ke vzniku produkčně efektivních, odolných a adaptabilních lesních ekosystémů.

Při dalším výzkumu by bylo vhodné rozšířit celou studii o nové trvalé výzkumné plochy v další lokalitách s ohledem na vertikální členění i prostorové umístění, například v extrémních podmínkách nízkých či vysokohorských polohách. Za zmínku stojí zhodnotit poškození přirozené obnovy i v jiných pohořích České republiky případně i v ostatních státech Evropy. Další rozšiřování výzkumu by mohlo směřovat ke zhodnocování poškození i jiných lesních dřevin nejen buku lesního. Dále je možné sledovat i jiné typy poškozování dřevin zvěří (ohryz, loupání, vytloukání) a vhodně je popsat v kontextu potravních a nutričních potřeb jednotlivých druhů zvěře. Mezi možné další specifikum zhodnocování poškozování přirozené obnovy patří i detailní hodnocení jednotlivých jedinců v periodě např. 5 let, kdy by byly vybraní jedinci trvale označeni a pravidelně kontrolováni. Tím by se zajistilo hodnocení pravidelnosti poškozování zvěří a zároveň vyhodnocena růstová reakce těchto jedinců. Další výzkum by mohl pokračovat ve zhodnocování odrůstání dřevin na současných TVP po delší časovou periodu (např. 20–30 let). Další výzkum by mohl zahrnout zhodnocování ujímavosti a odrůstání přirozené obnovy ve specifických mikroklimatických

podmínkách, např. v blízkosti odumřelého dřeva, ve vazbě na sklon terénu, či při zvýšeném množství skeletovitosti půdy.

Limitace:

Limitace studie je dána velikostí zkoumaných ploch, časovou dotací zhodnocování a také geografickým umístěním trvalých výzkumných ploch. S ohledem na zaměření studie – zhodnocování přirozené obnovy bukových lesů je studie limitována hodnocením ostatních dřevin, které se v příměsi nevyskytovali. Limitace je dána časovou možností sledování vývoje a odrůstání přirozené obnovy, z toho plyne i doporučení pro další výzkum – sledovat v delším časovém hledisku (viz výše), například v horizontu desítek let, kdy by bylo možné pozorovat a zhodnocovat limitace v odrůstání pod tlakem zvěře. Za zmínku stojí i sledování a zaznamenání ujímavosti přirozené obnovy a její vývoj. Delší časové období by bylo také vhodné s ohledem na zjišťování množství přírůstů jednotlivých stromů a průběh klimatické změny, který je predikovatelný, ale nejistý.

Další podměty k výzkumu:

Mezi dalšími podměty k výzkumu a k dalšímu studiu určitě stojí za zmínku zhodnocení různých geneticky variabilních proveniencí buku, které mohou mít výrazný vliv na početnost a kvalitu přirozené obnovy, dynamiku růstu a také na adaptabilnost v rámci zhoršených mezo i mikroklimatických podmínek způsobovaných probíhající klimatickou změnou. Různé druhy proveniencí a směsí mohou hrát roli v osidlování různých stanovišť SLT, které by v čisté směsi buku byly limitní. S ohledem na širokou genetickou variabilitu buku by bylo užitečné zhodnocení nepoškozených versus poškozených jedinců okusem. Tento výzkum by mohl přinést zajímavé odpovědi v potravní atraktivitě či neatraktivitě jedinců v rámci stejného druhu, a vytvořit tak prostor pro možnou genetickou selekci semenného materiálu s ohledem na přirozenou odolnost vůči škodám zvěří.

8 Závěr

V závěrečné kapitole jsou představeny hlavní poznatky, které vyplynuly z provedeného výzkumu a analýzy dynamiky a managementu porostů v Krušnohorské a Krkonošsko-jesenické subprovincii. Následující část shrnuje klíčové výsledky a jejich význam pro lesnickou praxi.

- Bukové lesy a jejich přirozená obnova je významně ovlivňována jak mikrostanovištními podmínkami, tak intenzitou okusu spárkatou zvěří. Bylo zjištěno, že na lokalitách s vyšším tlakem zvěře je přirozené zmlazení buku omezeno, což se projevuje nižší hustotou a horší kvalitou jedinců. Největší škody byly zaznamenány ve středních polohách, kde populace zvěře přesahují únosnou kapacitu prostředí.
- Významným zjištěním bylo, že terminální okus má výrazný dopad na výškový růst jedinců, zatímco boční okus snižuje kvalitu, ale ne vždy růst zcela omezuje. Opakovaný a intenzivní okus může vést až k tzv. bonsajovitosti a úplnému zastavení růstu, což prodlužuje dobu zajištění kultur a zvyšuje náklady na obnovu.
- Výsledky vlivu a vývoje buku lesního v kontextu klimatické změny dokazují, že buk představuje slibného kandidáta pro budoucí lesní ekosystémy střední Evropy.
- Buk je relativně odolný vůči abiotickým i biotickým stresorům, avšak jeho vitalita a produkce jsou silně ovlivněny dlouhodobým suchem, zvýšenými teplotami a extrémními klimatickými výkyvy. V nižších a sušších polohách buk ztrácí konkurenceschopnost, což může vést k poklesu jeho zastoupení, zatímco ve vyšších a vlhčích polohách může jeho význam růst.
- Adaptace na klimatickou změnu zahrnuje zejména výběr vhodných proveniencí, podporu přirozené obnovy a pěstování smíšených, strukturně diferencovaných porostů, které zvyšují odolnost a stabilitu lesních ekosystémů.
- Výběrný způsob hospodaření představuje jeden z nejvhodnějších hospodářských způsobů nakládající s bukem lesním jako klíčovou dřevinou středních a vyšších poloh. Tento hospodářský způsob zajišťuje vysoké množství stromů (ks/ha), stabilní produkci dřeva i vysokou druhovou,

horizontální i vertikální strukturu lesního porostu, což v době klimatické změny, tvoří vhodný přístup pro zajištění funkčnosti a budoucnosti lesních porostů. Na druhou stranu podrostní způsob hospodaření charakteristický nízkým počtem stromů je odolnou variantou vůči klimatickým extrémům a nedostatku srážek. Jako nejméně vhodná varianta se jeví holosečný způsob.

- Bylo zjištěno, že růstová odezva buku je v dlouhodobém horizontu výraznější v souvislosti s posunem hranic lesních vegetačních stupňů a že ve vyšších partiích je limitujícím faktorem především teplota, zatímco v nižších polohách je hlavním limitujícím faktorem nedostatek srážek. Modelování dopadů klimatické změny poskytlo důležité podklady pro navrhování adaptačních opatření v porostech buku, přičemž klíčová je diverzita stanovišť i genofondu a podpora mozaikové, věkově i prostorově pestré struktury lesa.

9 Seznam použité literatury

- Ackzell, L. (1993): A comparison of planting, sowing and natural regeneration for *Pinus sylvestris* (L.) in boreal Sweden. Forest Ecology and Management, 61:229–245.
- Aertsen, W., Janssen, E., Kint, V., Bontemps, J. D., Van Orshoven, J., Muys, B., (2014a): Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. Forest Ecology and Management, 312:252–259.
- Aertsen, W., Kint, V., van Orshoven, J., Özkan, K., Muys, B. (2014b): Climate change impacts on the growth and survival of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the south of its distribution area. Forest Ecology and Management, 330: 1–9.
- Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R., González-Martínez, S.C., Hänninen, H., Kremer, A., Lefèvre, F., Lenormand, T., Yeaman, S., Whetten, R., Savolainen, O., (2013): Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations. Global Change Biology, 19: 1645–1661.
- Aleksandrowicz–Trzcin'ska M., Drozdowski S., Wolczyk S., Bielak K., Zybura, H. (2017): Effects of Reforestation and Site Preparation Methods on Early Growth and Survival of Scots Pine (*Pinus sylvestris L.)* in South-Eastern Poland. Forests 8: 421.
- Alessandrini, A., Biondi, F., Di Filippo, A., Ziaco, E., Piovesan, G. (2011): Tree size distribution at increasing spatial scales converges to the rotated sigmoid curve in two old-growth beech stands of the Italian Apennines. Forest Ecology and Management, *262*(11): 1950–1962.
- 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 Lány Game Enclosure. Forestry Journal, 61(2): 78–88.
- Ameztegui, A., Cabon, A., De Cáceres, M., Coll, L. (2017): Managing stand density to enhance the adaptability of Scots pine stands to climate change: A modelling approach. Ecological Modelling, 356: 141–150.
- 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.

- Ammer C., Stimm B., Mosandl R. (2008): Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth. Tree Physiology, 28: 721–728.
- Ammon, W. (1946): Výberkový princíp vo švajčiarskom lesnom hospodárstve : Skúsenosti z 30-ročného hospodárenia v lese výberkovým. Povereníctva pôdohospodárstva a pozemkovej reformy: Bratislava, 1–115.
- Ammon, W. (2009): Výběrný princip v lesním hospodářství: závěry ze 40-ti let švýcarské praxe: překlad 4. vydání. Lesnická práce.
- Angelstam P., Kuuluvainen T. (2004): Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective. Ecological Bulletins, 117–136.
- Angelstam, P., Kapylova, E., Korn, H., Lazdinis, M., Sayer, J. A., Teplyakov, V., Törnblom, J. (2005): Changing forest values in Europe. Forests in landscapes, 59.
- Angst J.K., Kupferschmid A.D. (2023): Assessing browsing impact in beech forests: the importance of tree responses after browsing. Diversity, 15(2): 262.
- Aranda, I., Sánchez-Gómez, D., de Dios Corcuera, L., Cmarero, J.J., Maestro-Martínez, M., (2018): Dehydrins in maritime pine (*Pinus pinaster*) and their expression related to drought stress response. Tree Physiology, 38: 1147–1158.
- Arrieta S., Suarez F. (2005): Spatial patterns of seedling emergence and survival. Forest Ecology and Management, 205: 267–282.
- Assmann, E. (2013): The Principles of Forest Yield Study: Studies in the Organic Production, Structure, Increment and Yield of Forest Stands.
- Atkinson, MD (1992): *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) A B. *pubescens* Ehrh. Journal of Ecology, 80 (4): 837–870.
- Axer, M., Martens, S., Schlicht, R., Wagner, S. (2021): Modelling natural regeneration of European beech in Saxony, Germany: identifying factors influencing the occurrence and density of regeneration. European Journal of Forest Research, 1–22.
- Ayan, S., Bugday, E., Varol, T., Özel, H. B., Thurm, E. A. (2022): Effect of climate change on potential distribution of oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky.) in the twenty-first century in Turkey. Theoretical and Applied Climatology, *148*(1): 165–177.

- Bakys R., Vasaitis R., Barklund P., Thomsen I.M., Stenlid J. (2009): Occurrence and pathogenicity of fungi in necrotic and non–symptomatic shoots of declining common ash (*Fraxinus excelsior*) in Sweden. European Journal of Forest Research, 128: 51–60.
- Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R., Quézel, P. (1990): Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin. Vegetatio, 87(2): 151–173.
- Barna M. (2011): Natural regeneration of *Fagus sylvatica* L.: a Review. Austrin Journal of Forest Science, 128: 71–91.
- Barna, M., Bosela, M. (2015): Tree species diversity change in natural regeneration of a beech forest under different management. Forest Ecology and Management, 342: 93–102.
- Barnes B.V., Zak D.R., Denton S.R., Spurr S.H. (1998): Forest ecology (4th ed.), John Wiley & Sons, Inc., NewYork, N.Y.
- Barnes B.V., Wagner Jr. W.H. (2003): Michigan Trees: Revised and Revisited. University of Michigan Press, Ann Arbor, MI.
- Bartoš, J., Kacálek, D. (2011): Modřín opadavý – dřevina vhodná pro zalesňování zemědělských půd. In: Pěstování lesa na zemědělských půdách IV. Opočno: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti: 39–48.
- Bejer, B. (1988): The nun moth in European spruce forests. In Dynamics of forest insect populations (211–231). Springer, Boston, MA.
- Bellemare J., Motzkin G., Foster D.R. (2002): Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. Journal of Biogeography, 29: 1401–1420.
- Berec, L., Doležal, P., Hais, M. (2013): Population dynamics of Ips typographus in the Bohemian Forest (Czech Republic): Validation of the phenology model PHENIPS and impacts of climate change. Forest Ecology and Management, 292: 1–9.
- Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J. L., Laurent, L., Montpied, P., Morin X., (2017): Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. Forest Ecology and Management, 400:269–277.

- Bettinger, P., Boston, K., Siry, J. P., Grebner, D. L. (2016): Forest management and planning. Academic press.
- Beyer, F., Hertel, D., Jung, K., Fender, A. C., Leuschner, C. (2013): Competition effects on fine root survival of Fagus sylvatica and Fraxinus excelsior. Forest Ecology and Management, *302:* 14–22.
- Bielak, K., Dudzińska, M., Pretzsch, H. (2014): Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term experiments. Forest Systems, 23(3): 573–589.
- Bieniasz, A., Tulik, M. (2020): Strefa twardzieli w drewnie i proces jej powstawania Heartwood zone and its formation process. Sylwan. 164: 474–481.
- 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 heterogenity and microhabitat factors – Dendrobiology, 71: 59–71.
- Bílek, L., Remeš, J., Zahradník, D. (2009). Natural regeneration of senescent even-aged beech (*Fagus sylvatica* L.) stands under the conditions of Central Bohemia. Journal of forest science, *55*(4): 145–155.
- Bílek, L., Vacek, S., Vacek, Z., Remeš, J., Král, J., Bulušek, D., Gallo, J. (2016): How close to nature is close-to-nature pine silviculture? Journal of Forest Science, 62(1): 24–34.
- Bilela, S., Dounavi, A., Fussi, B., Konnert, M., Holst, J., Mayer, H., Rennenberg, H., Simon, J. (2012): Natural regeneration of Fagus sylvatica L. adapts with maturation to warmer and drier microclimatic conditions. Forest Ecology and Management 275: 60–67.
- BMEL (2023): Adaptation of forests and forestry to climate change. Federal Ministry of Food and Agriculture, Germany.
- Boden, S., Pyttel, P., Schuller, A., (2021): Regeneration ecology and genetic diversity of silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration under continuous cover forestry. Forest Ecology and Management, 483: 118912.
- Bohn, F. J., Huth, A. (2017): The importance of forest structure to biodiversity–productivity relationships. Royal Society open science, 4(1): 160521.

- Bolte, A., Czajkowski, T., Kompa, T. (2007): The north-eastern distribution range of European beech – a review. Forestry, 80(4): 413–429.
- Bolte, A., Ammer, C., Löf, M., Madsen, P., Nabuurs, G. J., Schall, P., Rock, J. (2009): Adaptive forest management in central Europe: climate change impacts, strategies and integrative concept. Scandinavian Journal of Forest Research, 24(6): 473–482.
- Bolte, A., Czajkowski, T., Kompa, T. (2009): Adaptation strategies for sustainable forest management under climate change. Forest Ecology and Management, 259(4): 678–687.
- 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 Forest Research, 129: 261–276.
- Bolte, A., Villanueva, I. (2006): Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (Fagus sylvatica L.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.). European Journal Of Forest Research, 125(1): 15–26.
- Boncina, A., Kadunc, A., Robic, D. (2007): Effects of selective thinning on growth and development of beech (*Fagus sylvatica* L.) forest stands in south-eastern Slovenia. Annals of forest science, 64(1): 47–57.
- Borghetti, M., & Giannini, R. (2001): Natural regeneration in Woodland management.
- Borůvka, L., Podrázský, V., Mládková, L., Kuneš, I., Drábek, O., (2005): Some approaches to the research of forest soils affected by acidification in the Czech Republic. Soil Science & Plant Nutrition, 51:745–749.
- Borz, S. A., Ignea, G., Popa, B., Spârchez, G., & Iordache, E. (2015): Estimating time consumption and productivity of roundwood skidding in group shelterwood system–a case study in a broadleaved mixed stand located in reduced accessibility conditions. Croatian Journal of Forest Engineering: Journal for Theory and Application of Forestry Engineering, 36(1): 137–146.
- Bošeľa, M.; Petráš, R.; Sitková, Z.; Priwitzer, T.; Pajtík, J.; Hlavatá, H.; Sedmák, R.; Tobin, B., (2014): Possible causes of the recent rapid increase in the radial

increment of silver fir in the Western Carpathians. Environmental Pollution, 184: 211–221.

