Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra Pěstování lesa

Škody zvěří a optimalizace managementu jehličnatých porostů v České vysočině

Disertační práce

Autor: Ing. Pavel Brabec

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

Praha 2025

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DISERTAČNÍ PRÁCE

Ing. Pavel Brabec

Pěstování lesa

Název práce

Škody zvěří a optimalizace managementu jehličnatých porostů v České vysočině

Název anglicky

Game Damage and Management Optimization of Coniferous Forest Stands in the Česká Vysočina

---

Cíle práce

Disertační práce se bude zabývat detailním zhodnocením struktury, dynamiky a managementem jehličnatých porostů v oblasti České vysočiny ve vztahu ke škodám zvěří. Dílčí cíle dizertační práce jsou:

- Zhodnocení biotických a abiotických podmínek prostředí na zájmových lokalitách s akcentem na trvalé výzkumné a nově založené experimentální plochy.
- Zhodnocení parametrů přirozeného zmlazení vybraných porostů zejména s dominantním zastoupením smrku ztepilého a jedle bělokoré.
- Zaznamenání dendrometrických vlastností mateřského porostu, včetně produkčního potenciálu, struktury a diverzity.
- Vyhodnocení radiálního růstu zkoumaných dřevin v závislosti na klimatických faktorech a škodách zvěří.
- Zjištění a zhodnocení poškození přirozené obnovy a dospívajících jehličnatých porostů zvěří a následné myslivecké doporučení.
- Navrhnutí a následné doporučení přírodě blízkých postupů pěstování lesa v závislosti na lokalitách s ohledem na ochranu lesa a probíhající změnu klimatu.

Metodika

Zájmové území

Zájmové území bude zahrnovat Českou vysočinu, zejména pak oblasti České tabule, Poberounské soustavy, Českomoravské soustavy a Sudet. Výzkum bude zaměřen na jehličnaté porosty s akcentem na smrk ztepilý a jedli bělokorou. Pro zhodnocení struktury a vývoje přirozené obnovy a mateřského porostu budou využity dlouhodobě sledované trvalé výzkumné plochy, které budou doplněné o nově založené experimentální plochy.

Sběr dat

Pro stanovení prostorové struktury stromového patra, přirozené obnovy a korunových projekcí bude použito technologie Field-Map (IFER). U stromů bude měřena výčetní tloušťka, výška, nasazení koruny, šířka koruny a poškození zvěří ohryzem a loupáním (délka a obvod poškození, hniloba). Dále budou u dominantních stromů odebrány vývrty pro dendrochronologické analýzy. U přirozené obnovy budou zjišťovány kvantitativní a kvalitativní parametry, včetně okusu zvěří, vlivu ekologických faktorů a interakce mezi stromovým patrem. U jedinců přirozené obnovy bude změřena pozice, výška, šířka koruny, výška nasazení zelené koruny a určena dřevina a škody okusem (bez poškození, boční okus, terminální okus; starý, nový, opakovaný).

Zpracování dat

Pro výpočet prostorového rozmístění jedinců přirozené obnovy a stromového patra bude použit program PointPro (ČZU). Druhová diverzita, strukturální diferenciace, vertikální diverzita a celková diverzita bude vypočtena v programu Sibyla Triquetra (TUZVO). Dendrochronologické analýzy, včetně detrendace či určení významných let, budou provedeny pomocí softwaru R (Team R Core). Modelování závislosti radiálního růstu dřevin ve vztahu ke klimatickým faktorům proběhne v softwaru DendroClim (Laboratory of Tree-Ring Research). Vícerozměrné analýzy budou provedeny v programu CANOCO (Microcomputer Power) pro zhodnocení vztahu mezi růstovými parametry obnovy a stromového patra, diverzitou, produkcí a škodami zvěří. Statistické testování (ANOVA, t-test, neparametrické testy, korelace atd.) proběhnou v programu Statistika (Statsoft).

Harmonogram řešení

I. Etapa (2021) – zpracování metodiky, výběr výzkumných ploch, sumarizace podkladových databází,

II. Etapa (2022) – zpracování literární rešerše, založení nových experimentálních ploch, sběr dat v terénu, příspěvek na mezinárodní konferenci,

III. Etapa (2023) – publikace článku, zpracování dát, sběr dat v terénu, příspěvek na mezinárodní konferenci,

IV. Etapa (2024) – statistické analýzy, komplementace práce, publikace vědeckých článků, příspěvek na mezinárodní konferenci,

V. Etapa (2025) – obhajoba dizertační práce.

Doporučený rozsah práce

110 normostran

Klíčová slova

struktura a dynamika lesa, přírodě blízké hospodaření, přirozená obnova, okus, ohryz, loupání

Doporučené zdroje informací

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

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.

Kiffner, C., Rossiger, E., Trisl, O., Schulz, R., Rühe, F. (2008): Probability of recent bark stripping damage by red deer (Cervus elaphus) on Norway spruce (Picea abies) in a low mountain range in Germany-a preliminary analysis. Silva Fennica 42(1): 125.

Klopčič, M., Mina, M., Bugmann, H., Bončina, A. (2017): The prospects of silver fir (Abies alba Mill.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst) in mixed mountain forests under various management strategies, climate change and high browsing pressure. European Journal of Forest Research 136(5): 1071-1090.

Mikulenka, P., Prokůpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Simon, J., Šimůnek, V., Hájek, V. (2020): Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: Abies alba Mill. vs. Picea abies (L.) Karst. Central European Forestry Journal 66(1): 23-36.

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.

Senn, J., Suter, W. (2003): Ungulate browsing on silver fir (Abies alba) in the Swiss Alps: beliefs in search of supporting data. Forest ecology and Management 181(1-2): 151-164.

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 Research 132: 81-102.

Vacek, Z., Cukor, J., Linda, R., Vacek, S., Šimůnek, V., Brichta, J., Gallo, 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. (2017): Structure and dynamics of spruce-beech-fir forests in Nature Reserves of the Orlické hory Mts. in relation to ungulate game. Central European Forestry Journal 63(1). 23-34.

Předběžný termín

2023/24 LS – FLD – Obhajoba DisP

Vedoucí práce

Ing. Zdeněk Vacek, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra pěstování lesů

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 28. 06. 2025

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma „Škody zvěří a optimalizace managementu jehličnatých porostů v České vysočině“ 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.

Podpis školitele: …….

V Praze dne: 30.6. 2025 Podpis autora: …….

,,Stromy, které rostou pomalu, přinášejí nejlepší ovoce.´´

Molière (*Francouzský spisovatel a dramatik)*

Poděkování

Velmi rád bych poděkoval svému školiteli a zároveň vedoucímu mé disertační práce doc. Ing. Zdeňku Vackovi, Ph.D. za skvělé vedení a taktéž za nesmírnou podporu a trpělivost. Také si velmi vážím jeho cenných rad při zpracovávání této práce. Dále bych rád poděkoval své rodině za podporu při studiu. Děkuji také svým kolegům za pomoc při terénních měření a taktéž lesním hospodářům za poskytnutí informací a potřebných materiálů.

Abstrakt

Vliv škod způsobených zvěří na strukturu, obnovu a stabilitu jehličnatých porostů představuje v podmínkách České republiky zásadní problém, který je s postupující klimatickou změnou stále výraznější a vyžaduje cílenou optimalizaci lesnického managementu. Cílem disertační práce je vyhodnotit jednak škody způsobené zvěří v jehličnatých porostech České vysočiny, ale i navrhnout vhodné managementové přístupy u jehličnatých porostů včetně využití introdukovaných dřevin či tvorbu směsí jako adaptace na klimatickou změnu, a to i ve srovnání se zahraničními oblastmi. Z hlediska škody okusem, v dominantních jehličnatých porostech, největší škody byly zjištěny u jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.) a javoru klenu (*Acer pseudoplatanus* L.), přičemž míra poškození u těchto druhů přesahovala 75 %. Okrajové části porostů navíc vykazují o 40 % vyšší škody než vnitřní části porostů. Loupání a ohryz nejvíce poškozoval smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.), kde v některých lokalitách bylo poškozeno až 89 % jedinců, přičemž ohrožení se stále posouvá do nižších tloušťkových tříd (nejčastější u stromů s tloušťkou 2–6 cm). Navíc následná hniloba poškozených jedinců redukuje produkční potenciál smrkových porostů o 50–71 % a urychluje šíření kůrovcových kalamit. Z hlediska adaptace na klimatickou změnu a rozsáhlé plošné disturbance smrkových porostů bylo zaměřeno na potenciál introdukovaných dřevin. Zejména se jedná o porovnání možných náhrad smrku ztepilého jinými druhy smrků v našich podmínkách. Smrk sitka (*Picea sitchensis* Bong.) vykazoval vysoký produkční potenciál, avšak tato dřevina je velmi sensitivní na srážkový deficit. Z hledisky kvality dřeva (mechanických vlastností) a rezistence vůči klimatickým extrémům smrk omorika (*Picea omorika* [Pančić] Purk.) byl jediným druhem vykazujícím dobré vlastnosti, což ho činí vhodným kandidátem pro obnovu lesů v kontextu klimatické změny. S ohledem na možné řešení klimatické změny byly porovnány jehličnaté monokultury a smíšené porosty. Smíšené porosty borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) a smrku ztepilého vykázaly o 29,8 % vyšší produkci oproti monokulturám. Tato zjištění jsou možným řešením stabilizace současných porostů s ohledem na stanovištní poměry s probíhající klimatickou změnou jako jeden z nástrojů v kombinaci s přírodě blízkými způsoby hospodaření. Zároveň se zde nabízí možnost užití vybraných introdukovaných dřevin v lesnické praxi. Nicméně nejdůležitějším faktorem je harmonizace pěstebního a mysliveckého managementu a snížení stavů zvěře na ekologicky únosnou mez.

Klíčová slova: Struktura a dynamika lesa, přírodě blízké hospodaření, přirozená obnova, okus, ohryz, loupání

Abstract

The impact of wildlife damage on the structure, regeneration, and stability of coniferous forest stands represents a major problem under the conditions of the Czech Republic. With ongoing climate change, this issue is becoming increasingly pronounced and requires targeted optimization of forest management. This dissertation aims not only to assess the extent of wildlife damage in the coniferous forests of Česká vysočina, but also to propose appropriate management strategies for these stands—including the use of introduced tree species and mixed-species compositions—as part of climate change adaptation, with comparisons to selected foreign regions. In terms of browsing damage, the most affected tree species in dominant coniferous stands were silver fir (*Abies alba* Mill.) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), with damage rates exceeding 75%. Edge zones of stands exhibited 40% higher damage levels compared to interior areas. Bark stripping most heavily affected Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.), with up to 89% of individuals damaged in some localities. Moreover, such damage increasingly affects thinner trees (most commonly those with dbh between 2–6 cm). The resulting fungi decay in damaged trees reduces the production potential of spruce stands by 50–71% and accelerates the spread of bark beetle outbreaks. In response to climate change and the large-scale disturbances of spruce stands, attention was given to the potential of introduced coniferous species. The study focused on comparing possible replacements for Norway spruce under Czech conditions. Sitka spruce (*Picea sitchensis* Bong.) showed high production potential but proved highly sensitive to precipitation deficits. In contrast, Serbian spruce (*Picea omorika* [Pančić] Purk.) exhibited good wood quality (mechanical properties) and resistance to climatic extremes, making it a promising candidate for forest regeneration in the context of climate change. Additionally, coniferous monocultures were compared with mixed stands as a potential climate adaptation strategy. Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce produced 29.8% higher yields than monocultures. These findings offer potential solutions for stabilizing current forest stands under changing environmental conditions, particularly when combined with close-to-nature management approaches. At the same time, the controlled use of selected introduced tree species in forestry practice appears promising. However, the most critical factor remains the harmonization of silvicultural and game management and the reduction of ungulate populations to ecologically sustainable levels.

Keywords: Forest structure and dynamics, close-to-nature management, natural regeneration, browsing, bark stripping

Obsah

1. Úvod 16
2. Cíle práce 18
3. Rozbor problematiky 20
3.1. Struktura lesních porostů 20
3.1.1. Věková struktura lesních porostů 20
3.1.2. Druhová struktura lesních porostů 21
3.1.3. Prostorová struktura lesních porostů 21
3.1.4. Genetická struktura lesních porostů 22
3.2. Vývojové cykly přirozených lesních porostů 22
3.2.1. Velký vývojový cyklus 23
3.2.2. Malý vývojový cyklus 24
3.3. Přírodě blízké hospodaření 25
3.3.1. Obnovní seče 25
3.3.2. Přirozená obnova 28
3.3.3. Výběrný les 31
3.4. Vliv klimatické změny na růst lesních porostů 32
3.4.1. Dopady na lesní ekosystémy 32
3.4.2. Adaptační opatření v lesním hospodářství 34
3.4.3. Regionální projevy změny klimatu a druhová citlivost 35
3.5. Škody zvěří 36
3.5.1. Loupání 37
3.5.2. Ohryz 38
3.5.3. Okus 38
3.5.4. Ochrana proti škodám zvěří 39
3.6. Zájmové jehličnaté dřeviny 41
3.6.1. Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.) 41
3.6.2. Borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) 45
3.6.3. Smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.) 47
3.6.4. Modřín opadavý (*Larix decidua* Mill.) 49
3.6.5. Douglaska tisolistá (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) 50
3.6.6. Smrk sitka (*Picea sitchensis* Bong.) 51
3.6.7. Smrk omorika (*Picea omorika* [Pančić] Purk.) 52
3.6.8. Borovice černá (*Pinus nigra* J.F.Arnold) 53
4. Metodika 55
4.1. Charakteristika zájmového území 55

4.1.1. Krušné hory a Lužické hory 56
4.1.2. Střední Čechy 57
4.1.3. Sokolovsko 58
4.1.4. Anglie 59
4.1.5. Slovensko 59
4.2. Sběr dat 60
4.2.1. Stromové patro 60
4.2.2. Dendrochronologie 60
4.2.3. Přirozená obnova a škody zvěří 61
4.2.4. Odběr vzorků a stanovení vlastností dřeva 62
4.3. Analýza dat 63
4.3.1. Dendrochronologické analýzy 63
4.3.2. Struktura a diverzita porostů 64
4.3.3. Statistické analýzy 65
5. Výsledky – přehled tematických okruhů a publikovaných prací 67
5.1. Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.): Ekologické poznatky, strategie lesního hospodaření a dopady změny klimatu na evropské lesy 69
5.2. Škody zvěří na lesních porostech v souvislosti se změnou klimatu – přehled současných poznatků v České republice 91
5.3. Škody ohryzem a loupáním ve smrkových porostech: Potvrzení posunu do mladších porostů 108
5.4. Potenciál smíšených lesů *Picea abies* (L.) Karst. a *Pinus sylvestris* L. v nížinných oblastech středních Čech 117
5.5. Reakce růstu na změnu klimatu u smrku sitka (*Picea sitchensis* [Bong.] Carr.) versus smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst.) na Britských ostrovech a ve střední Evropě 134
5.6. Možnost využití nepůvodních smrků jako náhrady smrku ztepilého v České republice: srovnání vlastností dřeva 148
6. Diskuse 164
6.1. Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.): Přehled ekologických poznatků, strategií lesního hospodaření a dopadu klimatických změn na evropské lesy 164
6.2. Škody zvěří na lesních porostech v souvislosti se změnou klimatu – přehled současných poznatků v České republice 165
6.3. Škody ohryzem a loupáním ve smrkových porostech: Potvrzení posunu do mladších porostů 167
6.4. Produkční potenciál a klimatická odolnost smíšených porostů smrku ztepilého (*Picea abies*) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*) ve střední Evropě 168
6.5. Růstové a klimatické reakce *Picea sitchensis* [Bong.] Carr. versus *Picea abies* [L.] Karst. na Britských ostrovech a ve střední Evropě 170

6.6. Možnost využití nepůvodních smrků pro náhradu smrkového dřeva – případová studie z České republiky....171
7. Doporučení pro lesnickou praxi....173
8. Doporučení pro další vědecký výzkum....175
9. Závěr....176
10. Seznam literatury....178

Seznam zkratek

- FSC – Forest Stewardship Council,
- ČZU – Česká zemědělská univerzita,
- DBH – diameter at breast height (výčetní tloušťka v 1,3 m),
- LHP – lesní hospodářský plán,
- LVS – lesní vegetační stupeň,
- OPRL – oblastní plán rozvoje lesů,
- ČHMÚ – Český hydrometeorologický ústav,
- PEFC – Programme for the Endorsement of Forest Certification Schemes,
- PLO – přírodní lesní oblast,
- IFER– Ústav pro výzkum lesních ekosystémů,
- TVP – trvalá výzkumná plocha,
- ÚHÚL – Ústav pro hospodářskou úpravu lesů
- MOR – modul pevnosti v ohybu,
- MOE – modul pružnosti v ohybu.