- Bošeľa, M., Štefančík, I., Petráš, R., Vacek, S., (2016a): 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.
- Bošeľa, M., Hlásny, T., Barcza, Z., Fabrika, M., Balázs, B., Churkina, G., Pajtík, J., Sedmák, R., Turčáni, M. (2016b): Climate change impacts on forest growth and carbon sequestration in Central Europe. Journal of Environmental Management, 184: 530–540.
- Bošeľa, M., Štefančík, I., Marčiš, P., Rubio-Cuadrado, Á., Lukac, M. (2021): Thinning decreases above-ground biomass increment in central European beech forests but does not change individual tree resistance to climate events. Agricultural and Forest Meteorology, 307: 108524.
- Bouriaud O., Breda N., Dupouey J.L., Granier A. (2005): Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. Canadian Journal of Forest Research, 35: 2920–2933.
- Bozzano, M. (coord.), EUFORGEN Secretariat (2024): Climate change and forest genetic resources. European Forest Genetic Resources Programme (EUFORGEN).
- Brang P. (2005): Wissenschaftlicher Schlussbericht des Projekts Minimale Baumverjüngung in Schutzwäldern: Herleitung von Sollwerten mit Simulationsmodellen, WSL, Birmensdorf.
- Brang, P., Spathelf, P., Larsen, J. B., Bauhus, J., Bončina, A., Chauvin, C. et al., (2014): Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forest to climate change. Forestry, 87:492–503.
- Brang, P., Pluess, A. R., Bürgi, A., and Born, J. (2016): “Potenzial von Gastbaumarten bei der Anpassung an den Klimawandel,” in Wald Im Klimawandel. Grundlagen Für Adaptationsstrategien. Birmensdorf.
- Brázdil, R., Stucki, P., Szabó, P., Řezníčková, L., Dolák, L., Dobrovolný, P., Suchánková, S. (2018): Windstorms and forest disturbances in the Czech Lands: 1801–2015. Agricultural and forest meteorology, 250: 47–63.

- Bridgman H.A., Davies T.D., Jickells T., Hůnová I., Tovey K., Bridges K., Surapipith V., (2002): Air pollution in the Krušné hory region, Czech Republic during the 1990s. Atmospheric Environment, 36: 3375–3389.
- Brunet, J., Fritz, Ö., Richnau, G. (2010): Biodiversity in European beech forests-a review with recommendations for sustainable forest management. Ecological Bulletins, 77–94.
- Brunner I., Herzog C., Dawes M.A., Arend M., Sperisen C. (2015): How tree roots respond to drought. Frontiers in Plant Science, 6: 547.
- Buček A., Lacina J. (1999): Geobiocenologie II. 1. vyd., Mendelova zemědělská a lesnická universita, Brno: 240.
- Bunn A., Mikko K., Biondi F., Campelo F., Merian P., Qeadan F. et al. (2018): Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.6.8. Dendrochronologia.
- Bunn A.G. (2010): Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. Dendrochronologia 28: 251–258.
- Büntgen, U., Frank, D. C., Kaczka, R. J., Verstege, A., Zwijacz-Kozica, T., Esper, J., (2007): Growth responses to climate in a multi-species tree-ring network in the Western Carpathian Tatra Mountains. Tree Physiology, 27:689–702.
- Burga, C. A., Bührer, S., & Klötzli, F. (2019). Mountain ash (*Sorbus aucuparia*) forests of the Central and Southern Alps (Grisons and Ticino, Switzerland–Prov. Verbano-Cusio-Ossola, N-Italy): Plant ecological and phytosociological aspects. Tuexenia: Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft, 39: 121–138.
- Buttoud G., (2000): White book 2000 on mountain forest in Europe. Saint Jean d´ Arvey, EOMF, Kemptville, Ontario.
- Bytnerowicz, A., Omasa, K., Paoletti, E. (2007): Integrated effects of air pollution and climate change on forests: A northern hemisphere perspective. Environmental Pollution, 147(3): 438–445.
- Cai, Q., Welk, E., Ji, C., Fang, W., Sabatini, F. M., Zhu, J., Bruelheide, H. (2021): The relationship between niche breadth and range size of beech (*Fagus*) species worldwide. Journal of Biogeography, 48(5): 1240–1253.

- Cantú, R. P., LeBel, L., Gautam, S. (2017): A context specific machine replacement model: a case study of forest harvesting equipment. International Journal of Forest Engineering, 28(3): 124–133.
- Carpio, A. J., Apollonio, M., Acevedo, P., (2021): Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. Mammal Review, 51:95–108.
- 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.
- Caudullo, G., Welk, E., San-Miguel-Ayanz, J., (2017): Chorological maps for the main European woody species. Data in Brief, 12:662–666.
- Cavard X., Bergeron Y., Chen H.Y., Paré D., Laganière J., Brassard B. (2011): Competition and facilitation between tree species change with stand development. Oikos, 120(11): 1683–1695.
- Cescatti, A., Piutti, E. (1998): Silvicultural alternatives, competition regime and sensitivity to climate in a European beech forest. Forest Ecology and Management, 102(2-3): 213–223.
- Cislerová E. (2001): Škody působené zvěří. Lesnická Práce, 80(12), 1–4.
- Clark, P.J., Evans, F.C., (1954): Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35: 445–453.
- Clasen, C., Heurich, M., Glaesener, L., Kennel, E. (2011): Impact of ungulate browsing on natural regeneration and growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Bavarian Forest National Park. Silva Gabreta, 17: 97–112.
- Cobb, R. C., Ruthrof, K. X., Breshears, D. D., Lloret, F., Aakala, T., Adams, H. D., Zeppel, M. J. (2017): Ecosystem dynamics and management after forest die-off: A global synthesis with conceptual state-and-transition models. Ecosphere, 8(12): e02034.
- Cocozza, C., de Miguel, M., Pšidová, E., Marino, S., Maiuro, L., Pollastro, M., Albrechtová, J., Tognetti, R., (2016): Variation in ecophysiological traits and drought tolerance of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from different populations. Frontiers in Plant Science, 7: 886.
- Collalti, A., Trotta, C., Keenan, T.F., Ibrom, A., Bond-Lamberty, B., Grote, R., Vicca, S., Reyer, C.P.O., Migliavacca, M., Veroustraete, F., Anav, A., Campioli, M.,

Scoccimarro, E., Sigut, L., Grieco, E., Cescatti, A., Matteucci, G. (2018): Thinning can reduce losses in carbon use efficiency and carbon stocks in managed forests under warmer climate. Journal of Advances in Modeling Earth Systems, 10: 2427–2452.

- Collet, C., Chenost, C. (2006): Using competition and light estimates to predict diameter and height growth of naturally regenerated beech seedlings growing under changing canopy conditions. Forestry, 79(5): 489–502.
- Commarmot B., Brändli U.B., Hamor F., Lavnyy V., (2013): Inventory of the largest virgin beech forest of Europe. A Swiss–Ukrainian scientific adventure. In Swiss Federal Institute of Forest, Snow, and Landscape Research, Birmensdorf. National Forestry University, Ľviv, Carpathian Biosphere Reserve, Rakhiv.
- Coppini, M., Hermanin, L. (2007): Restoration of selective beech coppices: a case study in the Apennines (Italy). Forest Ecology and Management, 249(1–2): 18–27.
- Corcobado, T., Cech, T. L., Brandstetter, M., Daxer, A., Hüttler, C., Kudláček, T. (2020): Decline of European Beech in Austria: Involvement of Phytophthora spp. and contributing biotic and abiotic factors. Forests, 11:895.
- Cristini, V., Nop, P., Zlámal, J., Vand, M. H., Šeda, V., Tippner, J. (2023): *Fomes fomentarius* and F. inzengae—A comparison of their decay patterns on beech wood. Microorganisms, 11(3): 679.
- 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.
- 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., Vacek S., Marada P., Šimůnek V., Havránek F. (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(8): e0221082.

- Cukor, J., Vacek, Z., Vacek, S., Linda, R., Podrázský, V., (2022): Biomass productivity, forest stability, carbon balance, and soil transformation of agricultural land afforestation: A case study of suitability of native tree species in the submontane zone in Czechia. Catena, 210:105893.
- Čermák, P., Mrkva, R. (2007): Škody zvěří–neřešený eskalující problém. Zpravodaj ochrany lesa, 39.
- Čermák, P., Strejček, M. (2007): Stem decay by Stereum sanguinolentum after red deer damage in the Českomoravská vrchovina Highlands. Journal of forest science, 53(12): 567–572.
- Černý A. (1989): Parazitické dřevokazné houby. SZN, Praha, 99 s.
- Červenka, J., Bače, R., Zenáhlíková, J., & Svoboda, M. (2020): The structure of natural regeneration in a mountain spruce forest 5 years after parent stand dieback. Silva Gabreta, 26.
- Český hydrometeorologický ústav (2022): Klimatické charakteristiky Krušných hor. ČHMÚ, Praha, 44
- ČHMÚ (2022): Klimatické charakteristiky Krkonoš. Český hydrometeorologický ústav.
- 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(1): 19–35.
- D' Aprile, D., Vacchiano, G., Meloni, F., Garbarino, M., Motta, R., Ducoli, V., (2020): Effects of Twenty Years of Ungulate Browsing on Forest Regeneration at Paneveggio Reserve, Italy, Forests, 11:612.
- Dănescu, A., Albrecht, A. T., Bauhus, J., (2016): Structural diversity promotes productivity of mixed, unevenaged forests in southwestern Germany. Oecologia, 182:319–333.
- Dannenmann, M., Bimüller, C., Gschwendtner, S., Leberecht, M., Tejedor, J., Bilela, S., Rennenberg, H. (2016): Climate change impairs nitrogen cycling in European beech forests. PloS one, 11(7): e0158823.

- De Frenne, P., Zellweger, F., Rodríguez-Sánchez, F., (2019): Global buffering of temperatures under forest canopies. Nature Ecology & Evolution, 3:744–749.
- de Streel, G., Lebourgeois, F., Ammer, C., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Ponette, Q. (2022): Regional climate moderately influences species-mixing effect on tree growth-climate relationships and drought resistance for beech and pine across Europe. Forest Ecology and Management, 520: 120342.
- Del Río, M., Schütze, G., Pretzsch, H. (2014): Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in C entral E urope. Plant Biology, 16(1): 166–176.
- Del Rio M., Pretzsch H., Ruiz-Peinado R., Jactel H., Coll L., Lof M., Aldea J., Ammer C., Avdagić A., Barbeito I. et al. (2022): Emerging stability of forest productivity by mixing two species buffers temperature destabilizing effect. Journal of Applied Ecology, 59: 2730–2741.
- Denk, T., & Grimm, G. W. (2009). The biogeographic history of beech trees. Review of Palaeobotany and Palynology, 158(1–2): 83–100.
- Desplanque C., Rolland C., Schweingruber F.H. (1999): Influence of species and abiotic factors on extréme tree ring modulation: Picea abies and Abies alba in Tarentaise and Maurienne (French Alps). Trees, 13 (4): 218–227.
- Di Filippo, A.; Biondi, F.; Cˇ ufar, K.; De Luis, M.; Grabner, M.; Maugeri, M.; Presutti Saba, E.; 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. Journal of Biogeography, 34: 1873–1892.
- Diaci, J., Adamic, T., Rozman, A. (2012): Gap recruitment and partitioning in an old-growth beech forest of the Dinaric Mountains: Influences of light regime, herb competition and browsing. Forest Ecology and Management, 285: 20–28.
- 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(1–3): 63–78.
- Dobrovolný, L., (2013): Přírodě bližší způsoby lesnického hospodaření. MZLU Brno. 77.

- Dobrovolný, L., Tesař, V., (2010): Extent and distribution of beech (*Fagus sylvatica* L.) regeneration by adult trees individually dispersed over a spruce monoculture. Journal of Forest Science, 56:589–599.
- Dobrowolska D. (1998): Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the Jata reserve in Poland. Forest Ecology and Management, 110: 237–247.
- Dobrowolská D., Hein S., Oosterbaan A., Wagner S., Clark J., Skovsgaard J.P. (2011): A review of European ash (*Fraxinus excelsior* L.): implications for silviculture. Forestry, 84 (2): 133–148.
- Drexhage M., Chauvière M., Colin F., Nielsen CH. NN. (1999): Development of structural root architecture and allometry of Quercus petraea, in Canadian Journal of Forest Research, 29: 600–608.
- Drimaj, J., Cukor, J., Vacek, Z., et al. (2020): Mast seeding and wild boar population dynamics in Central Europe. Forest Ecology and Management, 462: 118012.
- Drobyshev, I., Niklassona, M., Mazerolled, Mj., Bergeron, Y. (2014): Reconstruction of a 253-year long mast record of European beech reveals its association with large scale temperature variability and no long-term trend in mast frequencies. Agricultural and Forest Meteorology 192–193: 9–17.
- Duda M. (1995): Obnova lesa, výchova a ochrana porostů. IVV MZe ČR, ÚLH, Benešov.
- Dufour S., Piégay H. (2008): Geomorphological controls of Fraxinus excelsior growth and regeneration in floodplain forests. Ecology, 89: 205–215.
- 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(2): 673.
- Dūmiņš, K., Timma, S., Lazdiņa, D. (2021): Forest management practices in reduction of damage caused by Pine weevil (*Hylobius abietis* L.) and Cervidae animals in newly planted Scots pine forests. In EGU General Assembly Conference Abstracts (EGU21–14555).
- Durrant, T. H., De Rigo, D., Caudullo, G. (2016a): *Pinus sylvestris* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. European atlas of forest tree species, 132–133.

- Durrant, T. H., de Rigo, D., Caudullo, G., et al. (2016b): Biomechanical adaptations of Fagus sylvatica root systems. European Journal of Forest Research, 135(6): 1123–1136.
- Dyson, B. L., Herpel, R., Karasch, P., Müller, J., Thom, D., Bässler, C. (2024): Effects of forest management on the key fungal decomposer Fomes fomentarius in European beech forests–Lessons from a large-scale experiment. Forest Ecology and Management, *552*: 121580.
- EEA (2004): European Environmental Agency. Impacts of Europe's Changing Climate; EEA Report No. 2. Copenhagen, Denmark, European Environmental Agency, 107 p.
- Eiberkle K. (1968): Uber den Verbiss der Rottanne durch Rotwild „Bundnerwald“, Schruift fur Forestwesen, 21 (4): 101–110.
- Ellenberg H., Leuschner C. (1996): Vegetation mitteleuropas mit den alpen. Ulmer, Stuttgart.
- Ellenberg, H., Leuschner, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht (Vol. 8104). Utb.
- Ellenberg., H. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in okologischer, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart, UTB: 1357.
- Ellison D., Morris C.E., Locatelli B., Sheil D., Cohen J., Murdiyarso D., Gutierrez V., Noordwijk M., Creed I.F., Pokorny J., Gaveau D., Spracklen D.V., Tobella A.B., Ilstedt U., Teuling A.J., Gebrehiwot S.G., Sands D.C., Muys B., Verbist B., Springgay E., Sugandi Y., Sullivan C.A. (2017): Trees, forests and water: Cool insights for a hot world. Global Environmental Change, 43: 51–61.
- Emborg, J., Christensen, M., Heilmann-Clausen, J. (2000): The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. Forest Ecology and Management, 126(2): 173–189.
- Engeßer E. (2015): Škody způsobované srnčí zvěří: okus a vytloukání. Praha: Grada.
- Erefur Ch., Bergsten U., Chantal D. M. (2008): Establishment of direct seeded seedlings of Norway spruce and Scots pine: Effects of stand conditions, orientation and sitance with respect to shelter tree, and ferilisation. Forest Ecology and Management, 255: 1186–1195.

- ESRI. 2011. *ArcGIS Desktop: Release 10*. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- European Commission (2014): EU Strategy on adaptation to climate change. COM(2013) 216 final.
- EUROPEAN COMMISSION Evropská Komise (2014): Strategie EU pro přizpůsobení se změně klimatu.
- Fabiánek, T., Menšík, L., Tomášková, I., Kulhavý, J. (2009): Effects of spruce, beech and mixed commercial stand on humus conditions of forest soils. Journal of Forest Science, 55(3): 119–126.
- Fabrika M. (2005): Simulátor biodynamiky lesa SIBYLA, koncepcia, konštrukcia a programové riešenie. Habilitačná práca. Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene, 238 s.
- Fady, B., Aravanopoulos, F.A., Alizoti, P., Mátyás, C., von Wühlisch, G., Westergren, M., Belletti, P., Cvjetkovic, B., Ducci, F., Huber, G., Kelleher, C.T., (2016): Evolution-based approach needed for the conservation and silviculture of peripheral forest tree populations. Forest Ecology and Management, 375: 66–75.
- Fang, J., Lechowicz, M. J. (2006): Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. Journal of Biogeography, 33(10): 1804–1819.
- Fanta, J. (1997): Rehabilitating degraded forests in Central Europe into self–sustaining forest ecosystems. Ecological Engineering, 8(4): 289–297.
- Fellner H., Dirnberger G.F., Sterba H., (2016): Specific leaf area of European Larch (*Larix decidua* MILL.). Trees, 30: 1237–1244.
- 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. Forest ecology and management, 260(6): 939–947.
- Fér, F., Pokorný, J., (1993): Lesnická dendrologie – Jehličnany. VŠZ – lesnická fakulta Praha, Praha.
- Fischer, A., Lindner, M., Abs, C., Lasch, P. (2002): Vegetation dynamics in central european forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. Folia Geobotanica, 37(1): 17–32.

- Florence, F., Frédéric, M., Francis, C., Pierre, D. (2004): Structural relationships between the epicormic formations on the trunk surface and defects induced in the wood of Q*uercus petraea.* Trees, 18(3): 295–306.
- Foest, J.J., Bogdziewicz, M., Pesendorfer, M.B., Ascoli, D., Cutini, A., Nussbaumer, A., Verstraeten, A., Burkhard, B., Chianucci, F., Mezzavilla, F., Gratzer, G., Kunstler, G., Meesenburg, H., Wagner, M., Mund, M., Cools, N., Vacek, S., Schmidt, W., Vacek, Z., Hacket-Pain, A. (2024): Widespread breakdown in masting in European beech due to rising summer temperatures. *Global Change Biology*, 30 (5): e17307.
- FOREST EUROPE Liaison Unit Bratislava (2020): Adaptation to Climate Change in Sustainable Forest Management in Europe. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe.
- Forestry Commission UK (2025): Climate change adaptation reporting fourth round. UK Government.
- Forrester, D. I., Kohnle, U., Albrecht, A. T., Bauhus, J. (2018): Positive biodiversity–productivity relationships in forests: climate matters. Proceedings of the Royal Society B, 285(1875): 20180747.
- Forzieri, G., Dakos, V., McDowell, N.G., Ramdane, A., Cescatti, A. (2022): Emerging signals of declining forest resilience under climate change. Nature, 607: 721–727.
- Foster, D. R., Aber, J. D., Melillo, J. M., Bowden, R. D. Bazzaz, F. A. (1997): Forest response to disturbance and anthropogenic stress. BioScience, 47(7): 437–445.
- Fotelli, M.n., Rennenberg, H., Holst, T., Mayer, H., Gessler, A. (2003): Carbon isotope composition of various tissues of beech (*Fagus sylvatica*) regeneration is indicative of recent environmental conditions within the forest understorey. New Phytologist 159: 229–244.
- Frank, R. M., Blum, B. M. (1978): The selection system of silviculture in spruce-fir stands: procedures, early results, and comparisons with unmanaged stands (Vol. 425). Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.

- Frauendorf, M., Heurich, M., Müller, J., (2016): The influence of mast seeding and climate on wild boar population dynamics in Central Europe. European Journal of Wildlife Research, 62: 1–8.
- Freist, H. (1980): Effect of stem number in a young beech stand in the Bramwald. Forst-und Holzwirt, 35(2): 21–22.
- Fritts H.C. (1976): Tree Rings and Climate. Academic Press Inc., Tucson, Arizona, U.S.A.
- Führer, E. (2000): Forest functions, ecosystem stability and management. Forest Ecology and management, 132(1): 29–38.
- Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Gallo, J. (2021): Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts. (Czech Republic and Germany). Central European Forestry Journal, 67(3): 166–180.
- Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J., Šimůnek, V., Štefančík, I., Brabec, P., Králíček, I., (2023): European beech (*Fagus sylvatica* L.): A promising candidate for future forest ecosystems in Central Europe amid climate change. Central European Forestry Journal, 70:62–76.
- Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J., Šimůnek, V., Štefančík, I., Králíček, I. (2024). European beech (*Fagus sylvatica* L.): A promising candidate for future forest ecosystems in Central Europe amid climate change. *Central European Forestry Journal*, *70*(2): 62–76.
- Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Černý, J., Cukor, J., Šimůnek, V., Hájek, V. (2025). Growth Responses of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Along an Elevation Gradient Under Global Climate Change. *Forests*, *16*(4): 655.
- Füldner K. (1995): Strukturbeschreibung von Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern,Dissertation Forstliche Fakultät Göttingen, Cuvillier Verlag, Göttingen, Germany.
- Fürst, C., Vacik, H., Lorz, C., Makeschin, F., Podrazky, V., Janecek, V. (2007): Meeting the challenges of process-oriented forest management. Forest Ecology and Management, 248:1–5.

- Gallo J., Kuneš I., Baláš M., Nováková O., Drury M.L. (2014): Occurrence of frost episodes and their dynamics in height gradient above the ground in the Jizerské hory Mts. Journal of Forest Science, 60: 35–41.
- Gärtner, S., Reif, A. (2004): The impact of forest transformation on stand structure and ground vegetation in the southern Black Forest, Germany. Plant and soil, 264(1): 35–51.
- Gaudio N., Balandier P., Philippe G., Dumas Y., Jean F., Ginisty C. (2011): Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris, Pteridium aquilinum, Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. European Journal of Forest Research, 130: 77–89.
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., Schepaschenko, D. G. (2015): Boreal forest health and global change. Science, 349(6250): 819–822.
- 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.
- Gebauer, R., Plichta, R., Urban, J., Volařík, D., Hájíčková, M. (2020): The resistance and resilience of European beech seedlings to drought stress during the period of leaf development. Tree Physiology, 40(9): 1147–1164.
- Geologická encyklopedie (2025): Krkonošsko-jizerské krystalinikum. Dostupné z: http://www.geology.cz/aplikace/encyklopedie/term.pl?krkonossko-jizerske_krystalinikum
- Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., Rennenberg, H. (2007): Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. Trees, 21(1): 1–11.
- Gill, R. M. A. (1992): A review of damage by mammals in north temperate forests. 2. Small mammals. Forestry: An International Journal of Forest Research, 65(3): 281–308.
- Gini, C. (1921): Measurement of Inequality of Incomes. The Economic Journal, 31(121): 124–126.
- Goff N.L., Ottorini J-M., Ningre F. (2011): Evaluation and comparison of size density relationships for pure even-aged stands of ash (*Fraxinus excelsior* L.), beech

(*Fagus silvatica* L.), oak (*Quercus petraea* Liebl.), and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.). Annals of Forest Science, 68: 461–475.

- Gömöry D., Hynek V., Paule, L. (1998): Delineation of seed zones for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Czech Republic based on isozyme gene markers Annals of Forest Science, 55: 425–436.
- Gömöry, D., Longauer, R., (2014): Genetika a šlechtění lesních dřevin. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy, 320 s.
- Gora, E., Skrzypczyńska, M., Jaworski, A. (1996): Insect pests of beech stands in Poland. Sylwan, 140: 45–54.
- Gorb, S. N., Gorb, E. V., Punttila, P. (2000): Effects of redispersal of seeds by ants on the vegetation patternin a deciduous forest: A case study. Acta Oecologica, 21(4–5): 293–301.
- Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I. A., Falge, E., Ciais, P., Wang, Q. (2007): Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. Agricultural and forest meteorology, 143(1-2): 123–145.
- Gratzer G., Darabant A., Chhetri P. B. (2004): Interspecific variation in the response of growth, crown morphology and survivorship to light for six tree species in the conifer belt of the Bhutan Himalayas. Canadian Journal of Forest Research, 34: 1093–1107.
- Grygoruk, D. (2016): Root vitality of *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* Liebl. and *Acer pseudoplatanus* L. in mature mixed forest stand. Folia Forestalia Polonica. Series A. Forestry, 58(2).
- Gucinski, H. (2001): Forest roads: a synthesis of scientific information (Vol. 509). US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Haghshenas, M. Mohadjer, M.R.M. Attarod, P. Pourtahmasi, K. Feldhaus, J. Sadeghi, S.M.M. (2016): Climate Effect on Tree-Ring Widths of *Fagus Orientalis* in the Caspian Forests, Northern Iran. International Publisher of Science and Technology. 12: 176–182.
- Hais, M. (2003): Changes in land cover temperature and humidity parameters: resulting from spruce forests decay in the center of the Sumava National Park. Acta Universitatis Carolinae, Geographica, 2: 97–107.

- Hájek, V., Vacek, S., Vacek, Z., Cukor, J., Šimůnek, V., Šimková, M., Bulušek, D. (2021): Effect of climate change on the growth of endangered scree forests in Krkonoše National Park (Czech Republic). Forests, 12(8): 1127.
- Hájek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Prausová, R., Linda, R. (2020): Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years. Central European Forestry Journal, 66:202–217.
- Halaj, J. (1987): Rastové tabuľky hlavných drevín ČSSR. Príroda Bratislava, 361 s.
- Hannah, P. R. (1988): The shelterwood method in northeastern forest types: a literature review. Northern Journal of applied forestry, 5(1): 70–77.
- Harmon M.E., Fasth B., Woodall C.W., Sexton J. (2013): Carbon concentration of standing and downed woody detritus: Effects of tree taxa, decay class, position, and tissue type. Forest Ecology and Management, 291: 259–267.
- Havránek F., Bukovjan K., Czudek R. (2010): Snižování škod zvěří na lese
- Heiermann, J., Schütz, S. (2008): The effect of the tree species ratio of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) on polyphagous and monophagous pest species–*Lymantria monacha* L. and *Calliteara pudibunda* L.(Lepidoptera: Lymantriidae) as an example. Forest Ecology and Management, 255(3–4): 1161–1166.
- 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.
- Heiri, C., Wolf, A., Rohrer, L., Bugmann, H. (2009): Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: structure, composition, and the influence of former management. Ecological Applications, 19(7): 1920–1934.
- Hejel, P., Katona, K., Bekesi, S., Szementhy, L., (2016): Effects of natural and artificial beech regeneration methods on food diverzity and browsing intensity in the Inner Western Carpathians. Austrian Journal of Forest Science, 133:139–156.
- Helliwell, D. R. (1997): Dauerwald. Forestry: An International Journal of Forest Research, 70(4): 375–379.
- Hermy M., Verheyen K. (2007): Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. Ecological Research, 22: 361–371.

- Hesse, B. D., Hikino, K., Gebhardt, T., Buchhart, C., Dervishi, V., Goisser, M., Grams, T. E. (2024): Acclimation of mature spruce and beech to five years of repeated summer drought–The role of stomatal conductance and leaf area adjustment for water use. Science of the Total Environment, *951*: 175805.
- Hill M.O. (1973): Diversity and evencess: a unifying notation and is consequenses. Ecology, 54: 427–432.
- Hilmers, T., Avdagić, A., Bartkowicz, L., Bielak, K., Binder, F., Bončina, A., Pretzsch, H. (2019): The productivity of mixed mountain forests comprised of *Fagus sylvatica, Picea abies,* and *Abies alba* across Europe. Forestry: An International Journal of Forest Research, 92(5): 512–522.
- Hisano, M., Searle, E. B., Chen, H. Y. (2018): Biodiversity as a solution to mitigate climate change impacts on the functioning of forest ecosystems. Biological Reviews, 93(1): 439–456.
- Hladilín V. (1997): Borovice Šumavy a její pěstování. Vimperk, Správa NPŠ, 46 s.
- Hlásny, T., Holuša, J., Štěpánek, P., Turčáni, M., Polčák, N. (2011): Expected impacts of climate change on forests: Czech Republic as a case study. Journal of Forest Science, 57(10): 422–431.
- Hlásny, T., Zimová, S., Merganičová, K., Štěpánek, P., Modlinger, R., Turčáni, M. (2021): Devastating outbreak of bark beetles in the Czech Republic: Drivers, impacts, and management implications. Forest Ecology and Management, 490: 119075.
- 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
- Holec, J., Kříž, M., Pouzar, Z., Šandová, M. (2015): Boubínský prales virgin forest, a Central European refugium of boreal-montane and old-growth forest fungi. Czech Mycology, 67(2).
- Hong T. D., Ellis, R. H. (1990): A comparison of maturation drying, germination, and desiccation tolerance between developing seeds of *Acer pseudoplatanus* L. and Acer platanoides L. New Phytologist, 116: 589–596.
- Horgan, T., Keane, M., McCarthy, R., Lally, M., Thompson, D., O'Carroll, J. (2003): A guide to forest tree species selection and silviculture in Ireland. National Council for Forest Research and Development (COFORD).

- Hörmann, G., Branding, A., Clemen, T., Herbst, M., Hinrichs, A., Thamm, F. (1996): Calculation and simulation of wind controlled canopy interception of a beech forest in Northern Germany. Agricultural and Forest Meteorology, 79(3): 131–148.
- Houghton, R. A. (2005): Aboveground forest biomass and the global carbon balance. Global change biology, 11(6): 945–958.
- Hrivnák, M., Krajmerová, D., Gömöry, D. (2017): Lack of signals of selection at candidate loci at an altitudinal gradient in European beech (*Fagus sylvatica* L.). Biochemical Systematics and Ecology, 70: 286–293.
- Husch, B., Beers, T. W., Kershaw Jr, J. A. (2002): Forest mensuration. John Wiley & Sons.
- Hytönen J., Hökkä H., Saarinen M. (2019): The Effect of Site Preparation on Seed Tree Regeneration of Drained Scots Pine Stands in Finland. Baltic Forestry 25 (1): 132–140.
- Chakraborty, D., Móricz, N., Rasztovits, E., Dobor, L., and Schueler, S. (2021): Provisioning forest and conservation science with high-resolution maps of potential distribution of major European tree species under climate change. Annals of Forest Science, 78: 26.
- 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.
- Charru, M.; Seynave, I.; Herve, J.-C.; Bertrand, R.; Bontemps, J.-D. (2017): Recent Growth Changes in Western European Forests Are Driven by ClimateWarming and Structured across Tree Species Climatic Habitats. Annals of Science, 74: 33.
- Chianucci, F., Salvati. L., Giannini, T., Chiavetta, U., Corona, P., Cutini, A. (2016): Long-term response to thinning in a beech (*Fagus sylvatica* L.) coppice stand under conversion to high forest in Central Italy. Silva Fennica, 50(3): 1549(9).
- Chmelenská, H. (2014): Pachové ohradníky k ochraně plodin před škodami zvěří [Univerzita Tomáše Bati ve Zlíně. Fakulta technologická, Ústav analýzy a chemie potravin]. Univerzita Tomáše Bati ve Zlíně.
- IPCC (2007): Climate change (2007): the physical science basis. In: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L. (Eds.), Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the

Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, 996.