Seznam obrázků

Obrázek 1. (A) Velký vývojový cyklus, (B) Malý vývojový cyklus (Poleno et al., 2011). 23
Obrázek 2. Seč přípravná (Kantor et al., 2018). 26
Obrázek 3. Seč semenná (Kantor et al., 2018). 26
Obrázek 4. Seč uvolňovací (Kantor et al., 2018). 26
Obrázek 5. Seč domýtná (Kantor et al., 2018). 27
Obrázek 6. Jednotlivé fáze obnovní clonné seče (Kantor et al., 2018). 27
Obrázek 7. Kotlíková obnovní seč, kdy první fáze je po zajištění porostu postupně rozšířena o další obnovní kotlíky (Kantor et al., 2018). 28
Obrázek 8. Mapa hlavních negativních abiotických (požár, větrná kalamita, sucho, povodně, poškození sněhem) a biotických (kůrovec, houbové patogeny) faktorů ovlivňujících růst stromů v souvislosti s globální změnou klimatu v evropských lesích; šipky indikují širší oblast (Vacek et al., 2023). 33
Obrázek 9. Potenciální areál hlavních druhů dřevin v Evropě pro klima a) normálního období (1950–2000) a b) podle scénáře A1B, CLM/ECHAM5 — mírné oteplování (2070–2100; Hanewinkel et al., 2013)……34
Obrázek 10. Různé metody způsoby ochrany jedle bělokoré před škodami ohryzem a loupáním: A) mechanická individuální ochrana, B) chemický nátěr, C) obvazování živými větvemi a D) povrchové zraňování kůry (Novák et al., 2023) ……41
Obrázek 11. Umístění trvalých výzkumných ploch včetně meteorologických stanic používaných pro dendrochronologické analýzy; mapa byla vytvořena v softwaru ArcGIS 10 (Esri). 55
Obrázek 12. Starší poškození mladého jedince smrku ztepilého (vlevo), které může v případě většího rozsahu zapříčinit odumření terminální části kmene a nově vzniklé poškození stromu loupáním (vpravo); (foto: Jan Cukor) 62

Seznam tabulek

Tabulka 1. Základní charakteristika trvalých výzkumných ploch zájmového území. 56
Tabulka 2. Přehled indexů diverzity porostu a jejich interpretace.....65

1. Úvod

Lesy jsou základním prvkem přírodních ekosystémů, které mají v době rychle postupující globální klimatické změny nezastupitelnou roli při zachování biologické rozmanitosti, stabilizaci klimatu a udržitelném hospodaření. Krom nejvíce známé hospodářské funkce, lesy však plní celou řadu dalších mimoprodukčních funkcí (FSC ČR, 2011). V České republice byl v minulosti vývoj porostů negativně ovlivněn zejména v Krkonoších 70. let 20. století imisemi, kdy probíhala ekologická kalamita. Její dopady na lesní porosty vyžadují řešení velmi citlivou diferencovanou péči o tyto lesní ekosystémy, která má za úkol zajistit posílení ekologické stability, biodiverzity a její autoregulační procesy (Vacek et al., 2010). V současnosti mezi největší hrozby patří klimatická změna a škody zvěří (Kupferschmid et al., 2013; Cukor et al., 2019a; Vacek et al., 2023).

Lesnický i obecně přírodovědecký pohledu na les je spojen s trvalostí a kontinuitou funkcí lesů, čímž jsou myšleny nejen funkce produkční, ale i funkce ekologické a environmentální (Vacek et al., 2007). Pokud je zde absence autochtonních či přírodních lesů, je zapotřebí upřednostnit alespoň lesy přírodě blízké ve kterých je často žádoucí pomoc jejich následnému vývoji vhodným přírodě blízkým managmentem (Lindh, Muir, 2004). Tímto je zajištěna kratší doba dosažení cílového stavu, a to je moment, kdy je lesní ekosystém možné ponechat samovolnému spontánnímu vývoji (Götmark, 2009; Vacek et al., 2014). V této souvislosti je pochopení a poznání spontánních jednotlivých vývojových procesů lesních ekosystémů, které se uplatňují v lesních porostech, nenahraditelné (Papaik, Canham, 2006). Na těchto základech a poznatcích závisí správná volba přírodě blízkých způsobů obhospodařování. Z tohoto důvodu jsou získané poznatky o samotné struktuře a vývoji přírodě blízkých lesů pro praktické lesnictví jedním z nejvíce důležitých vodítek pro správné hospodaření (Klopčič, Bončina, 2011). Cyklicky opakující se disturbance ve vývoji lesa výrazně ovlivňují strukturu přírodě blízkých a přírodních lesů. Následný vznik přirozené obnovy je dán mnoha faktory, zejména plynulá obnova porostů je značně závislá na příznivých stanovištních podmínkách (Jarčuška, 2009; Barna, 2011). Právě tento trend směřování lesního hospodaření k přírodě blízkému způsobu současně probíhá na celém území Evropy (Szwagrzyk et al., 2012). V rámci změny klimatu je snaha budovat zejména bohatě strukturované a pestré lesy, za pomoci přestavby nebo přeměny (Slanař et al., 2017; Vacek et al., 2019).

Hned po různých antropogenních vlivech je nejvíce přirozená obnova porostů ohrožována škodami zvěří. Není tedy novinkou, že se jedná v současnosti o nejvíce diskutované téma (Vacek et al., 2014). Za již zmíněné škody zvěří se považuje okus, loupání obzvláště v jarním

období, či ohryz v zimním období. Vzniklé škody velmi ovlivňují jak přírůst, tak i vitalitu poškozených jedinců (Vacek, 2017; Cukor et al., 2019a). Les je odjakživa pro zvěř přirozeným biotopem, který je nejen zdrojem energie a obživy, ale také je spojen s jeho existencí. Již od 19. století je snaha myslivců a lesníků snížit škody způsobené zvěří na lesních porostech, a to nejen spárkatou zvěří. Současné výsledky studii tohoto tématu často nebývají konkrétní a často polemizují o stavech zvěře. Stále tedy není známa skutečná příčina působených škod na lesních porostech zvěří (Cislerová, 2001).

2. Cíle práce

Hlavním cílem práce je komplexně se zaměřit na (i) škody působené zvěří a (ii) optimalizaci managementu jehličnatých porostů v České vysočině s ohledem na klimatickou změnu s využitím přírodě blízkých způsobům hospodaření. Dále byly porovnány některé druhy introdukovaných dřevin jako možné potenciální náhrady za ustupující domácí dřeviny v rámci řešení problémů v kontextu probíhající klimatické změny. V rámci řešené problematiky, bylo zájmové území rozšířeno a některé dřeviny a plochy byly porovnávány také se zahraničními lokalitami, aby bylo možné lépe porozumět odlišnostem v růstu, adaptaci a managementu jehličnatých porostů v různých klimatických a ekologických podmínkách. Zároveň byly kromě růstu a produkčního potenciálu hodnoceny mechanické vlastnosti dřeva některých introdukovaných jehličnatých dřevin, a také byly porovnány s domácími druhy, jako možná náhrada za připadnou absenci domácích druhů v důsledku klimatické změny. Konkrétními dílčími cíli bylo:

- Komplexní zaměření na analýzu dostupných domácích a zejména zahraničních zdrojů s akcentem na škody zvěří, klimatickou změnu a management jehličnatých porostů včetně introdukovaných dřevin.
- Charakteristika jednotlivých stanovišť zájmových oblastí a trvalých výzkumných ploch s rozšířením o zahraniční lokality.
- Porovnání monokulturních a smíšených jehličnatých porostů s ohledem na produkční potenciál, sekvestraci uhlíku a strukturní diverzitu a klimatické odolnosti těchto porostů v kontextu adaptace na klimatickou změnu.
- Porovnání růstových a klimatických (teplot, srážek, extrémních událostí) reakcí domácích a vybraných introdukovaných dřevin v kontextu adaptačních opatření.
- Zhodnocení potenciálu vybraných introdukovaných druhů smrku jako náhrady za smrk ztepilý se zaměřením na produkční potenciál, klíčové vlastnosti dřeva jako například na hustotu, modul pevnosti a pružnosti.
- Přehled současných poznatků a analýza škod zvěří se zaměřením na ohryz, okus a loupání v jehličnatých porostech v České republice.
- S ohledem na současné stavy zvěře, doporučit praktické poznatky a prostředky pro minimalizaci škod zvěří na mladých jehličnatých porostech.

- Navrhnout lesnické managementové strategie, které podpoří stabilitu a produkční funkci jehličnatých porostů v podmínkách klimatické změny, včetně využití introdukovaných dřevin a smíšených porostů.

3. Rozbor problematiky

3.1. Struktura lesních porostů

Struktura lesních porostů velmi významně ovlivňuje konkurenční vztahy jedinců v porostech a rovněž jejich variabilitu růstu a přirozenou obnovu (Pretzsch, 1997; Newton, Jolliffe, 1998). Samotná struktura lesních ekosystémů je velmi často označována jako soubor obecných charakteristik zahrnující prostorovou či druhovou strukturu (Noss, 1990; Franklin, 1988). Struktura lesních porostů je dána jeho původem, ať už vegetativním nebo generativním, dále je významným prvkem druhového složení, věkového a prostorové uspořádání i genetické skladby (Vacek et al., 2010).

Analýza struktury porostu se v lesnické praxi používá k posouzení stavu jeho přirozenosti a schopnosti autoregulace z hlediska přirozené obnovy a následné tvorby přírodě blízkého managmentu (Vacek et al., 2007). Struktura porostu je v současné době velmi často hodnocena za pomoci obecných charakteristik. Jsou to například kruhová základna, objem či hustota porostu. Funkční struktura porostu je definována výskytem a typem procesů v rámci lesního ekosystému. Jako příklad můžeme označit koloběh živin či vody včetně produkce porostu (Mcelhinny et al., 2005). Výsledné informace z těchto obecných charakteristik jsou významné zejména z ekologického hlediska, jelikož jsou ukazatelem obsahu dřevní biomasy v porostu. Tyto informace mohou mít značné důsledky pro budoucí inventarizace lesů (Král et al., 2014).

3.1.1. Věková struktura lesních porostů

K významné variabilitě věkové struktury dochází zejména u přírodních lesů s dominantním výskytem stínomilných druhů (Trotsiuk et al., 2012). V přírodním lese věkově stabilní struktury porostu početně nejvíce převažují jedinci nejmladšího věkového stupně. V opačných případech tento jev signalizuje populaci na ústupu. (Průša, 1985).

Věková struktura porostů se rozlišuje dle stáří porostu, zároveň se věková strukturu vyjadřuje ve věkových třídách či věkových stupních (Vacek et al., 2007). V případě věkových tříd se porosty dělí v intervalu 20 let, u věkových stupňů je to 10 let. Porosty se tak rozlišují na stejnověké, či různověké, přesto že se v porostu nachází jedna či více druhů dřevin (Lesnický naučný slovník, 1995).

Věková struktura porostu významně ovlivňuje budoucí odumírání stromů a taktéž poukazuje na produkční a reprodukční schopnosti stromů, zároveň lze podle ní posoudit délku vývojových cyklů. Taktéž je nutno zmínit, že dle věkové skladby porostu můžeme také posoudit budoucí

vývoj porostu (Vacek et al., 2007). Výškové a tloušťkové členění porostů taktéž závisí na vývojových stádiích či disturbancích (Král et al., 2010)

3.1.2. Druhová struktura lesních porostů

Druhová struktura porostu je popisována přítomností dřevin nebo v relativních ukazatelích vyjadřujících jejich druhovou diverzitu (Mcelhynny et al., 2005). Složení druhové struktury je ovlivněno biotopem, taktéž cyklem živin a mikrostanovištěm (Carvalho, 2011). Druhová diverzita se člení na druhovou vyrovnanost, různorodost a bohatost. Můžeme ji taktéž popsat jako druhové složení biocenózy (Klimo, 1994). Druhová struktura lesních porostů rozlišuje porost dle druhů dřevin včetně jejich samotného zastoupení v procentech. Samotné zastoupení druhů dřevin je vyjádřeno jako plošný podíl jednotlivých druhů dřevin v celém porostu (Poleno et al., 2007). Z abiotických faktorů velmi ovlivňuje druhovou strukturu v porostu například teplota, topografie, vlhkost a taktéž půdní a světelné podmínky (Lindner et al., 2010; Poleno et al., 2009; Vacek et al., 2015b). Vedle abiotických faktorů druhovou strukturu ovlivňuje též i vegetační pokryv (Ulbrichová et al., 2006; Bílek et al., 2014). Druhové složení lesních porostů je velmi významnou složkou souhrnných správ o stavu lesa v lesním hospodářství. Druhová skladba se člení na současnou, doporučenou a na přirozenou (Kraus, Zeman, 2008). Jako další faktor, který má značný vliv na druhovou skladbu jsou škody zvěří (Ammer, 1996; Vacek et al., 2014a, 2014b).

3.1.3. Prostorová struktura lesních porostů

V současnosti je prostorové uspořádání a rozmístění lesů ČR, včetně jejich druhové skladby, výsledkem aplikace hospodářských způsobů uplatňovaných zejména za posledních 250 let. Oproti původní dřevinné skladbě a struktuře porostů je zde značný pokles zastoupení jedle bělokoré, buku lesního a listnáčů celkově ve prospěch smrku ztepilého (Sýkora et al., 1983; Vacek et al., 2012a). Prostorová struktura lesních porostů je vyjádřena vzájemným uspořádáním všech jednotlivých složek v ekosystému (Mcelhinny et al., 2005). Jako základní uspořádání prostorové struktury porostu označujeme jako výstavbu, která se posuzuje ve vertikálním a horizontálním směru (Lesnický naučný slovník, 1995).

U horizontální struktury se sleduje hustota porostu, zakmenění a zápoj. Takovéto porostní faktory bývají ovlivněny zejména autoregulací, výchovnými zásahy lesních hospodářů a také i způsoby vzniku porostu (Poleno et al., 2007). Pro zjištění horizontální struktury lesního porostu

jsou nejvíce používány distribuční indexy. Tyto distribuční indexy jsou založeny na vzájemné vzdálenosti jedinců v porostu (Clark, Evans, 1954).

Vertikální uspořádání struktury porostu je nejvíce ovlivněno rychlostí růstu jednotlivých druhů, věkem a vztahem společenstev na stanovišti (Poleno et al. 2007). Vertikální struktura je velmi variabilní, ovlivňují ji zejména zvolené pěstební postupy odborných lesních hospodářů (Průša, 2001). V současných výzkumech je prostorové rozmístění stromů v porostu zjišťováno pomocí prostorové statistiky (Ripley, 1977; Penttinen et al., 1992).