- Ishii H., Asano S. (2010): The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. Ecological research, 25(4): 715–722.
- Jacob M., Leuschner C., Thomas F.M. (2010): Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. Annals of Forest Science. 67: 503–511.
- Jaehne, S., Dohrenbusch, A., (1997): A method to evaluate forest stand diversity. Forstwis. Centralblatt, 333–345.
- Jakl, M., Vecková, E., Száková, J. (2016): Repellents Preventing Hoofed Game Browsing Can Alter the Mobility of Nutrients in Soil. Water, Air, & Soil Pollution, 227(11): 1–11.
- Janda P., Svoboda M., Bače R., Čada V., Peck E.P. (2014): Three hundred years of spatio–temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. Forest Ecology and Management, 330: 304–311.
- Jankovská, V., (2007): Larix a jeho přirozený výskyt ve střední Evropě z pohledu paleoekologie., in: Križová, E., Ujházy, K. (Eds.), Dynamika, Stabilita a Diverzita Lesných Ekosystémov. Technická univerzita Zvolen, Zvolen, 85–88.
- Jansons, Ā., Matisons, R., Puriņa, L., Neimane, U., & Jansons, J. (2015): Relationships between climatic variables and tree-ring width of European beech and European larch growing outside of their natural distribution area. Silva Fennica, 49(1).
- Jarčuška B. (2009): Growth, survival, density, biomass partitioning and morphological adaptations of natural regeneration in *Fagus sylvatica*. A review. Dendrobiology, 61: 3–11.
- Jarvis P. G. (1964): The Adaptability to Light Intensity of Seedlings of *Quercus Petraea* (Matt.) Liebl. Journal of Ecology, 52: 545–571.
- Jarzyna, K. (2021a): Cryogenic damage mechanisms in temperate broadleaves. Agricultural and Forest Meteorology, 308–309: 108532.
- Jarzyna, K. (2021b): Winter damages in beech stands in the context of climate change. Forest Research Papers, 82(2): 147–155.

- Jauss, R. T., Walden, S., Fiore-Donno, A. M., Dumack, K., Schaffer, S., Wolf, R., Bonkowski, M. (2020): From forest soil to the canopy: Increased habitat diversity does not increase species richness of Cercozoa and Oomycota in tree canopies. Frontiers in microbiology, 11.
- Jaworski A. (1997): Karpackie lasy o charakterze pierwotnym i ich znaczenie w kształtowaniu proekologicznego modelu gospodarki leśnej w górach. Sylwan, 141: 33–49.
- Jaworski A., Podlaski R. (2007): Processes of loss, recruitment, and increment in stands of a primeval character in selected areas of the Pieniny National Park (southern Poland). Journal of Forest Science. 6: 278–289.
- Jaworski, T., Hilszczański, J. (2013): The effect of temperature and humidity changes on insects development their impact on forest ecosystems in the context of expected climate change.
- Jelínek R., (2007): škody zvěří – část I. - všeobecný náhled Dostupné z: https://www.myslivost.cz/Casopis-Myslivost/Myslivost/2007/Unor---2007/SKODY-ZVERI---Cast-I----vseobecny-nahled
- Jeník J. (1994): Lesní ekosystém základem lesního hospodářství. Bulletin NLK, 1: 3–5.
- Jucker, T., Bouriaud, O., Coomes, D. A. (2015): Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. Functional Ecology, 29(8): 1078–1086.
- Juchheim, J., Ammer, C., Schall, P., Seidel, D. (2017): Canopy space filling rather than conventional measures of structural diversity explains productivity of beech stands. Forest Ecology and Management, 395: 19–26.
- Jungová, M., Jurasová Müllerová, V., Čepková Hlásná, P., Svobodová Leišová, L., Svoboda, P., Hejcman, M. (2023): Origin and genetic variability of populations of the invasive plant *Rumex alpinus* L. in the Giant (Krkonoše) Mountains. Ecology and Evolution, 13(6): e10145.
- Jurásek A. (1998): Plastové chrániče sazenic. Lesnická práce, 77(5): 177–178.
- Kacálek D., Mauer O., Podrázský V., Slodičák M. (2017): Meliorační a zpevňující funkce lesních dřevin. VÚLHM: Lesnická práce, 300 s. ISBN 978-80-7458-102-1.

- Kadunc, A. (2007): Factors influencing the formation of heartwood discolouration in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.). European Journal of Forest Research, 126(3): 349–358.
- Kamenský, M. (1994): Pestovanie lesov, 1. vydání, Zvolen, ÚVVP LVH SR, 165 s.
- Kaňák K. (1999)*:* Historie výzkumu borovice lesní. Acta Průhonicciana 68, Průhonice.
- Kandler, O., Innes, J.L. (1995): Air pollution and forest decline in Central Europe: The case of the Black Triangle. Environmental Pollution, 90(2): 171–180.
- Kanjevac, B., Krstić, M., Babić, V., Govedar, Z. (2021): Regeneration Dynamics and Development of Seedlings in Sessile Oak Forests in Relation to the Light Availability and Competing Vegetation. Forests, 12(4): 384.
- Kantor P. (1989): Meliorační účinky porostů náhradních dřevin. Lesnictví, 35 (12): 1047–1066.
- 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. Hynčice u Krnova, ČLS: 8–14.
- Karlsson, M., (2001): Natural regeneration of broadleaved tree species in southern Sweden. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria, 196.
- Kashiana D.M, Witter J.A. (2011): Assessing the potential for ash canopy tree replacement via current regeneration following emerald ash borer-caused mortality on southeastern Michigan landscapes. Forest Ecology and Management, 261: 480–488.
- Keesstra, S., Lebelt, L., Castellani, C., Breil, M., Akujärvi, A., Pellens, N., de Rooij, B., van Minnen, J., Cristiano, W., Zimmer, D. (2024): Nature-based Solutions to address forest disturbances under climate change: the case of fire and pests. ETC-CA Technical Paper 1/2024.
- Keith, H., Kun, Z., Hugh, S., Svoboda, M., Mikoláš, M., Adam, D., Bernatski, D., Blujdea, V., Bohn, F., Camarero, J. J., Demeter, L., Di Filippo, A., Dutcă, I., Garbarino, M., Horváth, F., Ivkovich, V., Jansons, Ā., Ķēņina, L., Kral, K., Martin-Benito, D., Molina-Valero, J. A., Motta, R., Nagel, T. A., Panayotov, M., Pérez-Cruzado, C., Piovesan, G., Roibu, C.-C., Šamonil, P., Vostarek, O., Yermokhin, M., Zlatanov, T., Mackey, B. (2024): Carbon carrying capacity in primary forests shows

potential for mitigation achieving the European Green Deal 2030 target. Communications Earth & Environment, 5: 256.

- Kellomäki S., Kolström M. (2003): The influence of climate change on the productivity of Scots pine, Norway spruce, Pendula birch and Pubescent birch in southern and northern Finland. Forest Ecology and Management. 65: 201–217.
- Kenderes, K., Mihok, B., Standovar, T. (2008): Thirty years of gap dynamics in a Central European beech forest reserve. Forestry, 81(1): 111–123.
- Kerr G., Cahalan C. (2004): A review of site factors affecting the early growth of ash (*Fraxinus excelsior* L.). Forest Ecology and Management, 188: 225–234.
- Kershaw Jr, J. A., Ducey, M. J., Beers, T. W., Husch, B. (2016): Forest mensuration. John Wiley & Sons.
- Kessl, J. (1957): Ochrana lesa proti škodám zvěří. 1. vyd. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. Lesnická knihovna. Malá řada, sv. 72.
- Kirilenko, A. P., Sedjo, R. A. (2007): Climate change impacts on forestry. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(50): 19697–19702.
- Kleinschmit, J. R., Kownatzki, D., Gregorius, H. R. (2004): Adaptational characteristics of autochthonous populations—consequences for provenance delineation. Forest Ecology and Management, 197(1–3): 213–224.
- Klika J. (1947): Lesní dřeviny. Lesnická dendrologie. 2. vyd., Písek.
- Klíma, K. (2006). Vliv různého zastoupení buku na jeho kvalitu a produkci ve směsích s modřínem. Lesnická práce, 85(9): 5–7.
- Klimo E., Hager, H. Kulhavý J. (eds.) (2000): Spruce Monocultures in Central Europe – Problems and Prospects EFI Proceedings No. 33.
- Klimo, E., Kulhavý, J. (2006): Norway spruce monocultures and their transformation to close-to-nature forests from the point of view of soil changes in the Czech Republic. Ekologia(Bratislava)/Ecology(Bratislava), 25(1): 27–43.
- Klopčič, M., Poljanec, A., Dolinar, M., Kastelec, D.,Bončina, A. (2020): Ice-storm damage to trees in mixed Central European forests: damage patterns, predictors and susceptibility of tree species. *Forestry:* An International Journal of Forest Research, 93(3): 430–443.

- Knutzen, F., Dulamsuren, C., Meier, I. C., Leuschner, C., (2017): Recent climate warming-related growth decline impairs European beech in the center of its distribution range. Ecosystems, 20:1494–1511.
- Kobe R. K., Coates K. D. (1997): Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. Canadian Journal of Forest Research, 27: 227–236.
- Koblížek, J. et al. (2001): Dřeviny České republiky. Písek, Matice lesnická, 334.
- Kocianová, M., Soukupová, L., Lhotáková, Z., Štursa, J. (2020): Determination of chlorophyll content in selected grass communities of the relict arctic-alpine tundra in the Krkonoše Mountains National Park, Czech Republic. Commission III, WG III/4.
- Kohler, M., Pyttel, P., Kuehne, C., Modrow, T., Bauhus, J. (2020): On the knowns and unknowns of natural regeneration of silviculturally managed sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) forests a literature review. Annals of Forest Science, 77(4): 1–19.
- Koch O., de Avila A. L., Heinen H., Albrecht A. T. (2022): Retreat of Major European Tree Species Distribution under Climate Change—Minor Natives to the Rescue? Sustainability, 14(9): 5213.
- 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.
- Kolström, M., Lindner, M., Vilén, T., Maroschek, M., Seidl, R., Lexer, M. J. (2011): Reviewing the Science and Implementation of Climate Change Adaptation Measures in European Forestry. Forests, 2:961–982.
- Konic J, Heiling C, Haeler E, Chakraborty D, Lapin K and Schueler S (2024): The potential of non-native tree species to provide major ecosystem services in Austrian forests. Frontiers in Plant Science, 15:1402601.
- Konôpka, 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.
- Korf, B., Doležal V., Priesol. A., (1969): Hospodářská úprava lesa. Státní zemědělské nakladatelství, s. 192,193.

- Korpeľ, Š. (1978): The initial phase of natural regeneration of beech stands. Vedecké práce Výskumného ústavu lesného hospodárstva vo Zvolene, 23: 109–141.
- Korpeľ, Š. (1991): Pestovanie lesa. Bratislava, Príroda: 465.
- Korpeľ, Š. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York., 310 p.
- Korpeľ, Š., (1989): Pralesy Slovenska. Veda, Bratislava.
- Korpeľ, Š., Saniga M. (1993): Výberný hospodársky spôsob. VŠZ – lesnická fakulta Praha a Matice lesnická Písek, Praha.
- Koskela, J., Buck, A., du Cros, E. T. (2007): EUFORGEN Climate change and forest genetic diversity. Bioversity International.
- Košulič, M. (2010): Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu. FSC Česká republika - Forest Stewardship Council.
- Košút M. (1982): Breza a jej význam v národnom hospodárstve. Lesnícke informácie, 1: 1–126.
- Kowalski T. (2006): *Chalara fraxinea* sp nov associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Poland. For. Pathol, 36: 264–270.
- Kozlowski T.T. (2002): Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. Forest Ecology and Management, 158: 195–221.
- Král K., Vrška T., Hort L., Adam D., Šamonil P. (2010): Developmental phases in a temperate natural spruce-fir-beech forest: determination by a supervised classification method. European Journal of Forest Research. 129: 339–351.
- 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, 77:119–137.
- Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M. T., de Winter, W. (2010): Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change—range, abundance, genetic diversity and adaptive response. Forest Ecology and Management, 259(11): 2213–2222.

- Kremer, A., Ronce, O., Robledo-Arnuncio, J.J., Guillaume, F., Bohrer, G., Nathan, R., Bridle, J.R., Gomulkiewicz, R., Klein, E.K., Ritland, K. (2012): Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. Ecology Letters, 15: 378–392.
- Kreuzwieser, J., Rennenberg, H. (2014): Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. Plant, cell & environment, 37(10): 2245–2259.
- Kříž Z., (2003): *Betula* L. - Bříza, in: Hejný, S., Slavík, B. (Eds.), Květena České republiky II. Academia, Praha, 36–46.
- Křížek, M., Uxa, T. (2013): Morphology, sorting and microclimates of relict sorted polygons, Krkonoše Mountains, Czech Republic. Permafrost and Periglacial Processes, 24(4): 313–321.
- Kubin, E., Kemppainen, L. (1994): Effect of soil preparation of boreal spruce forest on air and soil temperature conditions in forest regeneration areas.
- Kucbel S., Saniga M., Jaloviar P., Vencurik J. (2012): Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the northwestern Carpathians: A 40-years perspective. Forest Ecology and Management, 264: 125133.
- Kula E. (1998): Proč odumírá bříza v Krušných horách? Lesnická práce 77: 18–19.
- Kula, E., (2011). Bříza a její význam pro trvalý rozvoj lesa v imisních oblastech. Nakladatelství Lesnická Práce.
- Kulhavý, J., (2004): A new concept in sustainable forest management – The need for forest ecosystem and landscape research. Journal of Forest Science, 50:520–525.
- 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.
- Kupka I. (2008): Pěstování lesů I. V Praze: Česká zemědělská univerzita.
- Kuuluvainen T., Pukkala T. (1989): Effect of Scots pine seed trees on the density of ground vegetation and tree seedlings. Silva Fenica, 23 (2): 159–169.
- Kuznetsova, T., Mandre, M., Klõšeiko, J., Pärn, H., (2010): A comparison of the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in a reclaimed oil shale post-mining area and in a Calluna site in Estonia. Environ. Environmental Monitoring and Assessment, 166: 257–265.

- L. Skärby (1996): Critical levels for ozone in Europe: testing and finalizing the concepts. University of Kuopio, Kuopio.
- Lähde, E., Laiho, O., Norokorpi, Y., Saksa, T. (1999): Stand structure as the basis of diversity index. Forest Ecology and Management, 115(2-3): 213–220.
- Lakatos, F., Molnár, M. (2009): The role of Taphrorychus bicolor and Agrilus viridis in the decline of beech stands in Hungary. Acta Silvatica et Lignaria Hungarica, 5: 49–57.
- Langer, G. J., Bußkamp, J. (2021): Fungi associated with woody tissues of European beech and their impact on tree health. Frontiers in Microbiology, 12: 702467.
- Lapin, M., Damborská, I., Drinka, R., Faško, P., Gaál, L., Mělo, M. (2008): Úvod k scenárom extrémnych poveternostných situácií a vybrané výsledky spracovania. In: Lapin, M., Nejedlík, P. (ed.): Dôsledky klimatickej zmeny a adaptačné opatrenia. Publikácia Národného klimatického programu Slovenskej republiky. Bratislava, MŽP SR, 12:9–30.
- Lebourgeois, F., Delpierre, N., Dufrêne, É., Cecchini, S., Macé, S., Croisé, L., Nicolas, M. (2019): Fructification of beech and oaks in France-the role of temperatures, pollen and the carbon balance and relation to stand growth. Revue Forestière Française, 71(1): 29–60.
- Leibundgut H. (1959): Über Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse von Urwäldern. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen, 110: 111–124.
- Leibundgut H. (1993): Europäische Urwälder. Paul Haupt, Bern.
- León-Lobos P., Ellis R. (2002): Seed storage behaviour of *Fagus sylvatica* and Fagus crenata. Seed Science Research, 12(1): 31–37.
- Lettl, A., Hýsek, J., (1994): Soil microflora in an area where spruce (*Picea abies*) was killed by SO2 emissions and was succeeded by birch (*Betula pendula*) and mountain ash (*Sorbus aucuparia*). Ecological Engineering, 3: 27–37.
- Leuschner C. (2020): Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.)−A review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 47: 125576.
- Leuschner C., Ellenberg H. (2021): Ecology of Central European Forests: Vegetation, Environment, and Management. Cham, Springer: 972.