3.1.4. Genetická struktura lesních porostů

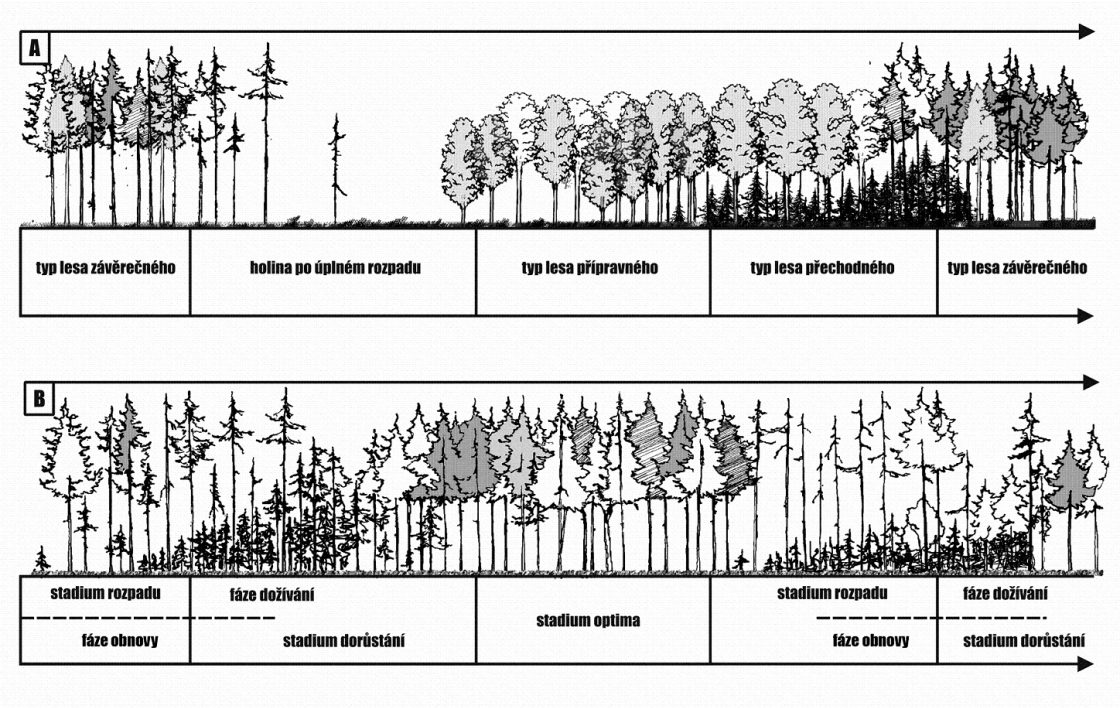
Genetická struktura lesních porostů je nástrojem pro udržení stability lesních ekosystémů. Tato ekosystémová struktura je dynamického charakteru a je dána frekvencí alel jednotlivých genotypů dřevin. Genetická struktura je ovlivněna faktory migrace, selekce, mutace, náhodné změny a izolace (Paule, 1992). Principem trvale udržitelného hospodářství ve vazbě na genetickou strukturou je udržení vysoké genetické diverzity. K tomu je nutné využití autochtonních populací našich původních dřevin, a to jak s využitím přirozené obnovy, tak i za pomoci šlechtění lesních dřevin (Gömöry, Longauer, 2014).

Jako pozitivní přístup k ovlivnění genetické struktury lesních porostů by lesníci měli využívat aplikaci přírodních a adaptačních procesů včetně jejich kombinací. Dále lze tyto procesy urychlit pomocí šlechtění lesních dřevin (Paule, 1992). Důležitou součástí genetické struktury je biodiverzita lesních ekosystémů, známá i jako biologická rozmanitost. Ekosystémová biodiverzita je založena na rozmanitosti lesních společenstev, a to jak živočišných, tak i rostlinných. V našem případě se jedná zejména o rozmanitost dendroflóry. Z tohoto hlediska je významná rozmanitost vnitrodruhová. Její definice je spočívá ve spektru alel a genotypů (Míchal et al., 1992).

3.2. Vývojové cykly přirozených lesních porostů

Získání znalostí a pochopení spontánní vývojových cyklů přírodních porostů je velmi klíčové při poznávání a managementu lesních ekosystémů (Cobb et al., 2017). Při studiu průběhu spontánních přírodních cyklů je využíváno zejména růstového a produkčního potenciálu v lesních porostech (Pretzsch, 2009). Vývojové cykly přirozených porostů popisují regeneraci porostů po nějaké disturbanci. Jedná se o období od stádia odrůstání, přes dospělost (stádium optima) až po stadium rozpadu porostu a následné jeho znovu obnovení (Leibundgut, 1993).

Při celkovém vývoji lesních porostů přírodního typu se často popisujeme malý a velký vývojový cyklus lesních porostů. Tyto cykly se odehrávají zejména v přírodních lesích bez narušení člověkem. Při těchto přírodních procesech zůstávají vnější podmínky porostu nezměněny. Součástí těchto přírodních procesů je neustálá obnova porostu i se stadiem jeho rozpadu. V druhém případě se jedná o reakce na velkoplošné disturbance (Vrška et. al., 2001). Pro budoucí poznání lesních ekosystémových zákonitostí a spontánních procesů jsou přírodní lesy neovlivněné lidskými faktory velmi unikátním prostředkem pro jejich poznání (Vacek et al., 2010).



Obr. 1: (A) Velký vývojový cyklus**,** (B) Malý vývojový cyklus (Poleno et. al., 2011).

3.2.1. Velký vývojový cyklus

V tom případě se jedná o cyklus typické sekundární sukcese s rozlohou na celé ploše lesního porostu. V rámci načasování se jedná o kratší úseky v řádu desetiletí (Korpel´, 1991). Počátek tohoto vývojového cyklu se většinou odehrává na velkých plochách a je způsoben velkoplošnými disturbancemi a rozpadem porostů. Při tomto započetí cyklu vznikají nejprve holiny (Barnes et al., 1998). Po tomto procesu vzniká první fáze procesu, a to tedy stádium *„přípravného lesa“.* Tato fáze cyklu se také někdy nazývá přípravným lesem. V této fázi se začínají objevovat první pionýrské dřeviny jako *Sorbus aucuparia* L., *Betula pendula* Roth, *Larix decidua* Mill., *Pinus sylvestris* L., *Salix caprea* L. (Vacek et al., 2009). Tyto dřeviny jsou

typické svým charakterem, jsou zejména světlomilné, nenáročné a jsou podmíněny silnou fruktifikací. Vytváří tak ideální podmínky pro polostinné dřeviny (Korpeľ, 1995).

Dalším typickým znakem pionýrských dřevin je krátkověkost. Při rozpadu těchto přípravných dřevin na stanovišti se začínají objevovat první klimaxové dřeviny. Tato fáze, kdy klimaxové dřeviny začínají nalétat pod pionýrské dřeviny se nazývá stadium *„přechodného lesa*“ (White, 2013). Při této fázi se klimaxové dřeviny objevují v podrostu dřevin pionýrských. Jedná se zejména o dřeviny *Fagus sylvatica* L., *Abies alba* Mill., *Picea abies* L. (Chapman et al., 2006). V této fázi vývoje je průběh procesu obnovy porostů delší než u ostatních fází (Matuszkiewicz et al., 2013).

Další fází tohoto vývojového cyklu je stádium „*závěrečného klimaxového lesa*“. V této fázi se klimaxové dřeviny přizpůsobují danému stanovišti a začíná se vytvářet specifické porostní mikroklima (Košulič, 2010). Později dochází k nástupu fruktifikace klimaxových dřevin a začíná se objevovat první obnova (Poleno et al., 2007).

3.2.2. Malý vývojový cyklus

Tento cyklus probíhá v klimaxovém lese a je typický svým působením na malé ploše porostu a delší dobou obnovy v řádu staletí (Poleno et al., 2007). Při tomto procesu dochází ke střídání generací dřevin na stanovišti (Klimo, 1994). Vznik tohoto cyklu se odehrává na malých plochách většinou o velikosti do 0,3 ha (Vacek et al., 2007). Čím více se jedná o proces maloplošného významu, tím více se zvyšuje stabilita a zvýrazňuje druhová pestrost na daném stanovišti (Jeník, 1995). Obecné pravidlo uvádí, že pokud plošný podíl jednotlivých fází procesu odpovídá i časovému trvání celého procesu (Vrška et.al., 2001). V oblasti subtropů je tento proces vzácným jevem. Na některých stanovištích se uskuteční jen několikrát, než se znovu objeví velkoplošný rozpad porostu (Vrška et. al., 2009). Významným faktorem pro úspěch tohoto cyklu je vhodné rozmístění jednotlivých fází vývoje (Nožička, 1957).

Malý vývojový cyklus lesa se opět skládá několika stádií, a to stádium dorůstání, optima (zralosti) a rozpadu, které se dále člení na jednotlivé fáze. Prvním stadiem je dorůstaní, kdy dochází k autoregulaci obnovy porostu a její selekci s převažujícím výškovým růstem (Vrška, 2007). Objevují se při tomto procesu noví jedinci. Je zde také patrný úbytek mrtvého dřeva a je zaznamenám zvýšený výskyt dřeva živého (Saniga, 1993). Druhým stádiem je optimum, kdy převažuje tloušťkový růst a je zde nejvyšší zásoba porostu (Vrška, 2007). Výsledkem je vznik porostu s diferencovanými tloušťkami a vyrovnaností (Korpeľ, Saniga, 1993).

Posledním stádiem je stádium rozpadu. Při tomto procesu dochází v důsledku odumírání stromů k nahromadění mrtvého dřeva a k výraznému poklesu zásoby živých stromů (Šamonil, Vrška, 2007). Dominance starého mateřského porostu klesá a nastupuje výrazný nárůst generace nové lesa (Vacek et al., 2007).

3.3. Přírodě blízké hospodaření

Přírodě blízké hospodaření je hlavním prostředkem strategie pro udržitelnou péči o lesní ekosystémy, které nejčastěji využívá diferencovanou výchovu porostů s využitím stanovištních podmínek či ohledem na přírodě blízké formy (Schwarz, 2006).

Jedním z účelů je vytváření optimální struktury lesních ekosystémů velmi diferencovaným způsobem, dle podmínek půdních poměrů s ohledem na produkční a pěstební cíle lesního hospodaření (Bohn, Huth, 2017). Využíváno je taktéž spontánních přírodních procesů, jako například přirozené obnovy či autoregulace a kompetice (Bettinger et al., 2016). V současné době veškeré způsoby přírodě blízkého hospodaření s lesními porosty mají své základy v trvale udržitelném lesním hospodaření (Poleno et al., 2009). Nejvíce těchto způsobů hospodaření se využívá v současnosti při přestavbě monokulturních lesních porostů na porosty více diferencované při aplikací maloplošného obhospodařování a taktéž s přihlédnutím na přírodě blízké formy (Schwarz, 2006).

Vytvářeny a podporovány jsou víceúčelové způsoby hospodaření, kdy jejich vzorem jsou funkční systémy a samotné možnosti lesních ekosystémů s ohledem na funkční vyrovnanost (Vacek et al., 2018). Přírodě blízké pěstování lesních porostů není limitováno žádným z pěstebních způsobů. Každý z hospodářských způsobů je více či méně přírodě blízký (Schütz, 1999; Bílek et al., 2016). Principem využívání přírodě blízkých způsobů hospodaření je přechod od velkoplošného hospodaření ke skupinovitému či individuálnímu způsobu hospodaření (Hannah, 1988). Z těchto důvodů je nezbytná přestavba poškozených či chřadnoucích lesů na porosty odolnější a stabilnější vůči disturbancím za pomocí přírodě blízkých způsobů obhospodařování (Führer, 2000).

3.3.1. Obnovní seče

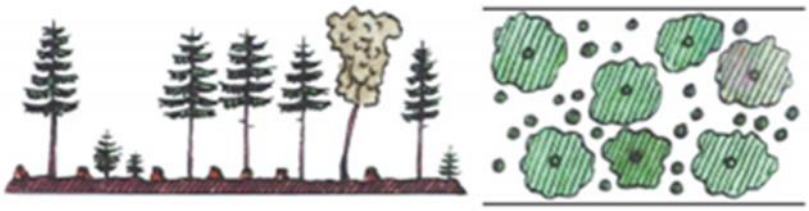
Z hlediska přírodě blízkého hospodaření mohou být aplikovány velkoplošné a zejména maloplošné clonné seče (Poleno et al., 2009). První pravidla pro přirozenou obnovu porostů stanovil v 18. století významný lesník Hartig, který využíval zejména clonných způsobů obnovy porostů. Dalším období 19. století německý lesník Heyer stanovil několik fází clonné

seče, které jsou používány do současnosti. Tato clonná seč se nazývá Hartig-Heyerova velkoplošná seč (Kantor, et. al. 2018). Obvyklé členění clonné seče je do několika fází: fáze přípravná, dále fáze semenná, prosvětlovací a závěrem domýtná. Když jednotlivé náseky jsou umístěny na kraj porostu, tak se jedná o okrajovou clonnou seč. Umístění clonné seče do středu porostu vytváří pruhovou či skupinovitou clonnou seč. Při podrostním způsobu obnovy, vždy nový porost vzniká pod ochranou těženého porostu (Schwarz, 2006).

- Při této seči je cílem podpořit nejvíce kvalitní jedince a dále vytvořit ideální podmínky pro jejich fruktifikaci (Týml, 2018).

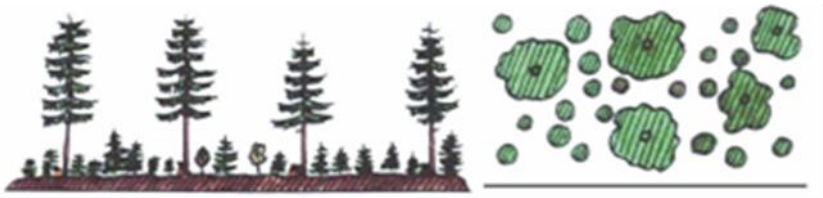
Obr. 2: Seč přípravná (Kantor et al., 2018).

- V této fázi porostu by měly zůstat zejména nejvíce kvalitní jedinci cílové skladby porostu (Týml, 2018).



Obr. 3: Seč semenná (Kantor et al., 2018).

- Intenzita zásahu se odvíjí od dřeviny a stanoviště. Je třeba také zohlednit výskyt přirozené obnovy. Při této fázi se zakmenění snižuje na 0,4 až 0,2 (Kantor et al., 2018).

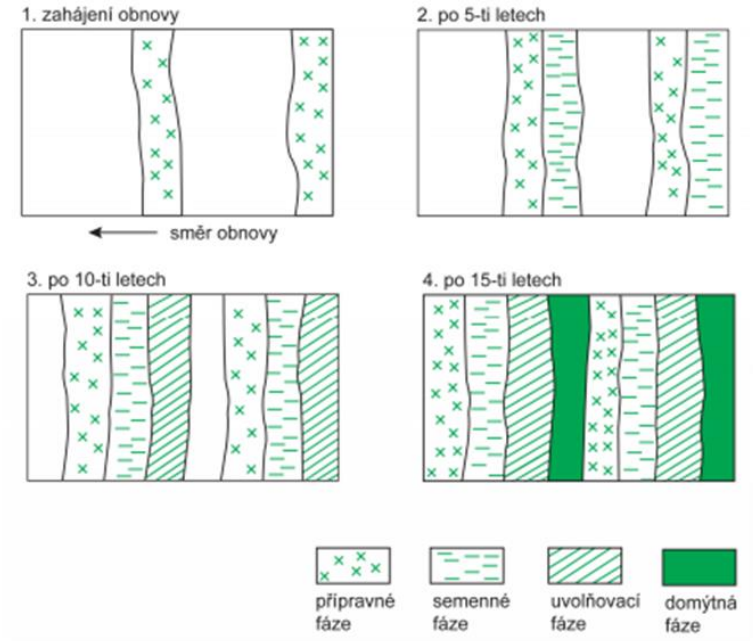


Obr. 4: Seč uvolňovací (Kantor et al., 2018).

- V této fázi se u zajištěných nárostů provádí vnášení melioračních a zpevňujících dřevin (Týml, 2018).

Obr. 5: Seč domýtná (Kantor et al., 2018).

Maloplošné seče bývají taktéž předmětem přírodě blízké hospodaření. Pruhová maloplošná clonná seč je prováděna přípravnou fází z kraje porostu proti směru převládajících bořivých větrů v pásech či pruzích. Šířka těchto pruhů nepřesahuje zpravidla dvojnásobek výšky obnovovaného porostu (Kantor et al., 2018). Obnova clonnými sečemi je mnohem náročnější na přípravu a čas. Nejvíce náročné je zpřístupnění a práce se světlem. Přesto se tento způsob vyplácí jak z pohledu úspěšností obnovy, tak financí (Týml, 2018).