- Leuschner, C., Meier, I. C., Hertel, D., (2006): On the niche breadth of *Fagus sylvatica*: soil nutrient status in 50 Central European beech stands on a broad range of bedrock types. Annals of Forest Science, 63:355–368.
- Leuschner, Ch., Ellenberg, H. (2017): Ecology of Central European Forest. Vegetation Ecology of Central Europe, Vol. I. Springer, 779 p.
- Lewis, S. L., Wheeler, C. E., Mitchard, E. T., Koch, A. (2019): Restoring natural forests is the best way to remove atmospheric carbon.
- Ligot, G., Balandier, P., Fayolle, A., Lejeune, P., Claessens, H. (2013): Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. Forest Ecology and Management, 304: 391–398.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., (2010): Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management, 259(4): 698–709.
- 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.
- Liss M. B. (1998): Der Einfluss von Weidewieh und Wild auf die naturliche und kunstliche
- Lokvenc T. (1959): Die vegetative Vermährung der Fichte im Krkonoše (Riesengebirge). Acta Dendrology Čechoslovakia, 2: 71–82.
- Lundqvist, L. (1993): Changes in the stand structure on permanent *Picea abies* plots managed with single-tree selection. Scandinavian Journal of Forest Research, 8(1–4): 510–517.
- Madsen, P., Hahn, K., (2008): Natural regeneration in a beech-dominated forest managed by close-to-nature principles – a gap cutting based experiment. Canadian Journal of Forest Research, 38:1716–1729.
- Maes, S. L., Perring, M. P., Vanhellemont, M., Depauw, L., Van den Bulcke, J., Brūmelis, G., Verheyen, K. (2019): Environmental drivers interactively affect individual tree growth across temperate European forests. Global Change Biology, 25(1): 201–217.

- Machar, I., Vlčkova, V., Buček, A., Voženílek, V., Šálek, L., Jeřabková, 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.
- Machová, I., Kubát, K., Štojdl, J. (2018): Rostlinstvo biotopů vzniklých hornickou a těžební činností na Krušných horách. Fakulta životního prostředí UJEP, Ústí nad Labem, 87.
- Maleki, K., Zeller, L., Pretzsch, H. (2020): Oak often needs to be promoted in mixed beech-oak stands - the structural processes behind competition and silvicultural management in mixed stands of European beech and sessile oak. iForest - Biogeosciences and Forestry, 13(2): 80–88.
- Malíček, J., Palice, Z., Vondrák, J., Kostovčík, M., Lenzová, V., Hofmeister, J. (2019): Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic: assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. Biodiversity and Conservation, 28(13): 3497–3528.
- Malík, V. (2007): Škody spárkatou zvěří na vybraných lesních dřevinách ohryzem a okusem ve vztahu k výživné hodnotě kůry a letorostů. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze.
- Mansourian, S., Vallauri, D., Dudley, N. (2005): Forest restoration in landscapes: beyond planting trees. New York, NY: Springer.
- Margalef, R. (1958): Information theory in ecology. General Systematics, 3: 36–71.
- Maringer, J., Ascoli, D., Küffer, N., Schmidtlein, S., Conedera, M. (2016): What drives European beech (*Fagus sylvatica* L.) mortality after forest fires of varying severity?. Forest Ecology and Management, 368: 81–93.
- Martinez del Castillo, E., Zang, C.S., Buras, A., Hacket-Pain, A., Esper, J., Serrano-Notivoli, R., Hartl, C.,Weigel, R., Klesse, S., de Dios, V.R. (2022): Climate-Change-Driven Growth Decline of European Beech Forests. Commun. Biol. 2022, 5, 163.
- Martiník, A. (2012): Bříza - „mocná" dřevina a nemocné lesy. Lesn. práce 3: 22-24.
- Martiník, A., Adamec, Z., Březina, D., Krásenský, J. (2024): Preliminary results from simultaneous planting of *Fagus sylvatica* and pioneer species on calamity clearings. Journal of Forest Science, 70(9): 492–500.

- Martiník, A., Adamec, Z., Březina, D., Krásenský, J. (2024): Preliminary results from simultaneous planting of *Fagus sylvatica* and pioneer species on calamity clearings. Journal of Forest Science, 70(9): 492–500.
- Mataji, A. A., Namiranian, M. (2003): Investigating the structure and evolution process of beech forests natural stands in north of iran (case study: kheyrood-kenar, noushahr).
- Matějka, K., Vacek, S., Podrázský, V. (2010): Development of forest soils in the Krkonoše Mts. in the period 1980-2009.
- Matras J., Paques L., (2008): Technical Guidelines for Genetic Conservation and Use for European Larch (*Larix decidua);* Biodiversity International., Rome, Italy, p. 6.
- Matuszkiewicz J.M. (2008): Zespoly lesne Polski. PWN, Warszawa.
- 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.
- Mauer O. (2005): Zakládání lesů. MZLU, Brno: 93.
- Mayer H., Ott E. (1991): Gebirgswaldbau, Schutzwaldpflege. 2. Aufl., Stuttgart, New York, 587 s.
- Mazzoglio, P. J., Faccoli, M., Tiberi, R. (2005): Insect pests of European beech in Italy. Journal of Pest Science, 78: 91–96.
- McNeely, J. A., Schroth, G. (2006): Agroforestry and biodiversity conservation–traditional practices, present dynamics, and lessons for the future. Biodiversity & Conservation, 15(2): 549–554.
- Mellert, K.H.; Šeho, M. (2022): Suitability of Fagus orientalis Lipsky at Marginal *Fagus sylvatica* L. Forest Sites in Southern Germany. IForest, 15: 417–423.
- Menezes-Silva, P. E., Loram-Lourenç o, L., Alves, R. D. F. B., Sousa, L. F., Almeida, S. E. D. S., and Farnese, F. S. (2019): Different ways to die in a changing world: Consequences of climate change for tree species performance and survival through an ecophysiological perspective. Ecology and Evolution, 9: 11979–11999.
- Menhinick, C.F. (1964): A comparison of some species-individuals diversity indices appplied to samples of field insects. Ecology, 45: 859–861.

- Messier, C., Nikinmaa, E. (2000): Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech. Ecoscience, 7(3): 345–356.
- Messier, C., Puettmann, K., Chadzon, R., Anderson, K. P., Angers, V.A., Brotnos, L. et al., (2015): From management to stewardship: viewing forests as complex adaptive systems in an uncertain world. Conservation Letters, 8:368–377.
- Meyer, P., Tabaku, V., v. Lüpke, B. (2003): Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder–Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft: Structural Characteristics of Albanian Beech (*Fagus sylvatica* L.) Virgin Forests–Deductions for Semi-Natural Forestry. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 122(1): 47–58.
- Michal, I., Petříček, V., Vašíček, Z. (1992): Péče o chráněná území. II. Lesní společenstva. AOPK ČR, Praha, 376 s.
- Michelot, A., Bréda, N., Damesin, C., Dufrêne, E. (2012): Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. Forest Ecology and Management, 265:161–171.
- Mikeska, M., Vacek, S., Prausová, R., Simon, J., Minx, T., Podrázský, V., Malík, V., Koblika, J., Anděl, P., Matějka, K. (2008): Lesnicko-typologické vymezení, struktura a management přirozených borů a borových doubrav v ČR. Lesnická práce s.r.o., nakladatelství a vydavatelství, Kostelec nad Černými lesy, 448.
- Miklašēvičs, Z. (2021): Influence of Forest Stand Density on *Pinus Sylvestris* Roundwood Quality in Even-Aged Mixed Scots Pine Stands in Myrtillosa Mel. Mesotrophic Site Type. In ENVIRONMENT. TECHNOLOGIES. RESOURCES. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference, 3: 208–215.
- Millar, C.I., Stephenson, N.L., Stephens, S.L. (2007): Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. Ecological Applications, 17(8): 2145–2151.
- Mindáš, J., Škvarenina, J., (1996): Modelovanie dôsledkov klimatických zmien na lesné ekosystémy. In: Národný klimatický program SR. Bratislava, MŽP SR, 5:29–40.
- Mitchell, R. J., Beaton, J. K., Bellamy, P. E., Broome, A., Chetcuti, J., Eaton, S., Woodward, S. (2014): Ash dieback in the UK: a review of the ecological and

conservation implications and potential management options. Biological conservation, 175, 95–109.

- Mititelu, I. K., Mititelu, M., Popa, I. (2021): Beech bark necrosis and its impact on forest management. Annals of Forest Research, 64(1), 1–10.
- Molotkov, P. I. (1966): Beech forests and their management. Beech forests and their management.
- Moridi, M.; Sefidi, K.; Etemad, V. (2015): Stand Characteristics of Mixed Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Stands in the Stem Exclusion Phase, Northern Iran European Journal of Forest Research, 134: 693–703.
- Moser, B., Schütz, M., Hindenlang, K. (2006): Importance of alternative food resources for browsing by roe deer on deciduous trees: The role of food availability and species quality. Forest Ecology and Management, 226(1–3): 248–255.
- 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.
- Mráček, Z. (1989): Pěstování buku., 1. vydání, Praha, Státní zemědělské nakladatelství, 1989, 224.
- Mrkva R., (1995): Škody zvěří: Lesnický naučný slovník. 2. Praha: Agrospoj.
- Muffler, L., Weigel, R., Hacket-Pain, A. J., Klisz, M., van der Maaten, E., Wilmking, M., Kreyling, J., van der Maaten-Theunissen, M. (2020): Lowest drought sensitivity and decreasing growth synchrony towards the dry distribution margin of European beech. *Journal of Biogeography*, 47(9): 1910–1921.
- Müller, M., Cuervo-Alarcon, L., Gailing, O., KC, R., Chhetri, M. S., Seifert, S., Finkeldey, R. (2018): Genetic variation of European beech populations and their progeny from northeast Germany to southwest Switzerland. Forests, 9(8): 469.
- Müller-Starck, G., Ziehe, M., Schubert, R. (2015): Genetic diversity parameters associated with viability selection, reproductive efficiency, and growth in forest tree species. In: Rauch, P., Muys, B. (eds.) Sustainable Forest Management, 25–48.

- Mund, M., Kutsch, W. L., Wirth, C., Kahl, T., Knohl, A., Skomarkova, M. V., Schulze, E. D. (2010): The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest. Tree physiology, 30(6): 689–704.
- Musil, I., Hamerník, J. (2007): Jehličnaté Dřeviny: Přehled Nahosemenných I Výtrusných Dřevin: Dendrologie I. Praha: Academia, 352.
- Musil, I., Möllerová, J. (2005): Listnaté dřeviny. Lesnická dendrologie 2. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Musil, I., Hamerník, J., Leugnerová, D., (2002): Lesnická dendrologie 1: Jehličnaté dřeviny. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Myczkowski, S. (1955): Ekologie zespolów lesnych Tater polskich, Kraków, 211 s.
- MZe (2019): Status report of forests and forest management in the Czech Republic in 2018 – 1st ed. Praha, Ministerstvo zemědělství,128.
- MŽP (2015): o Strategii přizpůsobení se změně klimatu v podmínkách České republiky] – 1st ed. Praha, Ministerstvo zemědělství, 130.
- Nabuurs, G. J., Pussinen, A., van Bruselen, J., Schelhaas, M. J., (2007): Future harvesting pressure on European forests. European Journal of Forest Research, 126:391–400.
- Nagel T.A., Zenner E.K., Brang P. (2013): Research in old-growth forests and forest reserves: implications for integrated forestmanagement: Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest. European Forest Institute, 44–50.
- Nagel, T. A., Svoboda, M., Diaci, J., (2006): Regeneration pat-terns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. Forest Ecology and Management, 226:268–278.
- Nathan, R., Katul, G. G., Horn, H. S., Thomas, S. M., Oren, R., Avissar, R., Levin, S. A. (2002): Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. Nature, 418(6896): 409–413.
- Neuhäuslová Z., Káňa K. (1999): Mokřadní a pobřežní křoviny a lesy. In: Míchal I., Petříček V. (eds) Péče o chráněná území II. Lesní společenstva, 279–321.
- Newton, A. (2010): Biodiversity in the New Forest (p. 237). Pisces Publications.

- 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.
- Nocentini, S. (2009): Structure and management of beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in Italy. iForest-Biogeosciences and Forestry, 2(3): 105.
- Nopp-Mayr, U., Reimoser, F., Voelk, F. (2011): Predisposition assessment of mountainous forests to bark peeling by red deer (*Cervus elaphus* L.) as a strategy in preventive forest habitat management. Wildlife Biology in Practice, 7(1): 66–89.
- Novák, J., Dušek, D., Slodičák, M., Kacálek, D. (2017): Importance of the first thinning in young mixed Norway spruce and European beech stands.
- Novák, J., Slodičák M., (2006): Development of young subtitute larch (*Larix decidua* Mill.) stands after first thinning. Journal of forest science, 52, (4): 147–157
- Nowakowska, J. A., Hsiang, T., Patynek, P., Stereńczak, K., Olejarski, I., Oszako, T. (2020): Health assessment and genetic structure of monumental Norway spruce trees during a bark beetle (*Ips typographus* L.) outbreak in the Białowieża Forest District, Poland. Forests, 11(6): 647.
- O.Hara, K.L., Latham, P.A., Hessburg, P., Smith, B.G. (1996): A structural classification for inland Northwest forest vegetation. Western Journal of Applied Forestry, 11(3): 97–102.
- Oikonomakis, N.G., Ganatsas, P. (2020): Secondary forest succession in Silver birch (*Betula pendula* Roth) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) southern limits in Europe, in a site of Natura 2000 network–an ecogeographical approach. Forest Systems, 29(3): e021.
- Økland, T., Rydgren, K., Økland, R. H., Storaunet, K. O., Rolstad, J. (2003): Variation in environmental conditions, understorey species number, abundance and composition among natural and managed Picea abies forest stands. Forest ecology and management, 177(1–3): 17–37.
- Olesen, C., Madsen, P., (2008): The impact of roe deer (*Capreolus capreolus*), seedbed, light and seed fall on natural beech (*Fagus sylvatica*) regeneration. Forest Ecology and Management, 255(12): 3962–3972. ISSN 03781127.
- Oliver, C.D., Larson, B.C. (1996): Forest Stand Dynamics. update edition. John Wiley and Sons Inc., New York, NY.

- Olsson, J. (2024). Tree regeneration in protected forest areas.
- Orlikowski, L.B., Ptaszek, M., Rodziewicz, A., Nechwatal, J., Thinggaard, K., Jung T. (2011): Phytophthora root and collar rot of mature Fraxinus excelsior in forest stands in Poland and Denmark. Forest Pathology, 41: 510–519.
- Orman, O., Wrzesiński, P., Dobrowolska, D., Szewczyk, J. (2021): Regeneration growth and crown architecture of European beech and silver fir depend on gap characteristics and light gradient in the mixed montane old-growth stands. Forest Ecology and Management, 482: 118866.
- Ostrofsky, W. D., McCormack Jr, M. L. (1986): Silvicultural management of beech and the beech bark disease. Northern Journal of Applied Forestry, 3(3): 89–91.
- Otto, H.J. (1994): Waldökologie. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Paar, U., Guckland, A., Dammann, I., Albrecht, M., Eichhorn, J. (2011): Frequency and intensity of fructification of beech. AFZ/Der Wald, Allgemeine Forst Zeitschrift für Waldwirtschaft und Umweltvorsorge, 66(6): 26–29.
- Packham, J.R., Thomas, P.A., Atkinson, M.D., Degen, T. (2012): Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. Journal of Ecology, 100: 1557–1608.
- Paffetti, D., Travaglini, D., Buonamici, A., Nocentini, S., Vendramin, G.G., Giannini, R., Vettori, C. (2012): The influence of forest management on beech (*Fagus sylvatica* L.) stand structure and genetic diversity. Forest Ecology and Management, 284: 34–44.
- Paluch, J. G. (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 European beech (*Fagus sylvatica* L.) – silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: A patch-mosaic perspective. Forest Ecology and Management, 253:161–170.
- Pardos, M., Montes, F., Aranda, I., Canellas, I. (2007): Influence of environmental conditions on geminant survival and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. European Journal of Forest research 126: 37–47.
- Pastorelli, R., Smulders, M. J. M., Van’t Westende, W. P. C., Vosman, B., Giannini, R., Vettori, C., Vendramin, G. G. (2003): Characterization of microsatellite markers

in Fagus sylvatica L. and Fagus orientalis Lipsky. Molecular Ecology Notes, 3(1): 76–78.