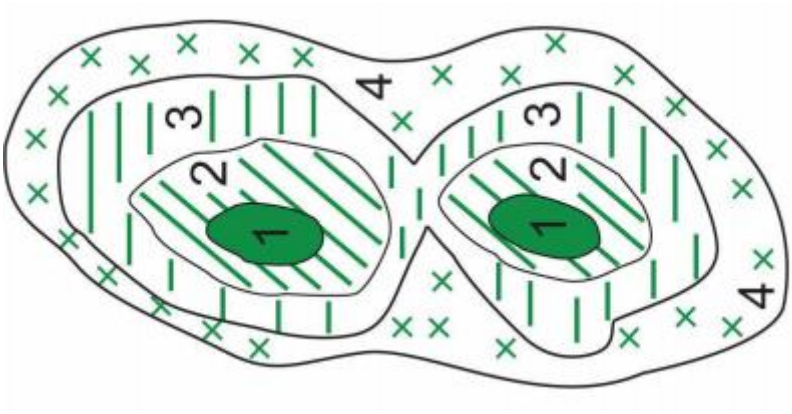


Obr. 6: Jednotlivé fáze obnovní clonné seče (Kantor et al., 2018).

Clonná seč skupinová, někdy také kotlíková je způsob obnovy porostu který, je typický jednorázovým smýcením konkrétních stromů na malé ploše většinou kruhovitého tvaru.

Šířka kotlíku zpravidla nepřesahuje výšku obnovovaného porostu a vytváří specifické lokální mikroklima. Dle postupu stínu a expozice porostního okraje se zde zpravidla mění i světelný a teplotní režim včetně půdní vlhkosti. Toto lze aplikovat při obnově s použitím více druhů dřevin s odlišnými nároky na světlo a množství vláhy (Číhal, Jurča, 1961).

Použití skupinové clonné seče je vhodné zejména při přestavbě jehličnatých monokulturních porostů vnášením jiných dřevin jako jedle a buk. Pozdějším rozšířením kotlíků se zpravidla zajistí obnova jen na určité porostní ploše, proto je nutná kombinace s jinými sečemi. (Kantor, et al. 2018). Taktéž je při obnově porostů možné použití jiných způsobů podrostního hospodaření či jejich kombinace (Schwarz, 2006).



Obr. 7: Kotlíková obnovní seč, kdy první fáze je po zajištění porostu postupně rozšířena o další obnovní kotlíky (Kantor et al., 2018).

3.3.2. Přirozená obnova

Aplikace přirozené obnovy je široce akceptovaná jako jeden z hlavních prvků přírodě blízkého hospodaření s porosty (Saniga, Kráľovič, 2009) Typické znaky přirozené obnovy prvotních stádií se na lesním stanovišti vyznačují velkým počtem jedinců a velmi vysokou mortalitou (Collet a Le Moguedec, 2007). Mezi hlavní znaky přirozené obnovy řadíme mnohem delší dobu jejího vzniku oproti umělé obnově (Šmelková, Šmelko, 2011).

Přirozenou obnovu lesních porostů dělíme dle jejího původu, a to na vegetativní a generativní. Například u smrku využíváme obou způsobů obnovy. Pokud zmíníme přirozenou obnovu porostů vegetativním způsobem, jedná se o takzvané hřížení. Tento způsob je velmi efektivní v oblastech vysokých nadmořských výšek v severním areálu výskytu právě smrku ztepilého. Důvodem je, že možnosti obnovy generativním způsobem, kdy se jedná o obnovu pomocí

semen jsou výrazně v těchto oblastech omezeny (Schwarz, 1997). Jedna z možností vegetativního způsobu obnovy je za pomoci kořenové či pařezové výmladnosti (Vacek, 2008). Obnova porostů za pomoci přirozené obnovy je způsob, kdy je vytvářena nová generace lesa pomocí autoreprodukce původního mateřského porostu. Rozdílem přirozeného lesa je, že zde probíhá tato obnova porostu samovolně, oprosti lesu hospodářskému, kde je spojena s činností lesního hospodáře (Vacek, 2008). Z pěstebního pohledu je vhodné zakládat smíšené porosty, které jsou převážně stabilní a odolnější vůči postupující klimatické změně. Jako výhodný způsob se jeví skupinovité smíšení jednotlivých porostů a volba 2 či 3 druhů dřevin (Kantor, et al. 2001).

Generativní způsob obnovy je často doprovázen podrostním způsobem hospodaření. Často je tento způsob obnovy definován jako přirozená obnova porostů pod mateřským porostem s horním cloněním (Vacek, 2008). Vyklíčení prvních semenáčků ze semen z mateřského porostu a jejich budoucí přežití závisí na ideálním stavu půdního povrchu. Ideálnímu stavu půdy často předchází biologická příprava půdy, se kterou je spjata úmyslná mýtní těžba, díky které dochází ke snížení zakmenění a zápoje. Při těchto procesech dochází ke zvýšení světla a vlhkosti v porostu (Vacek et al., 2020). Proti vysychání semen při obnově je velmi důležité, aby byla semena zakryta tenkou vrstvou minerální půdy (León-Lobos, Ellis, 2002). Jako základní pro růst přirozené obnovy se považuje intenzitu světla, půdní vlhkost a obsah živin na daném stanovišti (Madsen, Larsen, 1997; Agestam et al., 2003; Jarčuška, 2009).

Pokud se jedná o přirozenou obnovu stanoviště s nevhodnými, invazními či nepůvodními dřevinami, je tedy v pořádku, že se k nim přistupuje negativně a ve snaze o jejich přestavbu (Mansourian, 2005). Příkladem nevhodné přirozené obnovy může být i nálet smrku v nižších vegetačních stupních, než je jeho přirozený areál. Tyto porosty jsou často obětí kůrovcové kalamity a jiných abiotických či biotických disturbancí (Berec et al., 2013). V důsledku disturbancí též dochází k samotnému vzniku přirozené obnovy, která je závislá na řadě mikrostanovištních podmínek (Diaci, 1997). Poté jsou tyto porosty často nahrazovány mnohem přirozenějšími a často i původními smíšenými porosty, které jsou pro daná stanovištně přívětivější a rovněž odpovídají původnímu charakteru stanoviště (Brázdil et al., 2018).

Ideální podmínky pro předpoklad úspěšné přirozené obnovy se vytvářejí velmi dlouhou dobu před jejím samotným započetím (Schwarz et al. 2006). Pro úspěšnou realizaci samotné přirozené obnovy je zapotřebí přítomnost a souznění několika faktorů v jeden moment za účasti příznivých stanovištních podmínek (Barna, 2011). Jedná se tedy o náhodný jev, který je ovlivněn mnoha faktory a jejich kombinacemi (Paluch, 2005). Mezi tyto faktory zařazujeme individuální biometrické vlastnosti každého druhu dřevin, historie krajiny a její současné a

minulé hospodaření, zdravotní stav a zejména silný vliv spárkaté zvěře (Kershaw et al., 1990). Přirozená obnova je také považována za indikátor porostní stability a vitality (Štícha et al., 2010). Závěrem lze říct, že přirozená obnova je považována za jeden z prvků dynamiky lesních ekosystémů (Dobrowolská, 1998).

3.3.2.1. Výhody přirozené obnovy

Aplikace přirozené obnovy na vhodném stanovišti je považována za velmi významný prvek přírodě blízkého hospodaření, které je postaveno na základech ekologické stability (Saniga, Kráľovič, 2009). Jako přední výhodou přirozené obnovy lze zmínit, že se jedná o osvědčené alochtonní či udržitelné autochtonní populace lesních dřevin. Předpokladem této obnovy je uchování původních vhodných vlastností mateřského porostu, tento efekt nám umožňuje efektivní využití stanoviště (Korpeľ, 1989; Vacek et al., 2010). Též předností přirozené obnovy je dobré přizpůsobení mikrostanovištním podmínkám. Tohoto jevu však u aplikace umělé obnovy nemůžeme nikdy zcela dosáhnout (Poleno et al., 2009).

Další významnou předností přirozené obnovy je větší počet jedinců, na kterých můžeme při výchově porostů aplikovat přísnější kritéria a vyšší intenzitu zásahu (Kantor, 2001).

U hustě zmlazených porostů je patrná výrazná diferenciace a autoregulace. Tyto faktory v budoucnu vedou k výraznému snížení nákladů na výchovu porostu (Reininger, 1992; Poleno et al., 2009). Právě u škodách zvěří na přirozené obnově jsou zaznamenávány mnohem menší škody než u umělé obnovy (Poleno et al., 2009). Jak z pohledu menšího počtu atraktivních druhů k výběru pro zvěř, tak vzhledem k příliš velkém množství jedinců jsou škody často téměř zanedbatelné (Motta, 2003; Vacek et al., 2014a). Jako jeden ze zásadních aspektů pro zdárný průběh regeneračních procesů jsou disturbační procesy v přírodě blízkých lesích (Wagner et al., 2010).

3.3.2.2. Nevýhody přirozené obnovy

Úspěšnou přirozenou obnovu ovlivňují všechny probíhající přirozené procesy, které tvoří nepřerušovaný sled událostí nutný k její existenci (Vacek et al., 1995). Velmi důležitá je příprava půdy u některých dřevin. Na chudých stanovištích často dochází k nahromadění značné vrstvy hrabanky. Takovéto nahromadění má často za výsledek napadení semen parazitickými houbami nebo dochází k jejich vysychání (Vacek et al., 1996). Z tohoto důvodu by se mělo při přípravě půdy pro přirozenou obnovu buku a jedle dohlédnout na správné odkrytí minerální půdy, případně aby došlo k promísení nadložního humusu s minerální zeminou

(Vacek, 1990). Příprava půdy je nezbytná u přirozené obnovy borovice lesní, jelikož její semena dobře klíčí jen na minerální půdě (Poleno et al., 2009).

Mezi další nevýhody lze zahrnout v případě monokultur právě obnovu porostu pouze z dřevin mateřského porostu (Poleno et al., 2009). Je nutno zmínit, že limitujícím faktorem pro existenci možné přirozené obnovy je přímá závislost na fruktifikaci mateřského porostu. Velké množství druhů dřevin má nepravidelné semenné roky (Mauer, 2005).

Jako významná hrozba přirozené obnovy je právě spárkatá zvěř (Ammer, 1996; Olesen, Madsen, 2008). Pokud se zvěř vyskytuje ve zvýšených stavech, tak velmi významně ovlivňuje diverzitu lesního podrostu a případnou regeneraci stromového patra. Tento jev se velmi často objevuje u dřevin potravně atraktivních pro spárkatou zvěř (Vrška et al., 2001; Diaci et al., 2010). U jednotlivých dřevin je atraktivita pro zvěř sporadická a jejich atraktivita je zvýšena, pokud jsou použity ve směsi s méně atraktivními druhy. Jako atraktivní druhy můžeme označit především jedli, douglasku, jeřáb, modřín, ovocné dřeviny. Mezi méně atraktivní druhy můžeme zařadit právě smrk a buk (Motta, 2003). Ve většině případů se atraktivita druhů zvyšuje, pokud se jejich podíl v samotné přirozené obnově snižuje (Ammer, 1996; Čermák et al., 2009). Výrazný rozdíl u poškození dřevin zvěří je zejména u stínomilných druhů, jelikož tyto dřeviny mají daleko delší odezvu v počátečním růstu. Příkladem mohou být dřeviny jedle, smrk, buk, jeřáb (Kumpferschmid et al. ,2013). Významný faktor ovlivňující vznik a odrůstání přirozené obnovy je tedy často spárkatá zvěř (Motta, 1996; Ammer, 1996; Vacek et al. 2014a, 2014b; Cukor et al., 2019a).

3.3.3. Výběrný les

Mezi nejvýznamnější způsob přírodě blízkého hospodaření se řadí výběrný způsob hospodaření, v rámci něhož vzniká les výběrný. Někdy je také uváděn jako les trvale tvořivý (Vacek et al., 2018). Les výběrný představuje nejvyšší formu lesa trvale tvořivého (Thomasius, 1992). V tomto hospodářském způsobu je maximální snaha o co největší uplatnění biologické racionalizace (Schütz, 2011). Les výběrný je typický svým charakterem, kdy v jeden moment probíhá souběžně neustálá obnova a výchova na stejné ploše (Frank et al., 1978). Základními rysy výběrného lesa jsou trvalost produkce a stálost lesního prostředí (Poleno, 1996).

Tento přírodě blízký způsob hospodaření lze popsat jako specifickou výběrnou těžbu jednotlivých cílových jedinců určených k těžbě, kdy nebereme v potaz před mýtní či mýtní úmyslnou těžbu. Vybráni jsou jedinci na celé ploše porostu v intervalech krátkodobých časových úseků. Výsledkem této těžby je kromě kvalitního dřevního sortimentu také postupné

vrůstání střední a spodní vrstvy do mezer právě vytěžených stromů (Ammon, 1946). Výběrný les dokonale zaplňuje nadzemní i podzemní část lesního porostu (Vacek, 2006). Způsob výběrného lesa je typický tím, že na ploše porostu se uskutečňují souběžně všechna opatření. Myšlena je jak zralostní těžba navazující na výchovné zásahy probírek v nižších etážích dle zásad negativního a zdravotního výběru. Tímto způsobem hospodaření je zachována trvalá existence lesa (Kantor, 2001).

Ve výběrném lese nejsou obnovováni ani cíleně pěstováni jedinci dle plochy, ale dle početnosti. Tento efekt pěstování vytváří prostor pro růst velmi starých jedinců, zde je upřednostňován objemový a hodnotový přírůst (Šebík, Polák, 1990). Dále je také nutno podotknout, že ve výběrných lesích je eliminována vzorová či šablonovitá výchova porostů a je zde maximální snaha o co největší diverzitu (Remeš, 2008). Celková plocha porostu je prakticky vyplněna a prostor porostu je vyplněn nejen horizontálně tak i vertikálně napříč všemi růstovými fázemi (Košulič, 2010). Výběrný les je tak charakteristický svým nepravidelným prostorovým uspořádáním jak ve směru vertikálním i horizontálním. Toto nepravidelné prostorové uspořádání tvoří jedinci rozdílných tlouštěk, výšek a věku (Ammon, 2009).

Jako nejvhodnější edafické kategorie pro existenci výběrného lesa lze uvést svěží a kyselou (Průša, 1999). Existence výběrného lesa je podmíněna vhodnou druhovou skladbou a taktéž stínomilnými dřevinami jako je například jedle. Dalším limitujícím faktorem jsou ideální růstové podmínky a úhrn srážek nad 1000 mm (Poleno et al., 2009). Delší doba vývoje jedinců ve výběrném lese zajišťuje kvalitnější ukotvení v půdě a lepší prokořenění (Ammon, 2009). Les výběrný je tedy výsledným produktem výběrného způsobu hospodaření (Saniga, Vencurik, 2007).

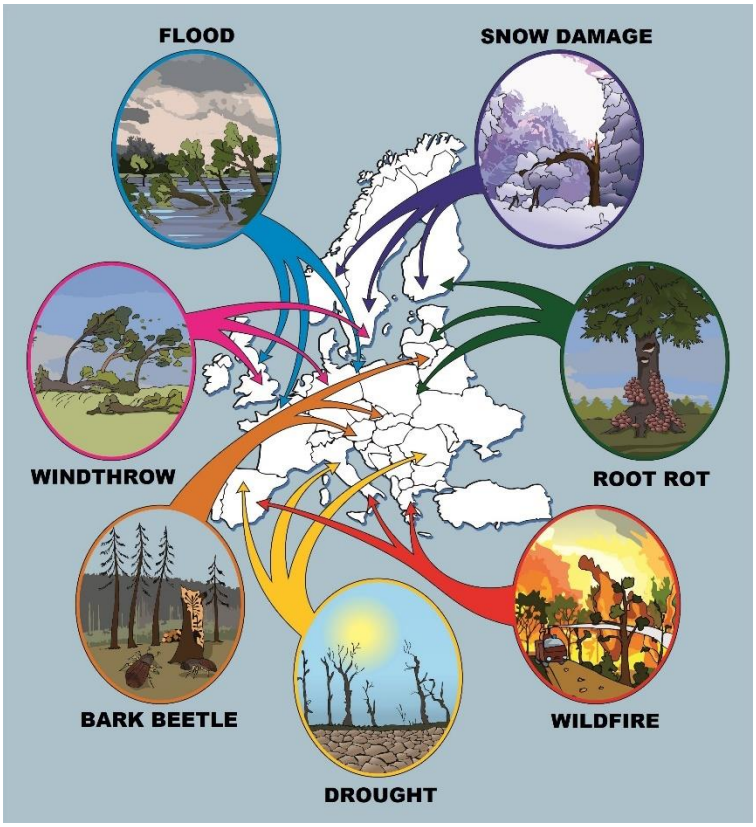
3.4. Vliv klimatické změny na růst lesních porostů

3.4.1. Dopady na lesní ekosystémy

Změna klimatu představuje zásadní riziko pro fungování a stabilitu lesních ekosystémů v Evropě i ve světě. Očekává se, že kombinace zvyšujících se průměrných teplot, nepravidelnosti a extrémů v rozložení srážek, častějších výskytů vln veder, sucha a narůstající četnosti disturbancí, jako jsou větrné a hmyzové kalamity či požáry, bude mít významné ekologické i ekonomické důsledky (Vacek et al., 2023). Tyto změny negativně ovlivní růst a produkci dřevin, zvýší mortalitu stromů a sníží jejich regenerační schopnost, čímž dojde k ohrožení dlouhodobé udržitelnosti lesního hospodaření a poskytování ekosystémových služeb (Ainsworth, Long, 2005; Vacek et al., 2023). V důsledku klimatického stresu se také mění

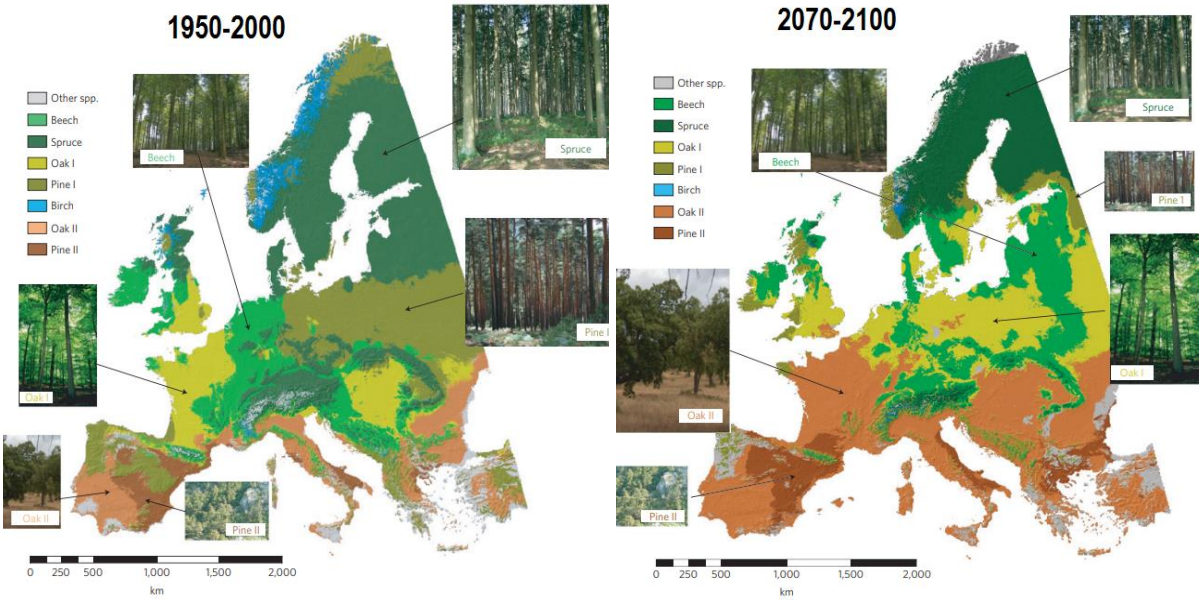
dynamika sukcesních procesů a dochází k narušení dosavadní druhové a věkové struktury porostů (Spathelf et al., 2014).

Mezi hlavní abiotické faktory, které ovlivňují stromy v měnícím se klimatu, patří zejména zvýšený výskyt sucha, extrémních teplot a výkyvů v půdní vlhkosti. Dlouhodobý deficit vody způsobuje zhoršený příjem živin, omezení fotosyntetické aktivity a snížení přírůstů, zejména u mělkokořenících druhů jako je smrk (Goldblum, Rigg, 2005; Hlásny et al., 2011). Významným stresorem jsou i narůstající větrné epizody, které v kombinaci s oslabením stromů suchem nebo přehoustlou strukturou porostů zvyšují riziko rozsáhlých vývratů a zlomu. Tyto faktory nejen narušují růst a vitalitu, ale mohou rovněž vyvolat kaskádové efekty, které následně zvýší zranitelnost lesa vůči biotickým činitelům. Významným abiotickým činitelem je také v kontextu opakujících se period dlouhodobého sucha zvyšující se riziko požárů (Vacek et al., 2023; Obr. 8).



Obr. 8: Mapa hlavních negativních abiotických (požár, větrná kalamita, sucho, povodně, poškození sněhem) a biotických (kůrovec, houbové patogeny) faktorů ovlivňujících růst stromů v souvislosti s globální změnou klimatu v evropských lesích; šipky indikují širší oblast (Vacek et al., 2023).

Biotické faktory reagují na změny klimatu velmi dynamicky. Oslabené stromy jsou výrazně náchylnější k napadení patogeny a hmyzími škůdci, což lze dobře dokumentovat na rozsáhlých gradacích lýkožrouta smrkového v posledních dekádách. Změna klimatu rovněž umožňuje rychlejší vývoj více generací škůdců ročně a rozšiřování invazních druhů. V této souvislosti se zvyšuje i riziko šíření chorob jako je tracheomykóza či houbové infekce způsobené patogeny rodu *Armillaria* nebo *Heterobasidion* (Vacek et al., 2023). Změny klimatu se navíc projevují také posunem lesních vegetačních stupňů a změnou areálů přirozeného rozšíření dřevin (Hanewinkel et al., 2013; Obr. 9). Zatímco některé druhy, např. dub zimní, bříza nebo javor, mohou expandovat do vyšších nadmořských výšek, druhy náročné na vláhu (např. jedle nebo smrk) ustupují z nižších a sušších stanovišť (Lenoir et al., 2009; Pretzsch et al., 2014). Růstová optima se tak posouvají směrem k vyšším polohám, což vyžaduje přehodnocení tradičních přístupů v obnově a druhovém složení lesních porostů (Vacek et al., 2023).



Obr. 9: Potenciální areál hlavních druhů dřevin v Evropě pro klima a) normálního období (1950–2000) a b) podle scénáře A1B, CLM/ECHAM5 — mírné oteplování (2070–2100; Hanewinkel et al., 2013).

3.4.2. Adaptační opatření v lesním hospodářství

Touto problematikou se například v Evropě zabývá již řada autorů jako (Spittlehouse, Stewart, 2003; Bošeľa et al., 2014), kdy je hlavním tématem studie adaptace lesním porostů na globální klimatické změny. V rámci řešení této problematiky byla vytvořena řada adaptačních opatření, která zohledňují nestabilitu klimatických podmínek a směřují ke zvýšení flexibility hospodaření

v lesích a ke snižování potencionálních rizik poškození nebo zničení lesních porostů (European commission, 2014).

Existují krátkodobá a dlouhodobá adaptační opatření, ale pro účely lesního hospodářství jsou nejdůležitější právě krátkodobá opatření. Při těchto opatřeních se berou v potaz pravidelné nárůsty vysokých teplot a střídání deficitu srážek, které mají vysoký dopad na přírůst. Dalším krátkodobým opatřením může být taktéž využití odolnějších proveniencí druhů lesních dřevin a aplikace klimatických proměnných do růstových modelů lesa (Spittehouse, Stewart, 2003). Je třeba umínit i dlouhodobá opatření u nichž je třeba vhodná aplikace zejména zdravotních výběrů a ostatních výchovných zásahů. Za zmínku též stojí využití semenářských oblastí a genových základen pro transfer vhodného osiva mezi další vhodné lokality. Důležitá je i změna obnovní doby a zkrácení obmýtí porostů, minimalizace škod na porostech a omezení šíření biotických činitelů včetně zvěře, tak aby byla zvýšena stabilita porostů (Spittehouse, Stewart, 2003).

V kontextu klimatické změny má účelná výchova lesních porostů značný význam (Bošeľa et al., 2014), který se často projevuje jako snížení citlivosti na sucho (Pötzelsberger et al., 2015). Cílem těchto adaptačních opatření by mělo být zejména dosažení co největší druhové pestrosti, jak z pohledu časového, tak prostorového měřítka (Vacek, 2020). Mezi tradiční hospodářské dřeviny je třeba využívat i přípravných dřevin jako je jeřáb, olše, bříza či osika (Poleno et al., 2009). Z jednou možností je také využití vhodných introdukovaných dřevin, jak z hlediska produkčního (sekvestrace uhlíku), tak i z hlediska rezistence vůči klimatickým extrémům (Vacek et al., 2023).

3.4.3. Regionální projevy změny klimatu a druhová citlivost

Současné studie přitom naznačují změny v růstu a produkci dřevní hmoty (Piao et al., 2011; Pretzsch et al,. 2014), jiné naopak zvýšení mortality stromů vlivem zvyšujícího se sucha (Allen et al., 2010) a jiné výsledky studii naznačují posuny v distribuci druhů (Delzon et al., 2013). Výsledky některých studii též naznačují zvyšující se negativní vlivy současných klimatických změn na růst a produkci včetně vitality lesních ekosystémů (Bigler et al., 2006; Piao et al., 2011). Zejména u buku a jedle se ukazuje velmi negativní efekt sucha na růst napříč celým jejich distribučním areálem (Kint et al., 2012). Všeobecně změny v produkci lesa za posledních sto let byly pozitivní, kromě stanovišť, kde se projevil deficit vodních srážek, nízké teploty a nízká depozice dusíku, která limitovala růst. Příkladem mohou být boreální a mediteránní lesy (Spiecker et al., 1996; Jump et al., 2006; Pretzsch et al., 2014). S ohledem na rozšíření dřevin

jsou minimální teploty důležité ve vyšších zeměpisných šířkách a nadmořských výškách, kde významně limitují růst a šíření lesních dřevin (Colwell et al., 2008). Proto v těchto lokalitách mohou mít klimatické změny doprovázené oteplováním pozitivní vliv na růst stromů a taktéž na jejich šíření směrem k vyšším nadmořských výškám a zeměpisným šířkám (Walther et al., 2002).

Například v současné době výsledky studii naznačují, že například produkce dubu a též jeho mortalita včetně odolnosti stromů vůči klimatickým změnám se zvyšuje (Jump et al., 2006; Peñuelas et al., 2008; Piovesan et al., 2008). Některé studie taktéž naznačují pokles regenerační schopnosti buku v některých regionech (Czajkowski et al., 2005; Peñuelas et al., 2008; Lenoir et al., 2009; Foest et al., 2024). Oproti tomu například smrk ztepilý je velmi citlivý na sucho, což je ve střední Evropě problém v nižších nadmořských výškách mimo jeho přirozený areál výskytu (Ellenberg, 1996). Z tohoto důvodu jsou následky klimatických změn nejvýraznější zejména u smrku a jedle, a to oproti ostatním dřevinám (Eriksson et al., 2005; Schütz et al., 2006). Často tak růstové simulace právě u smrkových porostů naznačují snižování produkce v nižších nadmořských výškách včetně spodní hranice areálu jeho přirozeného rozšíření. Nicméně zároveň v současnosti dochází ke zvyšování produkce v 7. LVS, ve kterém smrk dosahuje svého optima (Hlásny et al., 2011a). Především jedle je zejména ekologicky i taktéž produkčně velmi významnou dřevinou v jedlo-bukových ekosystémy. Je zařazena mezi nejproduktivnější a ekologicky významné dřeviny evropských lesních ekosystémů (Korpeľ et al.. 1982).

Pokud se zaměříme na oblast střední Evropy a Českou republiku, tak výsledků studií kvantifikací a dopadů klimatických změn na růst a produkci a taktéž na změny v distribučních areálech dřevin je poměrně málo a jejich výsledky si často protiřečí (Hlásny et al., 2011a). Tyto výsledky jsou však v lesnické praxi důležité především pro strategické rozhodování. Proto je nutné se zaměřit na regionální studie, kde jsou výsledky často přesnější a přínosné. S využitím například růstového biosimulátoru SIBYLA (Fabrika, Ďurský 2005; Hlásny et al., 2011a) na jednotlivých stanovištích a regionech lze získat velmi přesné výsledky i s výhledem do vzdálenějších období. Zároveň současný zvýšený počet disturbancí zajišťuje ideální podmínky hmyzím škůdcům a dává jim prostor pro uskutečnění i několika pokolení za rok (Vacek et al., 2023).

3.5. Škody zvěří

Škody zvěří na lesních porostech způsobuje zejména spárkatá zvěř, která svoje početní stavy v současnosti stále zvyšuje (Stewart, 2001; Vacek, 2017). Mezi nejvýznamnější škody zvěří

patří okus, ohryz a loupání (Kiffner et al., 2008; Vacek et al., 2014; Brabec et al., 2024). Hospodaření s volně žijící spárkatou zvěří je přitom založeno na přiměřených minimálních stavech (Sloup, 2007). V současnosti stavy zvěře dokonce mnohdy přesahují několikanásobně minimální stanovené počty zvěře dle výměr honiteb (Pfeffer, 1961).

Zejména lesní hospodáři se v současné době navzdory tlaků škod zvěře často dostávají do problematické situace s ochranou lesa a taktéž i při obnově porostů pomocí přirozené obnovy (Olesen, Madsen, 2008). Poškození porostů zvěří je zaznamenáno zejména na nejmladších lesních porostech (Cukor et al., 2019a). Například u poškozených kmenů dřevin zvěří lze často pozorovat houbovou infekci, která je následkem poškození borky a lýka, ať už loupáním nebo ohryzem spárkatou zvěří (Schweingruber et al., 1990)

Šancí pro možné odstranění těchto škod je pochopení složitých potravinových vztahů, které se na daném stanovišti vyskytují. Krom početnosti zvěře v dané lokalitě je třeba zohlednit úživnost prostředí ve vztahu k množství zvěře, které se na daném stanovišti vyskytuje (Tuma, 2008). Samotná úživnost stanoviště je definována jako dostatek potravních prostředků pro zvěř, bez jakýchkoliv nadbytečných škod na porostech (Vala, 2016).

Působení spárkaté zvěře ať již pastvou nebo okusem dokáže eliminovat některé druhy rostlin ze stanoviště, a to nejen částečně, ale také úplně (Moser et al., 2006). Na některých stanovištích spárkatá zvěř dokonce znemožňuje dosažení nové pěstební generace v porostech. Často tak bez účinných ochranných opatření na mnoha lokalitách nelze pěstovat listnaté či smíšené porosty (Nopp-Mayr et al., 2011). Již v období 19. století se lesníci snažili bojovat se škodami zvěří, ať již loupáním, ohryzem či okusem nebo vytloukáním (Kessl,1957).

3.5.1. Loupání

Loupání kůry z kmenů dřevin probíhá zejména v jarním i letním období, kdy je lýko plné mízy a zvěř odtrhává borku i s lýkem po velkých kusech. Toto poškození zvěří se vyskytuje nejvíce u jehličnatých dřevin (Cukor et al., 2019a, 2019b). Loupáním jsou zasaženi nejvíce jedinci ve fázi mlazin až po slabé kmenoviny. Jedná se o dobu, než dřevina získá hrubší borku, která je méně atraktivní pro zvěř a je vůči ní také více odolná (Vacek et al., 2009).

Při tomto poškození kmene zvěř pomocí spodních řezáků odtrhává kůru v ucelených částech z kmene nebo také dokonce i z kořenových náběhů (Nopp-Mayr, 2011). Po takovém to poškození kmene toto zranění doprovází infekce dřevokaznými houbami. Jednou z těchto hub je pevník krvavějící (*Stereum sanguinolentum*), který je původcem červené hniloby (Čermák, Strejček, 2007). Oslabené poškozené stromy mají často značně sníženou stabilitu a vitalitu. Při bořivých

větrech či sněhu se v místě červené hniloby stromy často lámou v důsledku již narušené stability (Mrkva, 1995).