- Paule, L. (1992): Genetika a šlechtění lesních dřevin. Príroda, Bratislava, 304.
- Pavlović, L., Stojanović, D., Mladenović, E., Lakićević, M., Orlović, S. (2019): Potential elevation shift of the european beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in Serbia. Frontiers in Plant Science, 10:849.
- Peel, M.C.; Finlayson, B.L.; McMahon, T.A. (2007): Updated World Map of the Köppen-Geiger Climate Classification. Hydrology and Earth System Sciences, 11: 1633–1644.
- Penuelas, J., Boada, M., (2003): A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). Global Change Biology, 9:131–140.
- Pešková, V., Soukup, F. (2001): LOS VÚLHM: Mycosphaerella pini Rostrup ap. Munk červená sypavka borovic. Lesnická práce 12/2001. 4 s.
- Pešková, V., Soukup, F., Knížek, M. (2016): LOS VÚLHM: Biotičtí škodliví činitelé na borovici a sucho. Lesnická práce, 8.
- Peters, R. (2013): Beech forests (Vol. 24). Springer Science & Business Media.
- Petritan, A. M., Von Lüpke, B., Petritan, I. C. (2007): Effects of shade on growth and mortality of maple (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) saplings. Forestry, 80(4): 397–412.
- Pettersson, N. (1993): The effect of density after precommercial thinning on volume and structure in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* stands. Scandinavian Journal of Forest Research, 8(1–4): 528–539.
- Pfeffer, A. (1961): Ochrana lesů: vysokoškolská učebnice pro lesnické fakulty. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. Lesnická knihovna.
- Pickett, S. T., White, P. S. (Eds.). (2013): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Elsevier.
- Pielou, E.C. (1975): Ecological diversity. New York: Wiley, 165.
- Pilichowski, M., Skrzypczyńska, M., Jaworski, A. (2017): Impact of climate change on the life cycle of beech gall midge (*Mikiola fagi* Hartig) in Poland. Sylwan, 161: 36–45.
- Piotti, A., Leonardi, S., Buiteveld, J., Geburek, T., Gerber, S., Kramer, K., Vettori, C., Vendramin, G.G. (2013): Comparison of pollen gene flow among four European

beech (*Fagus sylvatica* L.) populations characterized by different management regimes. Heredity, 111: 408–418.

- Piovesan, G., Biondi, F., Filippo, A. D., 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(6): 1265–1281.
- Pluess, A.R.; Weber, P. (2012): Drought-Adaptation Potential in *Fagus sylvatica*: Linking Moisture Availability with Genetic Diversity and Dendrochronology. PLoS ONE, 7: e33636.
- 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 Świętokrzyski National Park. Forest Ecology and Management., 50: 55–66.
- Podlaski, R. (2006): Suitability of the selected statistical distributions for fitting diameter data in distinguished development stages and phases of near-natural mixed forests in the Swietokrzyski National Park (Poland). Forest Ecology and Management., 236: 393–402.
- Podrázský, V. (1999): Pedologické charakteristiky na půdách náchylných k introskeletové erozi. In: Obnova a stabilizace horských lesů. Bedřichov, VÚLHM Jíloviště-Strnady, 101–105.
- Podrázský, V., Prknová, H. (2019): Silvicultural, production and environmental potential of the main introduced tree species in the Czech Republic. Česká zemědělská univerzita v Praze, Lesnická práce, 312.
- Podrázský, V., Procházka, J., Remeš, J. (2011): Produkce a vývoj půdního prostředí porostů na bývalých zemědělských půdách v oblasti Českomoravské vrchoviny. Zprávy lesnického výzkumu, 56:27–35.
- Podrázský, V., Remeš, J., Ulbrichová, I. (2003): Biological and chemical amelioration effects on the localities degraded by bulldozer site preparation in the Ore Mts.–Czech Republic. Journal of Forest Science, 49(4): 141–147.
- Podrázský, V., Ulbrichová, I., Moser,W.K. (2005): Využití břízy a smrku pichlavého přiobnově porostů na plochách s nenarušenou vrstvou nadložního humusu. Zprávy Lesnického výzkumu, 50: 75–77.
- Pokorný, R. (2013): Pěstování lesů pod vlivem měnícího se klimatu. Lesnická a dřevařská fakulta, Mendelova univerzita v Brně, 39.

- Poland T.M., Mccullough D.G. (2006): Emerald ash borer: Invasion of the urban forest and the threat to North Americans ash resource. Journal of Forestry, 104: 118–124.
- Poleno, Z. (1994): Ekologicky orientované pěstování lesů (II). Lesnictví 40 (1/2): 65–72.
- Poleno, Z. (1996): Sustainble management of forests in the Czech Republic. Prague, s. 61.
- Poleno Z., Vacek S., Podrázský V., Remeš J., Mikeska M., Kobliha J., Bílek L. (2007a): Pěstování lesů" I. Ekologické základy pěstování lesů". Lesnická práce, s. r.o., Kostelec nad Černými lesy.
- Poleno Z., Vacek S., Podrázský V., Remeš J., Mikeska M., Kobliha J., Bílek, L. (2007b): Pěstování les" II. Teoretická východiska pěstování les". Lesnická práce, s.r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Štefančík, I., 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. (2011): Pěstování lesů (2., upr. a dopl. vyd). Lesnická práce.
- Pötzelsberger, E.; Wolfslehner, B.; Hasenauer, H., (2015). Climate change impacts on key forest functions of the Vienna Woods. European Journal of Forest Research, 134: 481–496.
- Pretzsch, H., (1992): Konzeption und Konstruktion von Wuchsmodellen für Rein- und Mischbestände. Forstliche Forschungsberichte München, 115: 358.
- Pretzsch, H. (2003): The elasticity of growth in pure and mixed stands of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). Journal of Forest Science, 49(11): 491–501.
- Pretzsch, H. (2009): Forest Dynamics, Growth and Yield. Springer Berlin Heidelberg, 617 p.
- Pretzsch, H., Biber, P., Schutze, G., Uhl, E., Rotzer, T. (2014): Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. Nature Communications, 4967.
- Pretzsch, H., Schütze, G. (2014): Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. Forest Systems 23: 560–572.

- Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E. (2012): 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., Biber, P., Schütze, G., Uhl, E., Rötzer, T. (2014): Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. Nature communications, 5(1): 1–10.
- Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A. (2015): Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. European Journal of Forest Research, 134(5): 927–947.
- Pretzsch, H., del Río, M., Schütze, G., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagic, A., Bravo-Oviedo, A. (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, 202–213.
- Pretzsch, H., Grote, R., Reineking, B., Rötzer, T. H., Seifert, S. T. (2008): Models for forest ecosystem management: a European perspective. Annals of botany, 101(8): 1065–1087.
- Pretzsch, H., Schutze, G., Biber P. (2018): Drought can favour the growth of small in relation to tall trees in mature stands of Norway spruce and European beech. Forest Ecosystems, 5: 1–19.
- Pretzsch, H., Schütze, G., (2021): Tree species mixing can increase stand productivity, density and growth efficiency and attenuate the trade-off between density and growth throughout the whole rotation. Annals of Botany, 128:767–786.
- 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.; Hilmers, T. (2024): Structural Diversity and Carbon Stock of Forest Stands: Tradeoff as Modified by Silvicultural Thinning. European Journal of Forest Research, 1–22.
- Procházková, Z. (2009): Fungal diseases of beech nuts. Journal of Forest Science, 55: 345–352.

- Prokůpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Blažejová, J., Schwarz, O., Bulušek, 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.
- Průša, E. (1985): Die böhmischen und mährischen Urwälder-ihre Struktur und Ökologie. Verlag der Tschechoslowakischen Akademie derWisenschaften, Praga.
- Průša, E. (1999): Zásady hospodaření podle souboru lesních typů. ÚHUL Brandýs nad Labem, 592.
- Pukkala, T. (2018): Carbon forestry is surprising. Forest Ecosystems, 5(1), 1–11.
- Putman, R. J. (1996): Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. Forest Ecology and Management, 88(1–2): 205–214.
- Račko, V., Mihál, I., Mišíková, O. (2020): Beech bark disease in Slovakia related to fungi of the genus *Nectria* sl and the anatomy of necrotised bark and wood: A brief review. Folia Oecol, 47: 16–22.
- Rademacher, C., Neuert, C., Grundmann, V., Wissel, C., Grimm, V. (2004): Reconstructing spatiotemporal dynamics of Central European natural beech forests: the rule-based forest model BEFORE. Forest Ecology and Management, 194(1–3): 349–368.
- Rajendra, K.C., Seifert, S., Prinz, K., Gailing, O., Finkeldey, R. (2014): Subtle human impacts on neutral genetic diversity and spatial patterns of genetic variation in European beech (*Fagus sylvatica*). Forest Ecology and Management, 319: 138–149.
- Ramsar Sites Information Service (2018): Krušnohorská rašeliniště – Ramsar Site Information Sheet CZ1670RIS
- Raspe, O., Findlay, C., & Jacquemart, A. L. (2000). *Sorbus aucuparia* L. Journal of Ecology, 88(5): 910–930.
- Ratnam, W., Rajora, O.P., Finkeldey, R., Aravanopoulos, F., Bouvet, J.M., Vaillancourt, R.E., Kanashiro, M., Fady, B., Tomita, M., Vinson, C. (2014): Genetic effects of forest management practices: global synthesis and perspectives. Forest Ecology and Management, 333: 52–65.

- Räty, M., Caudullo, G., de Rigo, D. (2016): *Sorbus aucuparia* in Europe: Distribution, habitat, usage and threats. European Atlas of Forest Tree Species; San-MiguelAyanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A., Eds, 176–177.
- Raymond, P., Bédard, S., Roy, V., Larouche, C., Tremblay, S. (2009): The irregular shelterwood system: review, classification, and potential application to forests affected by partial disturbances. Journal of Forestry, 107(8): 405–413.
- Reich P. B., Oleksyn J. (2008): Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine expect in the far north. Ecology Letters, 11: 588–597.
- Reimoser, F., Gossow, H. (1996): Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. Forest ecology and Management, 88(1–2): 107–119.
- Reineke, L.H., (1933): Perfecting a stand density index for even-aged forests. Journal of Agricultural Research, 46 (7): 627–638.
- Reininger H. (1992): Ziestarkennutzung oder die Plenterung des. Altersklassenwaldes. Funfte Aufgabe. Oster. Agrarwerlag.
- Remeš, J. (2008): Pěstování lesů II: podklady pro cvičení. Praha: Česká zemědělská univerzita, 1–98.
- Remeš, J., Bílek L., Vacek S. (2010): Pěstební postupy v lesních porostech zvláště chráněných území, Praha, Česká Zemědělská univerzita.
- 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.
- Remeš, J., Novák, J., Štefančík, I., Dušek, D., Slodičák, M., Bílek, L., Pulkrab, K. (2016): Postupy výchovy k dosažení pěstebně-ekologického a ekonomického optima v bukových porostech na CHS 43 a 45. Certifikovaná metodika. Strnady, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti. Lesnický průvodce 13/2016.
- Reyer, C., Lasch, P., Mohren, G. M., Sterck, F. J. (2010). Inter-specific competition in mixed forests of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and common beech (*Fagus sylvatica*) under climate change–a model-based analysis. Annals of Forest Science, 67(8): 805.

- Richardson, D. M. (1998): Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge, Cambridge University Press, 527.
- Rötzer, T., Liao, Y., Goergen, K., Schüler, G., Pretzsch, H. (2013): Modelling the impact of climate change on the productivity and water-use efficiency of a central European beech forest. Climate research, 58(1): 81–95.
- Rötzer, T., Biber, P., Moser, A., Schäfer, C., Pretzsch, H. (2017): Stem and root diameter growth of European beech and Norway spruce under extreme drought. Forest Ecology and Management, 406: 184–195.
- Rozenbergar, D., Ficko, A., Diaci, J. (2008): Contemporary silviculture of beech forests. Zbornik gozdarstva in lesarstva.
- Rozman, A., Diaci, J., Krese, A., Fidej, G., & Rozenbergar, D. (2015): Forest regeneration dynamics following bark beetle outbreak in Norway spruce stands: Influence of meso-relief, forest edge distance and deer browsing. Forest Ecology and Management, 353: 196–207.
- Rukh, S., Sanders, T. G., Krüger, I., Schad, T., Bolte, A. (2023): Distinct responses of European beech (*Fagus sylvatica* L.) to drought intensity and length—A review of the impacts of the 2003 and 2018–2019 drought events in Central Europe. Forests, 14(2): 248.
- Sagwal, S. S. (2020): Forest Tree Seeds: Handbook. Scientific Publishers.
- Saha, S., Kuehne, C., Kohnle, U., Brang, P., Ehring, A., Geisel, J., Leder, B., Muth, M., Petersen, R., Peter, J., Ruhm, W., Bauhus, J. (2013): Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. European Journal of Forest Research, 132(2): 263–280.
- Sanigam M., Schützm J. P. (2002): Relation of dead wood course within the development cycle of selected virgin forests in Slovakia. Forest Ecology and Management., 48 (12): 513–528.
- Saniga, M., Vencurik, J. (2007): Dynamika štruktúra a regeneračné procesy lesov v róznej fáze prebudovy na výberkový les v LHC Korytnica. TU Zvolen, Lesnická fakulta, 83.

- Saniga, M., Balanda, M. (2008): Dynamics of tree species composition and characteristics of available space utilization in the natural forest of the National Nature Reserve Hrončokovský Grúň. Journal of Forest Science, 54(11): 497–508.
- Saniga, M., Vencurik, J., Kucbel, S., Jaloviar, P., Pittner, J., Sedmáková, D., (2022): Prebudova lesa vekových tried – prípadová štúdia bukový les Vysokoškolský lesný podnik Zvolen. Zprávy lesnického výzkumu, 67:226–235.
- Santopuoli, G., Temperli, C., Alberdi, I., Barbeito, I., Bosela, M., Bottero, A., Tognetti, R. (2021): Pan-European sustainable forest management indicators for assessing climate-smart forestry in Europe. Canadian Journal of Forest Research, 51(999): 1–10.
- Saxe, H., Kerstiens, G. (2005): Climate change reverses the competitive balance of ash and beech seedlings under simulated forest conditions. Plant Biology, *7*(04): 375–386.
- Scott, D., Welch, D., Thurlow, M., Elston, D. A. (2000): Regeneration of *Pinus sylvestris* in natural pinewood in NE Scotland following reduction in grazing by *Cervus elaphus*. Forest Ecology and Management, 130: 199–211.
- Sefidi, K., Mohadjer, M. R. M., Mosandl, R., Copenheaver, C. A. (2011): Canopy gaps and regeneration in old-growth Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) stands, northern Iran. Forest Ecology and Management, 262(6): 1094–1099.
- Seidl, R., Rammer, W., Lexer, M. J., (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(9), 806–810.
- Sendak, P. E. (1991): Timber sale value as a function of sale characteristics and number of bidders (Vol. 657). US Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- Senf, C., Sebald, J., Seidl, R. (2021): Increasing canopy mortality affects the future demographic structure of Europe's forests. One Earth, 4(5): 749–755.
- Shahverdi, M., Dashti, H., Taghiyari, H.r., Heshmati, S., Gholamiyan, H., Hossein, M.a. (2013): The Impact of red heartwood on drying characteristics and mass

transfer coefficients in beech wood. Austrian Journal of Forest Science 130: 85–101.