Loupání způsobuje zejména zvěř vysoká a mufloní. U mufloní zvěře byla také prokázána preference loupání kořenových náběhů, zatímco zvěř vysoká způsobuje zejména poškození v oblasti oddenkové části kmene (Mrkva, 1995).

3.5.2. Ohryz

Ohryz je podobný charakteru loupaní borky, jen se výrazně liší v obdobím poškozování. Ohryz je prováděn zvěří v zimním období, kdy lýkem a borkou neproudí míza a jedná se tedy o období vegetačního klidu. U tohoto poškození vzhledem k období poškození hrozí menší riziko napadení dřevokaznými houbami (Rozman et al., 2015). Toto poškození bylo rovněž prokázáno nejvíce u zvěře vysoké, mufloní či sičí. Při tomto poškození jsou často patrné stopy po spodních řezácích této zvěře. Nejvíce lze zaznamenat toto poškození u jedle a smrku (Švarc, 1981). Přesný důvod, proč zvěř provádí tato poškození není dosud přesně odhalen. Jedním z mnoha možných důvodů a zároveň nejvíce pravděpodobných je reakce na stres v důsledků zvýšené rekreace či vysokého loveckého nátlaku. Dalším možným faktorem může být také nedostatek potravy a nedostatek minerálních látek (Mrkva, 1995).

3.5.3. Okus

Okus zvěří na dřevinách tvoří největší problém u poškození terminálního pupenu. Terminální pupen dává danému jedinci schopnost výškového růstu a předurčuje taktéž i jeho budoucí fenotypovou kvalitu (Švestka et al., 1996). Boční okus nemá tak zásadní vliv na budoucí výškový přírůst. Při příliš častém opakování bočního okusu může docházet až k úplnému zastavení přírůstu (Fuchs et al. 2021). Často opakované poškození jedinců zvěří způsobuje také tvorbu vidlic, deformace kmene až tvorbu bonsají (Mrkva, 1995).

Okusem trpí většina cílových dřevin, nejčastěji jsou však poškozovány nejméně zastoupené druhy v porostu (Ammer, 1996; Motta, 1996; Vacek, 2017). Z používaných dřevin v pěstební péči, zvěř nejvíce preferuje listnaté dřeviny a z jehličnatých zejména jedli a douglasku (Vacek et al., 2014).

Nejvíce jsou okusem zasaženi semenáčky a sazenice s výškou od 20 do 130 cm výšky. Poškození okusem se registruje na pupenech, letorostech či jehlicích (Engeßer, 2015). Vedle spárkaté zvěře porosty okusem také poškozují hlodavci. Jedná se zejména o zajíce při poškození

nadzemních částí stromků (Mrkva, 1995). Následkem těchto poškození se výrazně prodlužuje doba zajištění s nárůstem finančních prostředků na jejich ochranu (Švestka et al., 1990).

3.5.4. Ochrana proti škodám zvěří

Problematiku škod zvěří lze eliminovat výsadbou rychleji rostoucích dřevin. Příkladem mohou být modřín opadavý či douglaska tisolistá, jelikož tyto dřeviny jsou ryze světlomilné a velmi často od vysazení odrostou i do tří let do zajištění porostu (Bartoš et al., 2011). Velmi často je využíváno ochranných repelentů proti škodám zvěří (Topka, 2003). Jako další možné ochranné opatření se nabízí umělé oplocení (Bartoš et al. 2011). Značnou nevýhodou těchto ochranných opatření jsou značné počáteční finanční investice, ale je to neúčinnější ochrana (Vacek et al. 2009).

Metody ochrany porostů proti škodám zvěří lze rozdělit na dvě skupiny. První skupinou jsou opatření, u kterých je předpoklad, že mají pozitivní vliv na zmírnění těchto škod. Avšak jejich fungování za pomoci experimentálních výzkumů do současnosti nedokázalo, zda jsou opravdu funkční. Tyto funkce spočívají v obecném principu snižování kmenových stavů spárkaté zvěře. Tyto způsoby nelze uhlídat a dokázat, zda se jedná o skutečné stavy odlovů. (Finďo, Petráš, 2011).

Druhým způsobem je dodržování normovaných stavů zvěře v honitbách, taktéž zakládání zvěřních políček, okusových ploch, přezimovacích obůrek, pravidelné zimní přikrmování včetně předkládání minerálních lizů a zejména udržování klidových zón pro zvěř. Dalšími možnostmi mohou být způsoby zvyšování úživnosti výsadbou ovocných stromů či dřevin jako dub cer (*Quercus cerris* L.*)* či jírovce maďalu (*Aesculus hippocastanum* L.) a kaštanovníku setého (*Castanea sativa* Mill). Tyto způsoby jsou s největší pravděpodobností vhodným řešením této problematiky, ale však bez bližšího určení výsledků. Tato skutečnost však neznamená zavrhnout tyto způsoby, jelikož nemohou rozhodně uškodit, ale naopak jedině zlepšit alespoň vztah les versus zvěř (Finďo, Petráš, 2011).

Jako velmi klíčový a úspěšný prvek integrované ochrany lesních porostů lze aplikovat přednostní využití podrostního či výběrného způsobu hospodaření. Je nutno podotknout, že tato skutečnost byla i mnohokrát potvrzena jako velmi efektivní vůči škodám zvěří na lesních porostech (Reimoser, Gossow, 1996).

Ochrana mladých porostů či individuální ochrana mechanického původu je o mnoho nákladnější oproti chemické ochraně, přesto je častěji upřednostňována (Finďo, Petráš, 2011).

Dalším způsobem ochrany porostů mohou být šelmy. Velké šelmy svým smrtelným tlakem na spárkatou zvěř mění také hustotu populace spárkaté zvěře, a tudíž snižují potravní tlak spárkaté zvěře na vegetaci.

Jako druhým efektem šelem na spárkatou zvěř je změna chování spárkaté zvěře tak, že se snaží vyhnout lokalitám, kde by se stala snadnou potravou. Při zvýšené predaci se spárkatá zvěř často stahuje z těchto lokalit na delší dobu či natrvalo (Ripple, Beschta, 2007). Tento účinek predace není potravně podmíněný (Schmitz et al., 2008).

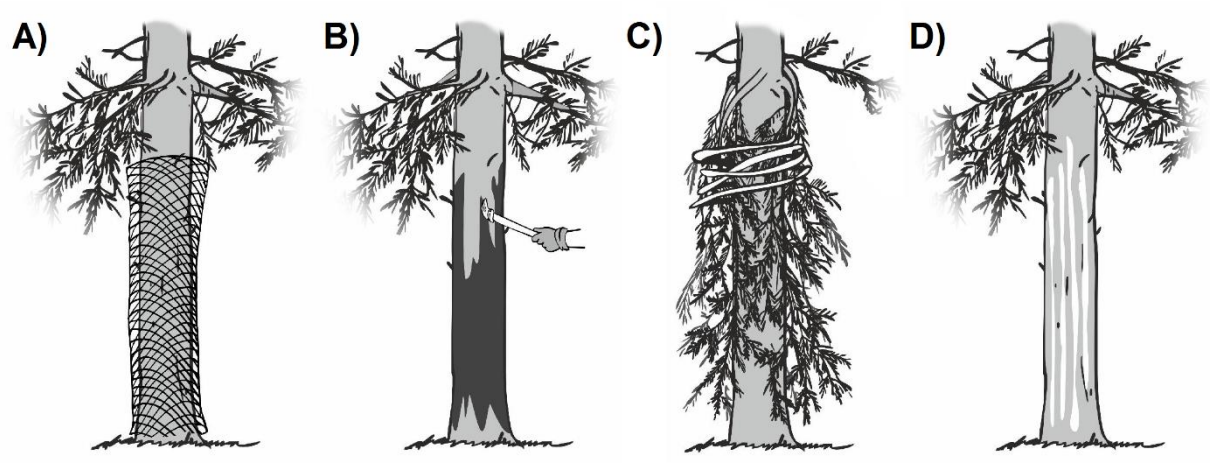
Někteří kritici hodnotí přezimovací obůrky jako nutné zlo než jako převratný vynález. Dle Slovenského výzkumu v roce 1982 vlastníci lesních pozemků v tomto roce zaznamenali až o 75 % menší škody na porostech a až polovina dotazovaných zmínila, že žádné škody na porostech dokonce nezaznamenala (Schrönder, 1982).

Příkladem mohou být třeba slovenští lesníci, kteří při svém výzkumu uvádí potřebu chránit lesní dřeviny před škodami zvěří za pomoci individuální ochrany do výšky 2 m. Jedná o dřeviny jedle, buk, dub a v případě smrku do výšky 140 cm (Finďo, Petráš, 2011). V případě odrostlých kultur je ve 3. a 4. roce po vysazení je nutno zejména u jedlí či listnáčů chránit individuálně jen jedince kvalitní a velmi silné (Finďo, Petráš, 2011). Jednou z velmi účinných ochran tohoto tipu je použití plastových materiálů například v podobě polynetu. Jedná se o plastové pletivo či trubice s oky velikostí 20 až 30 mm. Tento materiál je velmi poddajný a odolný vůči vnějším vlivům klimatu. Jedná se o umělou individuální mechanickou ochranu zejména terminálního výhonu dřevin konkrétních jedinců (Finďo, Patočka, 1982).

Individuální mechanická ochrana ovazováním konkrétních jedinců či celých porostních skupin se často využívá u jehličnatých porostů o výšce od 0,5 až 2 m. Toto opatření se provádí zejména v lokalitách s vysokým výskytem vysoké zvěře *(Cervus elaphus)*, dančí (*Dama dama),* či mufloní (*Ovis gmelini musimon*). V zemích jako Slovensko či Polsko jsou tyto porosty ohroženy také zubrem (*Bison bonasus*) či losem **(***Alces alces***)** – (Finďo, Patočka 1985). Další ohrožené lokality takovýchto porostů mohou být obory či přezimovací obůrky. Nejvíce jsou ohrožené porosty ve věku do 60 let, a to u dřevin jako borovice, smrk, jedle, buk, douglaska. Toto opatření probíhá způsobem ovazování spodních přeslenů či klestu ke kmenu stromu, za pomoci vázacího drátu do výšky 150 cm (Finďo, Petráš, 2011).

Zraňování kůry bylo využíváno v období od konce 19. století. Jedná se o individuální ochranu zejména smrkových porostů, u kterých byl tento způsob využíván zejména v období 20. století. Princip této ochrany je ve zranění vnější borky pomocí zraňovače (Obr. 10). Následným efektem je vytékání pryskyřice z místa poranění, které pokrývá část kmene souvislou vrstvou

pryskyřice. Tento efekt dřevin není pro zvěř nikterak atraktivní a škody zde neprovádí. Toto opatření mělo účinnost až 95 % po dobu 30 let, než vznikla hrubá borka na kmeni (Prien, 1997). Dřeviny lze také chránit pomocí chemických repelentů. Principiálně fungují na zápachu, chuti či přidáním nějakého abraziva proti škodám zvěří na lesních porostech. Fungují zejména proti škodám okusem, ohryzem či loupáním. Jejich účinnost po několika letech zeslábne a je třeba ošetření opakovaně aplikovat. Z ekonomického hlediska chemická ochrana za pomocí repelentů má smysl při funkční ochraně více jak 5 let. Jejich doba fungování se velmi liší dle výrobce, za to účinnost je v 95 % případů (Finďo, Petráš, 2011).



Obr. 10: Různé metody způsoby ochrany jedle bělokoré před škodami ohryzem a loupáním: A) mechanická individuální ochrana, B) chemický nátěr, C) obvazování živými větvemi a D) povrchové zraňování kůry (Novák et al., 2023).

3.6. Zájmové jehličnaté dřeviny

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

Morfologie

Letorosty jsou šedé, chlupaté s nepryskyřičnatými pupeny. Jehlice jsou dvouřadě uspořádané tmavozelené na líci a na rubu stříbřitě bílé. Jejich délka jev průměru 2,5 cm. Na konci mají vykrojený tvar (Brickell, 2008).

Kořenový systém je kulový až srdcovitý s hluboko sahajícími kořeny upevňovacími, vypouštěnými více či méně svisle ze silných bočních kořenů, které se nacházejí na hranici mezi humusovou vrstvou a minerální půdou, kde je taky většina jemných kořenů. Šišky jsou 10 až 20 cm dlouhé s vyčnívajícími podpůrnými šupinami. Semenné šupiny jsou 2,5 až 3,0 cm široké (Koblížek, 2006). Jehlice bývají hřebenitě uspořádané a mají světlou barvu na rubu, tvoří bělavé

pruhy průduchů. Znečištění a zdraví stromu jsou limitující faktory pro setrvání jehlic na stromě. Doba životnosti jehlic je 8 až 12 let (Musil, Hamerník, 2007).

Epikotyl je zakončen terminálním pupenem. Šišky jsou zprvu žlutozelené, později hnědé s podpůrnými listeny vyčnívajícími nad semenné šupiny. Samčí šištice jsou žlutozelené 2 cm dlouhé 0,6 cm široké. Semenáček jedle je typický svým pomalým růstem a v prvním roce dorůstá výšky 4 až 5 cm (Brickell, 2008). V druhém života roce semenáček dosahuje výšky okolo 10 cm. Jedle bělokorá se tímto stává nejpomaleji rostoucí dřevinou s lesnickým využitím. Semenáček teprve ve třetím roce vytváří první boční výhon a ve čtvrtém a pátém roce tvoří první pravé přesleny (Koblížek, 2006).

Semena jsou velká 7–10 mm, tříhranná, leskle hnědá, pryskyřičnaté. Křídlo je asymetrické, k semenu přirostlé, nahnědlé či nafialovělé (Musil, 2003). Staré stromy mívají mohutné kořenové náběhy. Díky mohutnému kořenovému systému je jedle odolná vůči bořivým větrům (Musil, 2003).

Charakteristika

Kmen je téměř válcovitý a mnohem plnější než smrk. Jedle je dřevina 20–55 m vysoká s hladkou bělošedou až ve stáří rozpukanou borkou. Průměr kmene bývá více jak 2 m (Koblížek, 2006). Semenné šupiny na podzim dřevnatí a vznikají šišky, které se rozpadají a na větvičce zůstávají pouze tvrdá vřetena. Květy samičí jsou uspořádané ve vzpřímených, purpurově modrých šišticích (Brickel, 2008).

Ploché jehlice, středně až tmavě zeleně lesklé často na rubu dva podélné, stříbřité bílé proužky. Zprvu se jedná o zelené, postupem času purpurově modré či hnědé šištice, které vznikají na větvích po celé koruně. *Abies* je rod, který celkově zahrnuje přibližně 50 a více druhů stálezelených jehličnatých stromů rozšířených především v horských oblastech Evropy, severní Afriky, Asie a Severní Ameriky. Podpůrné listeny mohou být delší než semenné šupiny a objevují se na přelomu jara a léta. Z našich dřevin jedle dosahuje největšího objemu dřeva. Největší stromy v ČR dosahovaly až 45 m^3 (Musil, 2003).

Odumírání jedlí je charakterizované postupným, nebo rychlým chřadnutím, prosycháním větví, odlupováním kůry bez přítomnosti kůrovce ještě na živém jedinci, zastavením růstu a modrou hnilobou jádra (Málek, 1983). V posledních letech se projevuje i vliv suchých let v kontextu sníženého růstu a nemožnost obnovy porostů kvůli zvýšeným početním stavům spárkaté zvěře (Mikulenka et al., 2018; Brabec et al., 2024).

Další možností může být tzv. cyklické střídání jedlo-bukových porostů prosazovaných v minulosti. Výsledkem současného menšího zastoupení jedle je právě vliv tohoto cyklického

střídání, kdy za jednu generaci jedle (400 až 500 let) odrostou dvě generace buku (200 až 250 let) – (Korpeľ, 1995). Dalším důvodem snížení schopnosti přirozené obnovy a reprodukce jedle bělokoré je nadpočetní stav spárkaté zvěře v některých oblastech ČR (Vrška et. al., 2009). Diaci (2011) jako faktor poklesu jedle uvádí zvýšené emise SO_2 od poloviny 70 let 20 století ve východní a střední Evropě. Nejlepší vzácné porosty jsou zachovány v rezervacích v Karpatské oblasti České republiky (Hejný, 1988). Za úbytek jedle v České republice lze považovat více faktorů jako například tzv. odumírání jedle, které je odůvodňováno oslabením jedinců díky citlivosti na čistotu životního prostředí. Přímý vztah mezi poškozením porostů jedle bělokoré a míry znečištění SO_2 uvádí například (Ellingetal, 2009).

Rozšíření

Podle aktuální úrovně poznání a praktických zkušeností je výrazné zvýšení podílu jedle i v dlouhodobém měřítku považováno za problematické a těžko dosažitelné (Podrázský, 2005). Její rozšíření zasahuje i do horských oblastí jižní Evropy (Koblížek, 2006). V České republice je jedle bělokorá z hlediska zastoupení a rozšíření jednou z nejvíce diskutovaných dřevin. V některých oblastech ji lze označit za ohroženou dřevinu (Bledý et al., 2024).

Rozdíl mezi přirozeným (20 %) a současným podílem (1,2 %) lze považovat za značný (MZe 2022). Výhledový plán cílového stavu hospodaření s jedlí je 4,4 % plošného podílu. Jedle bělokorá zaujímá hlavně horská stanoviště střední a východní Evropy (Brickell, 2008; Musil, 2003).

Ekologické nároky

Jedle vyžaduje humózní až vlhké stanoviště s dobrou propustností vody. Mladé rostliny snáší zastínění, dospělý jedinec však vyžaduje slunné stanoviště chráněné před studeným větrem (Brickell, 2008). Prodloužení vegetačního období v souvislosti se zvýšením průměrných jarních a podzimních teplot v posledních 30 letech může mít pozitivní vliv na růst jedle. Zvláště pak průměrná teplota v dubnu má vliv na růst koruny (Manetti, Cutini, 2005).

Z hlediska přirozené obnovy se jeví jako perspektivní příměs borovice a z listnatých druhů dřevin potom břízy. Semenné roky se vyskytují nepravidelně, a to v periodě 2–6 let (Úřadníček, 2009). Semena jedle bělokoré mají nízkou klíčivost, která se během jednoho roku může snížit na minimum (Chmelař, 1990a).

Distribuce světla při zastínění jehličnatými dřevinami je lepší než při zastínění listnatými dřevinami. Důvodem je lepší přenos ultrafialového a fotosynteticky aktivního záření (Messier, Bellefleur, 1988). Vývoj dřeviny je přímo závislý na intenzitě zastínění, které jedle v mládí

velmi dobře snáší. Ke zrychlení výškového přírůstu dochází v 15 roce života a optima dosahuje ve 30 až 40 letech. Objemový přírůst je optimální ve věku 55 až 65 let. Jedle má značné nároky na vláhu a řadí se mezi dřeviny s největšími požadavky na vzdušnou vlhkost. Jedle je dlouhověká a dožívá se až 500 let, běžně přetrvává na stanovišti více jak 100 let (Musil, Hamerník, 2007).

Dřeviny v zapojeném porostu začínají plodit kolem 60 až 70 roku věku a plodnost si udržuje do velmi vysokého věku. Formy nadložního humusu moder a mor jsou nejvhodnější pro přirozené zmlazení (Musil, Hamerník, 2007).

Průměrná teplota v období měsíce ledna by neměla klesnout pod – 6 °C. Teplotní optimum pro jedli je 130 dní v roce bez mrazu s průměrnou teplotou vegetačního období 15°C. (Korpeľ, Vinš, 1965). V severní části areálu výskytu roste jen na stanovištích chladných a vlhkých. Vyhýbá se však stanovištím podmáčeným a také stanovištím suchým. Patří mezi druhy s největší intercepcí a zadržuje cca 40–80 % srážek svojí nadzemní částí. Pokud zmlazení není pod ochranou mateřského porostu, tak trpí pozdními mrazy (Musil, 2003). Nejen množství srážek je kriticky důležité pro růst jedle, ale také sezónní rozdělení srážek (Battipaglia et al., 2009).

Jedle se nevyskytuje v oblasti Chřibů, Ždánického lesa a Polabí (Svoboda, 1953). Podobný problém s vysokou preferencí jedle jako dřeviny k okusu spárkatou zvěří uvádějí v Polsku Dobrowolska wet al. (2008) nebo Ammer (1996) v Bavorských Alpách. V rámci ČR je zastoupení jedle ve všech pohořích (Bledý et al., 2024). Jedle se nevyskytuje v teplejších pahorkatinách či úvalech. Z hlediska nadmořské výšky, se nevyskytuje na horní hranici lesa, spíše sestupuje až do oblastí pahorkatin jako Křivoklátsko, kde vegetuje v nadmořské výšce 300 m (Úradníček, 2009).

Využití

Dřevo je měkké, pevné, pružné a lehké. Jedle je rezonančním dřevem a tudíž je využíváno na výrobu hudebních nástrojů či lodí. Je málo odolné proti povětrnostním podmínkám, bělová část je náchylná na napadení hmyzem. Používá se ke stavebním účelům, pro pilařské zpracování, papír, umělecké zpracování. Barva dřeva je bílá, letní dřevo je ostře ohraničené bez pryskyřičných kanálků ve dřevě. Jedná se o dřevinu s vyzrálým dřevem (Josten, Reiche, 2010; Wittchen, 2010). Dalším produktem u jedle je také pryskyřice. Tato dřevina má vyvinuté pryskyřičné kanálky pouze v prvotní kuře v raném věku 20 až 40 let. Pryskyřice je tvořena v dutinkách pod touto mladou borkou. Tyto nahromaděné puchýře pryskyřice jsou postupně

propichovány železnou ostrou trubičkou zasazenou ve sběrné nádobě. Těžba pryskyřice již není aktuální, ale v minulosti probíhala v období jara (květen, červen) (Roček, 2015).

3.6.2. Borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.)

Morfologie

Šišky dosahují konce svého růstu v červnu druhého roku a zralost v říjnu druhého roku. Letorosty jsou zelenožlutě zbarvené, lysé, a pupeny jsou protáhle vejcovité, červenohnědé, většinou nepryskyřičnaté. Jehlice jsou uspořádány po dvou ve svazečku šedozeleného zbarvení. Délka jehlic je okolo 7 cm, vytrvávající až 3 roky (Musil, 2003).

Pochvy jehlic jsou bělavé 0,8 cm dlouhé, později šedé a kratší. Semenáček často mívá větší počet děložních lístků, kterým ještě v prvním roce života doroste první svazeček jehlic. Chmelař (1990a) uvádí dobrou klíčivost semen přibližně 3 roky. Koruna mladších jedinců je pravidelně kuželovitá s trojúhelníkovitým rysem. Šišky jsou výrazně kuželovitě vejcovité, délky 3–6 cm. Symetrické i asymetrické, šedohnědé, nelesklé, štítky jsou mírně až jehlancovitě vyklenuté (Koblížek, 2006).

Naklíčený pyl zůstává 12 měsíců dormantní. Semena jsou bělavá až černá 0,3 – 0,4 cm dlouhé s křídlem 1,5 cm (Koblížek, 2006). Základy samčích šištic (primordia) jsou vytvořeny již v pozdním létě přechozího roku, na bázi pupenu připraveného k prodlužovacímu růstu v roce následujícím. Vyrůstají v dolní partii koruny. Vyvrcholení výškového přírůstu nastává mezi 15 až 25 rokem a končí okolo 100 let. Základy samičích šištic se také vytvářejí v období pozdního léta. Jejich velikost je mikroskopická. Růst semenáčků v následujících letech bývá velmi bujný s pravidelnými řídkými přesleny. Semena dobře uskladněná si ponechávají klíčivost i 15 let (Musil, 2003). Jedná se o stálezelený jehličnan výšky přibližně do 30 m, její koruna může být příležitostně i vyšší. Větvení je přeslenité, v případě starších exemplářů je nepravidelně kulovitá. Kmen je často zakřivený. Silnější větve jsou skoro vždy zakřivené a poměrně krátké (Chmelař, 1990a).

Charakteristika

Její borka je ve stáří velmi často silně rozbrázděna. Borka je z počátku růstu šedá nebo šedohnědá (Kremer, 1995). Borovice mají malé svazečky jehlic od dvou až pěti kusů. Tyto obvykle vytrvávají na stromě dva až čtyři roky, někdy i déle. V některých případech mají jednu či 6–8 jehlic, které jsou světle až tmavě zelené, případně žlutozelených až namodralých nebo šedozelených (Brickell, 2008).

Jedná se většinou o nenáročné světlomilné dřeviny – (*Pinus*) přibližně se 120 druhy jednodomých stálezelených jehličnatých stromů nebo keřů, je významně rozšířen v lesích severní polokoule od polárního kruhu až po Střední Ameriku, Evropu, severní Afriku a také jihovýchodní Asii (Koblížek, 2006).

Kořenový systém je mohutný, většinou se zachovalým kulovým kořenem v hloubce 2–3 m. Na písčitých půdách tvoří i chůdovité kořeny. Zimní pupeny jsou obvykle válcovité nebo vejčité, často pryskyřičnatého povlaku. Samičí šišky dozrávají zpravidla dva až tři roky (Musil, 2003). Borovice jsou často náchylné k napadení korovnicemi, larvám pilatek, sypavkami a rzemi. Semena nejsou u všech druhů okřídlena. Samčí šištice jsou žluté a podobné jehnědám. Borovice jsou zcela odolné vůči mrazům (Brickell, 2008).

Rozšíření

Areál rozšíření je od Atlantiku, prochází Evropou přes celou Sibiř až téměř k Pacifiku. V současné druhové skladbě má borovice lesní v ČR zastoupení 16,1 %, přičemž v přirozené druhové skladbě se jednalo pouze o 3,4 % (MZe, 2022). Ve Skandinávii zasahuje až za severní polární kruh a na jihu je rozšířena až po Pyrenejský poloostrov do oblasti pohoří Sierra Nevada. Borovice lesní je ze všech evropských druhů nejrozšířenější a roste od Laponska až po Španělsko, východním směrem až na Sibiř, z nížin vystupuje až do výšek kolem 1300 m n. m. Borovice lesní je borovice s největším areálem výskytu na světe. Jedná se o významnou hospodářskou dřevinu (Kremer, 1995).

Ekologické nároky

Lze se s ní však setkat i na jílu, stejně tak na písčitých či vápnitých půdách (Kremer, 1995).

Přednostně roste na mírně suchých**,** slabě zásaditých kyprých půdách. Je schopna krýt potřebu vody z mnohem větší hloubky než ostatní dřeviny (Chmelař, 1990a). Patří k světlomilným dřevinám. Dobře snáší jakoukoliv propustnou půdu s přímým slunečním zářením. Nevyhovuje jí růst v hustých porostech a v zástinu. Borovice roste na nejrozmanitějších půdách různých hornin což dokazuje její velkou nenáročnost a přizpůsobivost (Brickell, 2008).

Využití

Kromě hospodářské funkce dokáže také plnit funkci půdo ochrannou a rekultivační (Musil, 2003). Dřevo borovice se používá zvláště v exteriéru (okna, dveře), ale také pro interiéry jako jsou podlahy, překližky a dýhy. Je také surovinou pro výrobu smoly, kalafuny a terpentýnu (Josten, Wittchen, 2010). Borovice je jádrová dřevina. Dřevo obsahuje velké množství

pryskyřičných kanálků a vyznačuje se měkkostí, ale je pevné a velmi pružné. Dřevo je středně odolné vůči povětrnostním vlivům a je náchylné k napadení hmyzem a k zamodrání. Borovice je v našem lesním hospodářství nejvýznamnějším jehličnanem hned po smrku. Dřevo borovice nachází stejné uplatnění jako smrk (Chmelař, 1990a).

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

Morfologie

Pozvolný výškový přírůst je později nahrazen zrychlujícím se růstem kulminujícím v 18 až 40 letech a končí ve 100 letech. Semenáčky mají 5–11 děložních lístků, které nahrazuje několik primárních jehlic. Přesleny se začínají tvořit až ve třetím roce života (Úřadníček, Chmelař, 1995). Jehlice 1,0 až 2,5 cm dlouhé, čtyřhranné, tmavozelené, lesklé, zřídka našedlé, na všech stranách se slabě patrnými řadami průduchů (Koblížek, 2006). Jedná se o vždyzelený jehličnatý strom, dorůstající výšky až 70 m (většinou však 30–50 m) Koruna je pravidelně kuželovitá v průměru 6 m široká (Kremer, 1995). Semeno si uchovává klíčivost několik let. Semena jsou malá 2–5 mm dlouhá, tmavě až černohnědá. Lžičkovité křídlo je 2–5krát delší než semeno. (Musil, 2003).

Smrk je považován za druh s plochým kořenovým systémem nedostatečně zakotveným v půdě, proto snadno podléhá bořivým větrům. Smrk se dožívá 300 až 400 let. Na horských lokalitách vystavených častým větrům z jednoho směru je také formován obrusem sněhem, přičemž vznikají jednostranné vlajkovité koruny. Kmen je štíhlý až válcovitý, často se značně vyvinutými kořenovými náběhy (Musil, 2003). Mladé letorosty jsou červenavé slabě chlupaté nebo lysé, matné a poměrně tlusté. Borka je měděné barvy, hnědavě červená, jemně šupinatá, lehce odlupčivá, jen u starých stromů rozčleněná v oblé a odprýskávající plátky. Pupeny jsou tmavé, vejcovité a poněkud zašpičatělé (Kremer, 1995). Samičí šištice jsou až 6 cm dlouhé, přisedlé, vzpřímené, zelené nebo červené, umístěné v horní části koruny. Šišky jsou válcovité, sytě zelené, později hnědé, 10–20 cm dlouhé (Brickell, 2008). Šupiny jsou protažené a tuhé s hladkými okraji. Smrk začíná plodit kolem 60 roku života. Šišky dozrávají na podzim téhož roku (Koblížek, 2006). Samčí šištice jsou tvaru elipsy 2–2,5 cm dlouhé, stopkaté, žlutavě červené, umístěné mezi jehlicemi jednoletých výhonů (Musil, 2003).

Charakteristika

Patří mezi mrazuvzdorné dřeviny. Je náchylný vůči hmyzím škůdcům, zvláště v monokulturách. Šišky dozrávají ve stejné vegetační sezóně a jejich barva se mění od zelené

či červené v mládí do barvy nachové nebo hnědé v čase, kdy dozrají. V 8. lesním vegetačním stupni má smrk dominantní porostotvornou funkci a nejvíce zde prosperuje (Průša, 1990).
Rod *Picea* zaujímá více než 30–40 druhů jednodomých stálezelených jehličnatých stromů pocházejících z lesů chladného a mírného pásu severní polokoule (Musil, 2003).
Vejčité až podlouhle válcovité samičí šištice jsou vrcholově postavené na hlavních a postranních výhonech. Smrk je velmi citlivý na zvýšené množství imisí v ovzduší. V době květu jsou vzpřímené, později převislé. Vejčitě žluté nebo červenavě nachové samčí šištice dlouhé 2–3 cm se objevují na jaře na výhonech předešlého roku (Brickell, 2008).
Z důvodu imisně ekologické kalamity na konci minulého století docházelo k hynutí porostů v téměř všech severních pohořích na našem území (Král et al., 2015; Vacek et al., 2020). Imise stále ovlivňují nepříznivě celkový fyziologický stav smrku, zejména pěstovaného v monokulturách na nevhodných ekologických stanovištích. Tento nepříznivý vliv se projevuje zejména sníženou odolností vůči patogenním organismům. Nižší fyziologická kvalita jednotlivých stromů se také projevuje ve snížené rezistenci k extrémním klimatickým vlivům, které se často vyskytují v našich horských polohách. V přírodních podmínkách České republiky má smrk ztepilý přirozené rozšíření v horách a částečně ve vrchovinách. Má přeslenitě uspořádané větve a jehlice vyrůstající jednotlivě okolo výhonů. Smrk je stinná až polostinná dřevina, která přirozeně roste většinou na kyselých půdách s vrstvou surového humusu, středně až silně vlhkých až na půdách rašelinných (Hejný, Slavík, 1988).