- 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(5): 451.
- Sheposh, R. (2024): Krkonoše (Giant Mountains). EBSCO Research Starters.
- Shimano, K. (2000): A power function for forest structure and regeneration pattern of pioneer and climax species in patch mosaic forests. Plant Ecology, 146(2): 205–218.
- Schall, P., Gossner, M. M., Heinrichs, S., Fischer, M., Boch, S., Prati, D., Ammer, C. (2018): The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. Journal of applied Ecology, 55(1): 267–278.
- Schall, P., Heinrichs, S., Ammer, C., Ayasse, M., Boch, S., Buscot, F., Gossner, M. M. (2020): Can multi-taxa diversity in European beech forest landscapes be increased by combining different management systems? Journal of Applied Ecology, 57(7): 1363–1375.
- Scharnweber, T., Manthey, M., Criegee, C., Bauwe, A., Schroder, C., Wilmking, M. (2019): Drought matters: Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. Forest Ecology and Management, 262: 947–961.
- Schelhaas, M.j., Nabuurs, G.j., Hengeveld, G., Reyer, C., Hanewinkel, M., Zimmermann, N. E., Cullmann, D. (2015): Alternative forest management strategies to account for climate change-induced productivity and species suitability changes in Europe. Regional Environmental Change 15: 1581–1594.
- Scherer-Lorenzen M., Körner C., Schulze E.D., (2005): Forest diversity and function: temperate and boreal systems. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

- Scherrer D., Bader. K.F., Korner C. (2011): Drought-sensitivity ranking of deciduous tree species based on thermal imaging of forest canopies. Agricultural and Forest Meteorology, 151: 1632–1640.
- Schnabel, F., Bruelheide, H., Huth, A., Li, Y., Wang, X., Zhang, C., Zhu, J. (2025): Diverse forests and forest rewilding offer resilience against climate change. Nature Ecology & Evolution, 9(3): 401–410.
- Schoene, D. H., Bernier, P. Y. (2012): Adapting forestry and forests to climate change: a challenge to change the paradigm. Forest Policy and Economics, 24: 12–19.
- Schröder, T., Kehr, R., Procházková, Z., Sutherland, J. R. (2004): Practical methods for estimating the infection rate of Quercus robur acorn seedlots by Ciboria batschiana. Forest Pathology, 34: 187–196.
- Schröter, M., Härdtle, W., von Oheimb, G. (2012): Crown plasticity and neighborhood interactions of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in an old-growth forest. European Journal of Forest Research, 131(3): 787–798.
- 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, 57:267–288.
- Schütz, J.-P., (1990): Sylviculture I. Principes d'éducation des forets. Lausanne, Presses Polytechniques et Universitaires Romandes: 243.
- Schütz, J. P. (1999): Naturnaher Waldbau: gestern, heute, morgen| Near-Natural Silviculture: Past, Present and Future. Schweizerische Zeitschrift fur Forstwesen, 150(12): 478–483.
- Schütz, J. P., Götz, M., Schmid, W., Mandallaz, D. (2006): Vulnerability of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forest stands to storms and consequences for silviculture. European Journal of Forest Research, 125: 291–302.
- Schütz, J. P. (2011): Výběrné hospodářství a jeho různé formy: skripta k přednáškám Pěstění lesa II a Pěstění lesa IV. Lesnická práce.

- Schwartz, G., Lopes, J. C., Mohren, G. M., Peña-Claros, M. (2013): Post-harvesting silvicultural treatments in logging gaps: A comparison between enrichment planting and tending of natural regeneration. Forest Ecology and Management, 293: 57–64.
- Schwarze, F. (1994): Wood rotting fungi: Fomes fomentarius (L.: Fr.) Fr.: Hoof or tinder fungus. Mycologist, 8(1): 32–34.
- Sieber, P. (2013): Der dauerwald. Springer-Verlag.
- Siegert N.W., Mccullough D.G., Liebhold A.M., Telewski F.W. (2007): esurrected from the ashes: a historical reconstructions of emerald ash borer dynamics through dendrochronological analyses, in: Mastro V., Reardon R., Parra G. (Comps.), Proceedings of the Emerald Ash Borer/Asian Longhorned Beetle Research and Technology Development Meeting. FHTET-2007-04, USDA Forest Service, Morgantown, W.V., 18–19.
- Silva, D. E., Rezende Mazzella, P., Legay, M., Corcket, E., Dupouey, J. L. (2012): Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? Forest Ecology and Management, 266:263–272.
- Simon, J., Vacek, S. (2008): Výkladový slovník hospodářské úpravy lesů. Hospodářská úprava lesů. Mendelova zemědělská univerzita v Brně. 126.
- Simpson, H. (1949): Measurement of diversity. Nature, 163: 688.
- Sjölund, M.J., Jump, A.S. (2015): Coppice management of forests impacts spatial genetic structure but not genetic diversity in European beech (*Fagus sylvatica* L.). Forest Ecology and Management, 336: 65–71.
- Skovsgaard, J.P., Thomsen, I.M., Skovgaard, I.M., Martinussen, T. (2010): Associations of macroscopic symptoms of crown dieback and other major pests and pathogens in even-aged stands of ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Denmark. Forest Pathology, 40: 7–18.
- Skovsgaard, J. P., Wilhelm, G. J., Thomsen, I. M., Metzler, B., Kirisits, T., Havrdová, L., Clark, J. (2017): Silvicultural strategies for Fraxinus excelsior in response to dieback caused by *Hymenoscyphus fraxineus*. Forestry: An International Journal of Forest Research, 90(4): 455–472.
- Slanař, J., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Cukor, 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(4): 213–225.

- Slezák, M., Hrivnák, R., Ujházy, K., Ujházyová, M., Máliš, F., Petrášová, A. (2016): Syntaxonomy and ecology of acidophilous beech forest vegetation in Slovakia. Phytocoenologia, 46(1): 69–88.
- Slodičák, M., Novák, J. (2006): Silvicultural measures to increase the mechanical stability of pure secondary Norway spruce stands before conversion. Forest Ecology and Management, 224(3): 252–257.
- Slodičák, M., Novák, J., (2008): Výchova porostů náhradních dřevin. Recenzovaná metodika. VÚLHM, Opočno.
- Sloup M., (2007): Škody zvěří na lesních porostech. Lesnická práce – nakladatelství a vydavatelství. 2007.
- Smith, D. M., Larson, B. C., Kelty, M. J., Ashton, P. M. S. (1997): The practice of silviculture: applied forest ecology (No. Ed. 9). John Wiley and Sons, Inc.
- Somora J. (1958): O rozšírení niektorých lesných drevín v skupine Lomnického štítu. Martin, Osveta, 151.
- Souček, J. (2024): Taxační charakteristiky smíšeného porostu modřínu a jedle. In: Budoucnost modřínu opadavého ve smíšených lesích České republiky. Opočno: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, 7–9.
- Soukup, F., Pešková V. (2010): Chřadnutí a prosychání borovice lesní v roce 2010. Lesnická práce, 89(8): 42–43.
- Spiecker, H. (2000): Growth of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) under changing environmental conditions in Europe. In EFI Proceedings, 33:11–26.
- Spittlehouse, D. L., Stewart, R. B., (2003): Adaptation to climate change in forest management. Journal of ecosystems and management, 4(1): 1–11.
- Steckel, M., del Rio, M., Heym, M., Aldea, J., Bielak, K., Brazaitis, G., Černy, J., Coll, L., Collet, C., Ehbrecht, M., Jansons, A., Nothdurft, A., Pach, M., Pardos, M., Ponette, Q., Reventlow, D.O.J., Sitko, R., Svoboda, M., Vallet, P., Wolff, B., Pretzsch, H. (2020): Pecies mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak [*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] - Site water supply and fertility modify the mixing effect. Forest Ecology and Management, 461: 117908.

- Stewart, A., (2001): The impact of deer on lowland woodland nvertebrates: a review of the evidence and priorities for future research. Forestry. Oxford University Press: Oxford, 74(3): 259–270.
- Stiers, M., Annighöfer, P., Seidel, D., Willim, K., Neudam, L., Ammer, C. (2020): Quantifying the target state of forest stands managed with the continuous cover approach–revisiting Möller's “Dauerwald” concept after 100 years. Trees, Forests and People, 1: 100004.
- Stimm, K., Heym, M., Uhl, E., Tretter, S., Pretzsch, H. (2021): Height growth-related competitiveness of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) under climate change in Central Europe. Is silvicultural assistance still required in mixed-species stands? Forest Ecology and Management, 482:118780.
- Stjepanović, S., Matović, B., Stojanović, D., Lalić, B., Levanič, T., Orlović, S., Gutalj, M. (2018): The impact of adverse weather and climate on the Width of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) tree rings in Southeastern Europe. Atmosphere, 9(11): 451.
- Stöhr, A., Lösch, R. (2004): Xylem sap flow and drought stress of Fraxinus excelsior saplings. Tree Physiol 24: 169–180.
- Sturrock, R. N., Frankel, S. J., Brown, A. V., Hennon, P. E., Kliejunas, J. T., Lewis, K. J., Woods, A. J. (2011): Climate change and forest diseases. Plant pathology, 60(1): 133–149.
- Suss, H., Muller-Stoll, W. R. (1980): Changes in some characteristics of beech wood in relation to stem height. Holztechnologie, 21(2): 72–76.
- Svenning, J. C., Skov, F. (2007): Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. Global Ecology and Biogeography, 16(2): 234–245.
- Svoboda, P. (1953): Lesní dřeviny a jejich porosty I. díl. Praha, SZN: 411.
- Svoboda, P. (1957): Lesní dřeviny a jejich porosty III. díl. Praha, SZN, 457.
- Svobodová, J., Voženílek, V., (2009): Relief for Models of Natural Phenomena. In Landscape Modelling: Geographical Space, Transformation and Future Scenarios. In: Anděl, J., Bičcík, I., Dostál, P., Shasneshin, S. (eds.): Urban and Landscape Perspectives. Dordrecht, The Netherlands, Springer, 8:183–196.

- Szymańska, E., Kalejta, J. (2018): Wellness tourism and non-productive function of forests. Economic and Regional Studies (Studia Ekonomiczne i Regionalne), 11: 96–105.
- Szymura, T.H., Buszczak, M., Szymura, M. (2010): Structure and dynamics of a mature tree stand in submontane alluvial forest of Carici ramotae-Fraxinetum in the Sudety Mts foothills (Lower Silesia, Poland). Dendrobiology, 63: 43–51.
- Šamonil, P., Vrška, T. (2007): Trends and cyclical changes in natural fir-beech Forests at the north-western edge of the Carpathians. Folia Geobotanica, 42(4): 337–361.
- Šebík, L., Polák, L. (1990): Náuka o produkcii dreva. Príroda. Bratislava, 1 – 332.
- Šebková, B., Šamonil, P., Janík, D., Adam, D., Král, K., Vrška, T., Hort, L., Unar, P. (2011): Spatial and volume patterns of an unmanaged submontane mixed forest in Central Europe: 160 years of spontaneous dynamics. Forest Ecology and Management, 2: 873–885.
- Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S. (2020): Solar Cycles in Salvage Logging: National Data from the Czech Republic Confirm Significant Correlation. Forests, 11: 973.
- Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Ripullone, F., Hájek, V., D'Andrea, G. (2021). Tree Rings of European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) Indicate the Relationship with Solar Cycles During Climate Change in Central and Southern Europe. Forests, 12(3): 259.
- 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.
- Šindelář, J. (2004): Přirozená obnova borovice lesní. Lesnická práce: Časopis pro lesnickou vědu a praxi, 83: 8–4.
- Šmelko, Š., Šebeň, V., Bošeľa, M., Merganič, J., Jankovič, J., (2008): Národná inventarizácia a monitoring lesov SR 2005 – 2006. NLC, Zvolen.
- Šmelková, L., Šmelko, Š. (2011): Relationships between artificial and natural regeneration of forest growing on wind-throw area in High Tatras four years since the wind storm. Lesnícky Časopis, 57(4): 269–277.

- Šmilauer, P., Lepš, J. (2014): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5. Cambridge university press.
- Štefančík, I., Bošeľa, M., (2014): An influence of different thinning methods on qualitative wood production of European beech (*Fagus sylvatica* L.) on two eutrophic sites in the Western Carpathians. Journal of Forest Science, 60: 406–416.
- Štefančík, I., (1984): Úrovňová vol'ná prebierka – metóda biologickej intenzifikácie a racionalizácie selekčnej výchovy bukových porastov. In: Vedecké práce VÚLH vo Zvolene, Bratislava, Príroda, 34:67–112.
- Štefančík, I. (1996): Tending and health condition of beech stands in Slovakia. Zpravy Lesnickeho Vyzkumu (Czech Republic).
- Štefančík, I. (2013): Development of target (crop) trees in beech (*Fagus sylvatica* L.) stand with delayed initial tending and managed by different thinning methods. Journal of Forest Science, 59(6): 253–259.
- Štefančík, I., (2022): Výchova porastov – základný predpoklad prírode blízkeho hospodárenia v lesoch. Les & Letokruhy, 78:22–23.
- Štefančík, I., Štefančík, L. (2001): Assessment of tending effect on stand structure and stability in mixed stands of spruce, fir and beech on research plot Hrable. Journal of Forest Science-UZPI (Czech Republic).
- 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.
- Šuleková, A., Kodrík, M. (2011): The impact of ungulate game on natural regeneration in a fir-beech national nature reserve, Western Carpathians. *Folia oecologica*, 38: 118–125.
- Šumichrast, L., Jaloviar, P., Komendák, M., Targoš, S., Kucbel, S. (2023): Vital rates and their multi-decadal trends in the fir-beech old-growth forest of Badínsky prales. Journal of Forest Science, 69:93–100.
- Švarc, J. et al. (1981): Ochrana proti škodám působeným zvěří. SZN Praha.
- Švestka, M. et al. (1996): Praktické metody v ochraně lesa, Praha: Silva Regina.

- Švestka, M., Hochmut, R., Jančařík, V. (1998): Praktické metody v ochraně lesa (Dot. 2. vyd). Lesnická práce.
- Talhelm, A. F., Pregitzer, K. S., Kubiske, M. E., Zak, D. R., Campany, C. E., Burton, A. J., Karnosky, D. F. (2014): Elevated carbon dioxide and ozone alter productivity and ecosystem carbon content in northern temperate forests. Global change biology, 20(8): 2492–2504.
- Team R Core (2018): A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Tegel, W., Seim, A., Hakelberg, D., Hoffmann, S., Panev, M., Westphal, T. (2014): A recent growth increase of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Mediterranean distribution limit contradicts drought stress. European Journal of Forest Research, 133:61–71.
- Tesař, V. (2000): The impact of air pollution and strategies for spruce monoculture conversion in central Europe. Spruce Monocultures in Central Europe–Problems and Prospects, 27.
- Teshome, D. T., Zharare, G. E., Naidoo, S. (2020): The threat of the combined effect of biotic and abiotic stress factors in forestry under a changing climate. Frontiers in plant science, 11: 1874.
- Thimonier, A., Schmitt, M., Waldner, P., Rihm, B. (2005): Atmospheric deposition on Swiss long-term forest ecosystem research (LWF) plots. Environmental monitoring and assessment, 104(1): 81–118.
- Thomas, P. A. (2016): Biological flora of the British Isles: *Fraxinus excelsior*. Journal of Ecology, 104(4): 1158–1209.
- Thomasius, H., Schmidt P. (1996): Wald, Forstwirtschaft und Umwelt. Bonn.
- Thomasius, H. (1992): Prinzipien eines őkologish orientierten. Waldbaus. Dauerwald, 7:2–21.
- Thorn, S., Müller, J., Leverkus, A. B. (2019): Preventing European forest diebacks. Science, 365(6460): 1388.
- Thurm, E. A., Pretzsch, H. (2021): Growth–density relationship in mixed stands–Results from long-term experimental plots. Forest Ecology and Management, 483: 118909.
- Tibco Software Inc. (2017): Statistica (data analysis software system), version 13.

- Tiebel, K. (2018): Soil seed banks of pioneer tree species in European temperate forests: a review. iForest-Biogeosciences and Forestry, 11(1): 48–57.
- Tomášková, I., (2004): Evaluation of changes in the tree species composition of Czech forests. Journal of Forest Science, 50(1): 31–37.
- Trotsiuk, V., Hobi, M.L., Commarmot, B. (2012): Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). Forest Ecology and Management, 265: 181–190.
- Troup, R. S. (1927): Dauerwald. Forestry: An International Journal of Forest Research, 1(1), 78–81.
- Tuma, M., (2008): Škody působené zvěří. Lesnická práce. Praha,10: 4.
- ÚHÚL (2013): Národní lesnický program II 2013–2020. Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, Brandýs nad Labem.
- Ujházyová, M., Ujházy, K., Chytrý, M., Willner, W., Čiliak, M., Máliš, F., Slezák, M. (2016): Diversity of beech forest vegetation in the Eastern Alps, Bohemian Massif and the Western Carpathians.Preslia, 88: 435–457.
- 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.
- Úradníček, L., Maděra, P., Martinková, M., (2001): Phenotypic selection of plus trees and plus stands of birch for reforestation of the Krušné hory Mts. Journal of Forest Science, 47: 82–86.
- Úradníček L., Maděra P., Tichá S., Koblížek J. (2009): Dřeviny České republiky. Lesnická práce s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- Urban, O., Košvancová, M., Pokorný, R., Tomášková, I., Marek, M. V., (2011): Podstata a ekofyziologické předpoklady ukládání uhlíku. V. Marek et al.: Cyklus uhlíku v terestrických ekosystémech ČR. Academia Praha.
- Uri, V., Vares, A., Tullus, H., Kanal, A., (2007): Above-ground biomass production and nutrient accumulation in young stands of silver birch on abandoned agricultural and. Biomass and Bioenergy, 31: 195–204.
- Vacek, S. (1981): Vyhlídky na úspěch přirozené obnovy v ochranných horských lesích Krkonoš. Lesnická práce, 60: 3: 118–124.

- Vacek, S., Mareš, V. Jurásek, A. (1983): Morfologická proměnlivost a kvalita semenné produkce bukových porostů. Zprávy lesnického výzkumu, 28(4): 6–11.
- Vacek, S., Mareš, V. (1985): Morfologická proměnlivost a kvalita bukvic ze semenných let 1982.1984. Práce VÚLHM, 66: 45–73.
- Vacek, S., Jurásek, A. (1986). Fruktifikace bukových porostů pod vlivem imisí= The fructification of beech stands under influence of immissions.
- Vacek, S., Tesař, V. (1991): Skladba mladých jeřábových porostů v Krkonoších. Lesnictví, 37 (6): 469–487.
- Vacek, S., Podrázský, V., Pelc, F. (1996): Ekologické poměry, skladba a management komplexu Jizerskohorských bučin. Lesnictví, 42(1): 20–34.
- Vacek, S. (2004): Průzkum výskytu původních populací smrku ztepilého v NPR Králický Sněžník na základě znaků morfologické proměnlivosti. Zpráva pro MŽP. Opočno, VÚLHM, 58.
- Vacek, S., Simon, J., Remeš, J. (2007): Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, 447.
- Vacek, S., Vacek, Z., Schwarz, O. (2009): Obnova lesních porostů na výzkumných plochách v národních.
- Vacek, S. (2010): Regeneration of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. Journal of Forest Science, 56: 541–554.
- Vacek, S., Hejcman M. (2012): Natural layering, foliation, fertility and lant species composition of a *Fagus sylvatica* stand above the alpine timberline in the Giant (Krkonoše) Mts., Czech Republic. European Journal of Forest Research, 131(3): 799–810.
- Vacek, S., Hejcmanová, P., Hejcman, M. (2012): Vegetative reproduction of *Picea abies* by artificial layering at the ecotone of the alpine timberline in the Giant (Krkonoše) Mountains, Czech Republic. Forest Ecology and Management, 263: 199–207.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Král, J., Remeš, J., Bulušek, D., Králíček, I. (2014a): 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., Král, J., Vacek, S. (2014b): Vliv zvěře na strukturu a přirozenou obnovu bukosmrkových porost" v Orlických horách. In: Štefančík I. (ed.), Proceedings of Central European Silviculture, Štrbské Pleso (Slovakia), 9–10 September 2014, Sborník příspěvků", 206–212.
- 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, 63: 233–246.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Putalová, T., Bílek, L., Král, J., Štefančík, I. (2017): Structural variability of natural beech forests in Central Europe: A comparative study across forest types and regions. Forest Ecology and Management, 400: 495–508.
- Vacek, Z. (2017a): The impact of game on natural regeneration in Czech forests. Forestry Journal, 63(2): 77–88.
- Vacek, Z. (2017b): 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, S., Remeš, J., Vacek, Z., Bílek, L., Štefančík, I., Baláš, M., Podrázský, V. (2018): Pěstování lesů. Česká zemědělská univerzita v Praze. 389.
- Vacek, S., Prokůpková, A., Vacek, Z., Bulušek, D., Šimůnek, V., Králíček, I., Prausová, R. Hájek, V. (2019a): 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., (2019b): Natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in mountain forests of Central Europe: A comparative study. Forests, 10(6): 515.
- Vacek, Z., Vacek, S., Slanař, J., Bílek, L., Bulušek, D., Štefančík, I., Králíček, I., Vančura, K. (2019c): Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. Central European Forestry Journal, 65(2): 129–144.
- Vacek, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Baláš, M., (2020a): Lesní ekosystémy a jejich management. V Praze: Česká zemědělská univerzita v Praze.

- Vacek, S., Vacek, Z. (2020b): Lesní ekosystémy Krušných hor. Česká zemědělská univerzita v Praze, 203.
- Vacek, Z., Vacek, S., Prokůpková, A., Bulušek, D., Podrázský, V., Hůnová, I., Král, J. (2020c): 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.
- Vacek, Z., Vacek, S., Esen, D., Yildiz, O., Kral, J., Gallo, J. (2020d): 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., Prokůpková, A., Vacek, S., Bulušek, D., Šimůnek, V., Hájek, V., Králíček, I. (2021a): 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., Bulušek, D., Putalová, T., Bílek, L., Král, J., Štefančík, I. (2021b): Effect of Climate Change on the Growth of Endangered Scree Forests in Krkonoše National Park. Forests, 12(8): 1–18.
- Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J., (2023a): European forests under global climate change: Review of tree growth processes, crises and management strategies. Journal of Environmental Management, 332:117353.
- Vacek, Z., Vacek, S., Králíček, I. (2023b). Drought-induced physiological responses in *Fagus sylvatica*: A meta-analysis. Forest Ecology and Management, 541: 121045.
- Vacek, Z., Tomášková, I., Fuchs, Z., Šimůnek, V., Vacek, S., Cukor, J., Duchan, M. (2025): Impact of technical water retention on European beech (*Fagus sylvatica* L.) resilience and growth dynamics. Journal of Forest Science, 71(3): 124–137.
- Vala, Z., (2011): Efektivita přezimovacích obůrek pro jelení zvěř. Myslivost. Praha, 2011(4)
- Valipour, A., Namiranian, M., Ghazanfari, H., Heshmatol Vaezin, S., Lexer, M., Plieninger, T. (2013): Relationships between Forest Structure and Tree's Dimensions with Physiographical Factors in Armardeh Forests (Northern Zagros). Iranian Journal of Forest and Poplar Research, 21: 30–47.

- Van Couwenberghe, R., Gégout, J. C., Lacombe, E., Collet, C. (2013): Light and competition gradients fail to explain the coexistence of shade-tolerant *Fagus sylvatica* and shade-intermediate *Quercus petraea* seedlings. Annals of botany, 112(7): 1421–1430.
- 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.
- Van Hees, A. F. M., Kuiters, A. T., Slim, P. A., (1996): Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. Forest Ecology and Management, 88:55–63.
- Vanbergen A.J., Woodcock B.A., Watt A.D., Niemelä J. (2005): Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale. Ecography, 28: 3–16.
- Vanoni, M., Bugmann, H., Nötzli, M., Bigler, C. (2016): Quantifying the effects of drought on abrupt growth decreases of major tree species in Switzerland. Ecology and Evolution, 6:3555–3570.
- Veblen T. (1992): Regeneration dynamics. Chapman and Hall, London, 152–187.
- Véle A., Liška J. (2019): Sosnokaz borový Panolis flammea (Denis & Schiffermüller, 1775). Lesnická práce, 4.
- Verdonck, S., Geussens, A., Zweifel, R., Thomaes, A., Van Meerbeek, K., Muys, B. (2025): Mitigating drought stress in European beech and pedunculate oak: The role of competition reduction. Forest Ecosystems, 13: 100303.
- Vesterdal, L., Schmidt, I.K., Callesen, I., Nilsson, L.O., Gundersen, P. (2008): Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. Forest Ecology and Management, 255(1): 35–48.
- Vilén, T., Gunia, K., Verkerk, P. J., Seidl, R., Schelhaas, M. J., Lindner, M., Bellassen, V. (2012): Reconstructed forest age structure in Europe 1950–2010. Forest Ecology and Management, 286: 203–218.
- Vitasse, Y., Lenz, A., Körner, C. (2014): The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees. Frontiers in Plant Science, 5: 541.
- Vojenské lesy a statky ČR, s.p. (2021): Buk lesní – ilustrace. In VLS Brevíř stromů

- Von Oheimb, G., Westphal, C., Tempel, H., Härdtle, W. (2005): Structural pattern of a near-natural beech (*Fagus sylvatica*) forest (Serrahn, northeast Germany). Forest Ecology and Management, 212: 253–263.
- Vosátka, J. (2007): Penzum znalostí z myslivosti, Druckvo, spol. s.r.o.
- Vospernik, S., Heym, M., Pretzsch, H., Pach, M., Steckel, M., Aldea, J., Brazaitis, G., Bravo-Oviedo, A., Del Rio, M., Lof, M., Pardos, M., Bielak, K., Bravo, F., Coll, L., Černy, J., Droessler, L., Ehbrecht, M., Jansons, A., Korboulewsky, N., Jourdan, M., Nord-Larsen, T., Nothdurft, A., Ruiz- Peinado, R., Ponette, Q., Sitko, R., Svoboda, M., Wolff, B. (2023): Tree species growth response to climate in mixtures of *Quercus roburl*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* across Europe – A dynamic, sensitive quilibrium. Forest Ecology and Management, 530: 120753.
- Vrška, T., Hort, L., Odehnalová, P., Horal, D., Adam, D. (2001): The Boubín virgin forest after 24 years (1972–1996) –development of tree layer. Journal of Forest Science, 47(10): 0-00.
- Vyhláška č. 298/2018 Sb., o zpracování oblastních plánů rozvoje lesů a o vymezení hospodářských souborů. Znění 1.1. 2019 (verze 1)
- Vyskot, M., (1978): Funkce v životním prostředí. In Lesnictví Roč. 24 (10): 827–828.
- 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.
- Wagner, S., Collet, C., Madsen, P., Oddou-Muratorio, S., Houllier, F., Andreassen, K., Balandier, P., Coll, L. (2010): Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects. Forest Ecology and Management, 259(11): 2172–2182.
- Waltert, B., Wiemken, V., Rusterholz, H. P., Boller, T., Baur, B. (2002): Disturbance of forest by trampling: Effects on mycorrhizal roots of seedlings and mature trees of *Fagus sylvatica*. Plant and Soil, 243: 143–154.
- Wardle D. A., Nilsson M-C., Zackrisson O., Gallet Ch. (2003): Determinants of litter mixing effects in Swedish boreal forest. Soil Biology and Biochemistry 35 (6): 827–835.
- Waring, R. H., Schlesinger, W. H. (1985): Forest ecosystems. Analysis at multiples scales, 55.

- Wasem, U., Häne, K., (2008): Mice, deer and brambles influence the naturally regenerated pedunculate oak. Forêt Entreprise, (61): 8–10.
- Watkins, R. Z., Chen, J., Pickens, J., Brosofske, K. D. (2003): Effects of forest roads on understory plants in a managed hardwood landscape. Conservation Biology, 17(2): 411–419.
- Weigel, R., Muffler, L., Zang, C., Wagner, S., Maaten, E. van der, Maaten-Theunissen, M. van der, Kreyling, J. (2017): Winter matters: Sensitivity to winter climate and cold events increases towards the cold distribution margin of European beech (*Fagus sylvatica* L.). Journal of Biogeography, 46(11): 2318–2330.
- Weithmann, G., Paligi, S.S., Schuldt, B., Leuschner, C. (2022): Branch xylem vascular adjustments in European beech in response to decreasing water availability across a precipitation gradient. Tree Physiology, 42: 2224–2238.
- Westergren, M., Bozic, G., Ferreira, A., Kraigher, H. (2015): Insignificant effect of management using irregular shelterwood system on the genetic diversity of European beech (*Fagus sylvatica* L.): A case study of managed stand and old growth forest in Slovenia. Forest Ecology and Management, 335, 51–59.
- 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.
- Yaman, B.; Kose, N.; Ozel, H.B., Sahan, E.A. (2020): The Effect of Climate on the Radial Growth of Oriental Beech in the Southern Limit of Its Distribution Area. Forestist, 70: 53–59.
- Yeste, A., Blanco, J. A., Imbert, J. B., Zozaya-Vela, H., Elizalde-Arbilla, M. (2021): *Pinus sylvestris* L. and *Fagus sylvatica* L. effects on soil and root properties and their interactions in a mixed forest on the Southwestern Pyrenees. Forest Ecology and Management, 481: 118726.
- Yılmaz, M. (2019): Effects of soil and environmental factors on the site productivity of pure Oriental beech forests in Akkuş Region of Turkey. *Eurasian Journal of forest science*, *7*(2): 107–120.
- Zabloudil, F., Korhon P. (2005): Ochrana porostů proti škodám zvěří dříve a dnes. Myslivost 10/2005.

- Zahradník, P., Vacek Z. (eds.) (2021): Budoucnost přípravků na ochranu rostlin v ochraně lesa. Česká lesnická společnost, z. s., 36.
- Zakopal, V., (1958): Přínos břízy pro zalesnění našich kalamitních holin. Lesn. práce 31: 487–491.
- Zemek, F., Herman, M. (2001): Bark beetle-a stress factor of spruce forests in the Bohemian Forest. International Journal for Ecological Problems of the Biosphere.
- Zerbe, S. (2001). On the ecology of *Sorbus aucuparia* (Rosaceae) with special regard to germination, establishment and growth.
- Zýka, V., K. Černý, V. Strnadová, D. Zahradník, M. Hrabětová, L. Havrdová, D. Romportl (2018): Predikce poškození porostů smrku pichlavého kloubnatkou smrkovou v Krušných horách: specializovaná mapa s odborným obsahem = Modeling of *Gemmamyces* bud blight impact on Colorado blue spruce in the Ore Mts.: specialized map with expert content. Průhonice: Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví, veřejná výzkumná instituce.
- Żywiec, M., Ledwoń, M., (2008): Spatial and temporal patterns of rowan (*Sorbus aucuparia* L.) regeneration in West Carpathian subalpine spruce forest. Plant Ecology, 194:283–291.
- Žemaitis, P., Gil, W., Borowski, Z. (2019): Importance of stand structure and neighborhood in European beech regeneration. Forest Ecology and Management, 448, 57–66

10 Přílohy

Seznam tabulek a obrázků

Tabulky:

- Tab. 1. Přehled základních stanovištních a porostních parametrů výzkumných ploch.
- Tab. 2. Přehled indexů diverzity porostu a jejich interpretace.

Obrázky:

- Obr. 1. Areál rozšíření buku lesního (zeleně - buk lesní, růžově - buk východní, trojúhelník a křížek - introdukovaný a přirozený výskyt; Caudullo et al. 2017).
- Obr. 2. Ilustrace buku lesního dle Jiřího Mládka (Vojenské lesy a statky ČR, s.p., 2021).
- Obr. 3. Velký a malý vývojový cyklus. (Vacek et al., 2007).
- Obr. 4. Příznivé podmínky přirozené obnovy lesa a vznik příznivé časové shody všech základních předpokladů pro vznik náletů (upraveno podle Wanselow 1949 in Poleno et al., 2009).
- Obr. 5. Bonsajovitost buku lesního po pravidelném okusu (foto autor práce).
- Obr. 6. Okus terminální (vlevo) okus terminální a zároveň boční (vpravo) (foto autor práce).
- Obr. 7. Významní škodliví činitelé buku lesního - Bejlomorka buková (*Mikiola fagi Hartig*) v jižním Polsku (vlevo) a odumírání kůry způsobené *Nectria* spp. na středním Slovensku (vpravo) (Foto: Zdeněk Vacek).
- Obr. 8. Vývoj buku lesního s o ohledem na vývoj klimatu příznivější (vlevo) a pesimističtější (vpravo) (Koch et at., 2022).
- Obr. 9. Lokalizace porostů buku lesního na výzkumných plochách v Krušných horách a průměrné měsíční klimatické hodnoty (1960-2020); mapa byla vytvořena v softwaru ArcGIS 10 (Esri).
- Obr. 10. Lokalizace trvalých výzkumných ploch s bukovými porosty a průměrné měsíční klimatické hodnoty (1962-2020) pro Krkonoškou a Tureckou oblast; mapa byla vytvořena v softwaru ArcGIS 10.8 (Esri).
- Obr. 11: Semenáček buku lesního s pěstební kvalitou 2 (foto: autor práce).
- Obr. 12: Semenáček buku lesního s pěstební kvalitou 4 (foto: autor práce).