Rozšíření

Současné zastoupení smrku v lesích ČR je 49,5 %, zatímco přirozené zastoupení má pouze 11,2 % (MZe, 2022). Smrk se za pomoci lesnické kultivace rozšířil takřka do celé Evropy. Jeho expanze byla podpořena zejména díky jeho rychlému růstu, přizpůsobivosti široké škále stanovišť a snadné regeneraci. V mnoha regionech však bylo jeho umělé rozšíření na úkor druhově a strukturálně pestřejších porostů, což zvyšuje zranitelnost smrku vůči klimatickým extrémům a biotickým činitelům. Celkově je nejdůležitější hospodářskou dřevinou v oblasti střední a severní Evropy a významnou oporou dřevařského průmyslu (Kremer, 1995).

Ekologické nároky

Schopnost snášet zastínění se mění s věkem (Musil, 2003). Ve svému optimu může smrk růst podobně jako jedle po celá desetiletí, aniž by ztrácel schopnost významně akcelerovat růst krátce po uvolnění. Jeho pěstování v monokulturách vede k okyselování půdy, což může velmi

stěžovat obnovu listnatých dřevin. Smrk bývá často považován za polostinný druh se střední tolerancí k zástinu. (Kremer, 1995).

Využití

Dřevo je značně náchylné k napadení dřevokazným hmyzem či houbami. Jarní dřevo je téměř bílé, letní dřevo je červenožluté a ostře ohraničené. Velmi dobře se opracovává a řeže. Zároveň je velmi málo odolné vůči povětrnostním podmínkám. Vyznačuje se lehkostí, relativní měkkostí, pružností a málo sesychá. Smrkové dřevo je nejvýznamnější stavební dřevo a využ9vá se na střešní konstrukce, stavební prvky v interiéru i exteriéru, hudební nástroje a je surovinou pro výrobu smoly a kalafuny. Dřevo smrku obsahuje velké množství pryskyřičných kanálků (Josten, Wittchen, 2010). Dalším a velmi častým využitím smrku v mládí z prořezávek jsou vánoční stromky. Na plantážích vánočních stromků je smrk sázen jako 3 až 4letá sazenice v počtu 6 tisíc kusů na 1 ha. Spon pro sázení je čtvercový 1,3 ×1,3 m s výškou sazenice 20 cm. Těžba těchto stromků probíhá ve 12 roce života (Roček, 2015).

3.6.4. Modřín opadavý (*Larix decidua* Mill.)

Charakteristika

Průměr kmene je v extrémním případě i až 2 m, přičemž se dorůstá výšek okolo 30 až 50 m. Kořenový systém této dřeviny je složen z hlavního kulovitého kořenu doprovázeného bočními kořeny (Slávik, 2004). Jedná se o dřevinu mimořádně odolnou proti bořivým větrům a často je používán jako porostní žebro i díky své předrůstavosti (Benčať, 2009). Modřín vytváří kuželovitou korunu s nepravidelnými přesleny. Jedná se o opadavou jehličnatou dřevinu s měkkými jehlicemi vyrůstající z brachyplastů po 30–50 kusech ve svazečku (zkrácený postranní prýt nesoucí listy či listy a květy). V příměsi velmi dobře zlepšuje porostní stabilitu (Slavík, 1997).

Plodem jsou malé šišky o velikosti 2–4 cm přirostlé k větévkám. Větévky jsou velmi křehké a starší větévky spolu s šiškami často po opadu jehličí také průběžně opadají. Šišky dozrávají v období podzimu (září, říjen). Období květu je duben až červen, kdy samičí šištice jsou rudé barvy a samčí žluté barvy (Musil, Hamerník, 2007).

Rozšíření

Modřín je středoevropským druhem a jeho těžiště výskytu je v oblasti Alp a karpatského masívu. Jako další původní menší areály jsou v pahorkatinách středního Polska a v České

republice v oblasti Nízkého Jeseníku. (Musil, Hamerník, 2003). Jsou známé 4 variety původního modřínu, a to Sudetská (Jesenická) – oblast Nízkého a částečně Hrubého Jeseníku 350–750 m n. m. Dále je o oblast Alpská – v blízkosti horní hranice lesa celých Alp a také na extrémních stanovištích poblíž řeky Rýn (500 m n. m.). V karpatské – tatranské a transylvánské oblasti se jedná zejména o vysokohorskou dřevinu (600–1900 m n. m.). Oblast polská se nachází v jižním Polsku v pahorkatinách ve výšce 200–600 m n. m. (Slávik, 2021).

V rodu *Larix* se nachází zhruba 14 druhů. V současné době se jedná o dřevinu spíše podhorských a horských oblastí. Modřín se dožívá až 500 let a je jednou z důležitých pionýrských dřevin. Jeho schopnost se zmlazovat na extrémních stanovištích jen potvrzuje jeho nenáročnost. Jedná se o ryze světlomilnou dřevinu, která při silném zastínění velmi trpí. Velmi dobře se přizpůsobuje teplotním extrémům (Pagan, Randuška, 1987).

Využití

Dřevo modřínu je velmi kvalitní s výrazným jádrem a obsahem pryskyřice. Vyznačuje se významnou trvanlivostí jak ve venkovních podmínkách, tak jako dřevěné kuly v zemi či v rámci vodních staveb. Využití má též v nábytkářství, architektuře, a to jak v interiéru, tak i exteriéru. Jedná se o ceněné dřevo s největším využitím při výrobě rustikálního masivního nábytku či jako obklady nebo dlažba. V minulosti byl předně využíván krom výroby konstrukcí lodí a staveb, také k výrobě benátského terpentýnu (Slávik, 2021). Modřínová pryskyřice je velmi tekutá, vytéká také z jádra této dřeviny. Běžný lizinový způsob získávání pryskyřice zde není možný, jelikož epitelové buňky pryskyřičných kanálků u této dřeviny velmi brzy dřevnatí. Proto je pryskyřice u modřínu získávána pomocí dendrologických vývrtů (Roček, 2015).

3.6.5. Douglaska tisolistá (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco)

Jedná se o stálezelený jehličnatý strom, který je v současnosti rozšířen do celého světa (Musil, Hamerník, 2003). Původním areálem douglasky je pobřeží Pacifiku Severní Ameriky, kde v tomto původním areálu dosahuje mnohdy až 90 m výšky, a dokonce i více. Tloušťkové výčetní průměry jsou v extrémních případech až 5 m. Těchto extrémních dimenzí dosahuje zejména ve svém areálu s vyrovnaným oceánským klimatem. Douglaska vytváří rovný silný kmen s kuželovitou korunou (Slávik, 2021).

Kořenový systém je kulovitý s hlavním kořenem, který je obklopen také slabšími bočními kořeny. Douglaska je odolná vůči vývratům, bořivým větrům a také škůdcům (Chlepka, 1996). K objevení douglasky došlo v roce 1792 anglickým lékařem Archibaldem Menziesem, při

obeplouvání Ameriky s anglickou flotilou. První osivo douglasky do Evropy přivezl roku 1927 David Douglas (Slávik, 2021).

V Čechách byla douglaska zprvu pěstována až v období druhé poloviny 19. století. Douglaska je rychle rostoucí poměrně světlomilná dřevina s mírnou tolerancí bočního zástinu. Nejvíce prosperuje v oblastech mírného zimního období. V oblastech tuhých zim je často poškozována těžkým sněhem. Živná stanoviště s vlhkým prostředím jsou pro douglasku ideálním prostředím (Musil, Hamerník, 2003). Znečištěné prostředí douglaska nenese dobře, vyhovují jí osvětlené porosty s delší vegetační dobou. Ideální podmínky pro ni jsou ve výškách 300–800 m n. m. ve 3. a 4. lesním vegetačním stupni (Chlepka, 1996).

Produkční potenciál douglasky je velmi vysoký oproti domácím dřevinám (Podrázský et al., 2013a). Dřevní hmota je velmi kvalitní, netrpí příliš hnilobami. Vyžití je ve stavebnictví i v nábytkářství. Jedná se o jádrovou dřevinu s výraznou bělí. Hodnota dříví z douglasky je o 20 % vyšší než u smrku, nehledě na dobu návratnou při obnově porostu (Slávik, 2021).

3.6.6. Smrk sitka (*Picea sitchensis* Bong.)

V průběhu 19. a 20. století docházelo v evropském lesnictví k rozsáhlému zavádění rychle rostoucích dřevin (Poleno et al. 2007). Smrk sitka byl jedním z druhů vysazovaných v řadě experimentálních plantáží v Evropě, včetně území České republiky a Slovenska. V současnosti patří mezi nejvýznamnější nepůvodní jehličnaté dřeviny v Evropě pro produkci dřeva výše zmíněné douglasky tisolisté (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) a následně smrku sitka (Podrázský et al., 2013a, 2016; Nygaard, Øyen, 2017). Studie věnované smrku sitka, zvláště ve střední Evropě, jsou stále spíše výjimečné (Feliksik, Wilczynski, 2008; Podrázský, Prknová eds., 2019).

Jedná se o největšího zástupce rodu *Picea*. V ideálních podmínkách se dorůstá 60–80 m výšky, v extrémech až 90 m. Jeho výčetní tloušťky dosahují až 1–2 m. Kořenový systém je u všech smrků stejně plošný kruhovitý a někdy přesahuje dokonce i 20 m. V mládí vytváří širokou kuželovitou korunu (Musil, Hamerník, 2003). Přirozený rozsah smrku sitka v Evropě činí přibližně 0,8 milionu hektarů (Forest Europe, 2020). V České republice však podíl introdukovaných smrkových druhů, včetně smrku sitka, postupně klesá, což souvisí s přeměnou porostů náhradních dřevin (Slodičák et al., 2005). Pro smrk sitka je vhodnější oceánské klima s vysokými srážkami (1 000–3 000 mm) a mírnými zimami (teplotní minima nad −7 °C) ve výškách do 900 m n. m., zatímco smrk ztepilý preferuje chladné kontinentální klima s dostatkem půdní vody (Lines, 1987; Moore, 2011; Musil, Hamerník, 2007; Farjon, 2017).

Na Slovensku je zastoupení smrku sitka minimální, protože se vyskytuje hlavně v parcích a není zde téměř pěstován jako hospodářská dřevina. Podle údajů Národního lesnického centra Slovenska pokrývají introdukované smrkové druhy méně než 0,01% lesní plochy (MARD, 2021). Oproti tomu v Anglii patří smrk sitka k nejrozšířenějším jehličnanům, tvoří zde více než polovinu jehličnatých lesů a je zde nejvýznamnější komerční dřevinou (Ludley et al., 2009; Manso et al., 2022). Tento druh pochází ze západního pobřeží Severní Ameriky, kde se táhne podél severního Pacifiku od jižní Aljašky až po severní Kalifornii (Harris, 1990; Eckenwalder, 2009; Praciak et al., 2013). Do Evropy byl introdukován v 19. století a nyní se pěstuje ve více než šestnácti zemích světa (Peterken, 2001; Moore, 2011; Lee et al., 2013; Deal et al., 2014). V západní Evropě je hojně využíván, a to i přes značně odlišné klimatické a půdní podmínky (Bugała, 2000; Ogwu et al., 2012; Durrant et al., 2016). V těchto podmínkách často dosahuje vyšší produkce než smrk ztepilý (Rosvall et al., 2001; Bergh et al., 2005; Thompson, Harrington, 2005).

Sitka se dožívá až 800 let. Vyhovují mu vydatné srážkové úhrny a je velmi světlomilný. Je velmi citlivý na mraz (Chlepka, 1996).

První motorové letadlo bylo vyrobeno právě ze smrku sitka. Jednalo se o letadlo Wright Flyer. Dřevo je velmi pevné a lehké. Jedná se o rezonanční dříví, které se využívá při výrobě hudebních nástrojů (Slávik, 2021).

3.6.7. Smrk omorika (*Picea omorika* [Pančić] Purk.)

Dřevina původem z Balkánského poloostrova a hranic Bosny a Srbska. Jeho areálem jsou nadmořské výšky 300 až 1500 m. Omorika ustupuje kompetičně silnějším druhům jako je jedle, smrk ztepilý a buk. Vhodným stanovištěm pro něho je skeletové vápenité podloží s vysokou vlhkostí (Slávik, 2021). Je to velmi světlomilná dřevina s výraznými nároky na srážky a vzdušnou vlhkost. Maximální výška omoriky je do 30 m a 60 cm výčetní tloušťky. Koruna je výrazně štíhle kuželovitá. Přesleny jsou krátké a hluboce prohnuté (Musil, Hamerník, 2003).

Smrk omorika má využitelnost spíše jako okrasný druh nebo vánoční stromek. Je ale přesto velmi odolný vůči imisím a silným mrazům (Holubčík, 1968). Jeho limitujícím faktorem je malý růst a malé dimenze. Kůra tohoto druhu je tenká, hnědá a má tendenci se odlupovat v plátech. Letorosty jsou šedohnědé a pokryté hustými, jemnými chloupky. Smrk omorika je charakteristický velmi úzkou, kuželovitou korunou, která v průměru nepřesahuje 3,5 m. Běžně dorůstá výšky 18–30 m, výjimečně může dosáhnout až 50 m, a průměr kmene ve výčetní výšce (DBH) může být až 100 cm (Vidaković, 1993). Růst do výšky je poměrně rychlý – ve věku 10,

15, 20 a 30 let dosahuje strom výšek přibližně 3–4 m, 5–6 m, 7–8 m a kolem 12 m (Pokorný, 1981). Některé zdroje uvádějí, že ve věku 10 let dorůstá 1,5–2 m a ve 20 letech 8–10 m (Král, 2002). Nejintenzivnější růst nastává mezi 20. a 30. rokem. Ve srovnání se smrkem ztepilým vykazuje smrk omorika na kyselých stanovištích střední Evropy mírně vyšší růstovou dynamiku (Pilát, 1964). Stejný trend byl zaznamenán i na kyselých půdách v horských imisních oblastech České republiky (Vacek et al., 1994).

Na rozdíl od smrku ztepilého smrk omorika špatně snáší úplné zastínění, především v porostech s listnatými dřevinami na živných stanovištích. V těchto podmínkách dochází nejprve k zaostávání v tloušťkovém růstu, později i ve výškovém přírůstu. Celkově vyžaduje smrk omorika řidší zápoj než smrk ztepilý. V České republice byl největší zaznamenaný jedinec smrku omoriky v Masarykově lese Křtiny (Lesnická fakulta MENDELU) s DBH 49,3 cm a výškou 30 m ve věku 66 let (Král, 2002). Podle Vacka et al. (2021) dosahuje na rekultivované výsypce v Sokolovské pánvi (věk porostu 48 let) průměrné výšky 13,6 m a výčetní tloušťky 20,7 cm.

3.6.8. Borovice černá (*Pinus nigra* J.F.Arnold)

Borovice černá je jehličnatý strom pocházející ze středomořských oblastí, především z pohoří Pyrenejského poloostrova, Balkánu a Malé Asie. V přirozeném areálu se vyskytuje převážně v nadmořských výškách 600–2000 m, kde roste na kamenitých, mělkých a často vysýchavých půdách (Holubčík, 1968). Její schopnost přizpůsobit se nepříznivým stanovištním podmínkám je výjimečná, což ji předurčuje k využití na extrémních stanovištích, kde jiné dřeviny selhávají (Vacek et al., 2023b).

Jedná se o typickou světlomilnou dřevinu, která však oproti naší domácí borovici lesní vyžaduje ještě vyšší intenzitu osvětlení pro optimální růst. Z hlediska půdních nároků je velmi nenáročná a dobře snáší i chudé, suché či skeletovité půdy s nízkou zásobou živin (Musil, Hamerník, 2003). Rovněž její odolnost vůči suchu, větru a exhalacím z ní činí vhodný druh pro rekultivace a ochranné výsadby v průmyslově zatížených oblastech nebo na kamenitých svazích a výsypkách (Vacek et al., 2023b).

Dřevina dorůstá za ideálních podmínek výšky až 50 metrů a výčetní tloušťky i přes 2 metry, zejména v přirozeném areálu výskytu. Jehlice rostou ve svazečcích po dvou a jsou výrazně tužší a delší než u borovice lesní. Dřevo borovice černé má tmavší jádro, je pevné, dobře opracovatelné a ceněné zejména v tesařství, truhlářství či při výrobě železničních pražců a plotových prvků (Slávik, Bažant, 2016).

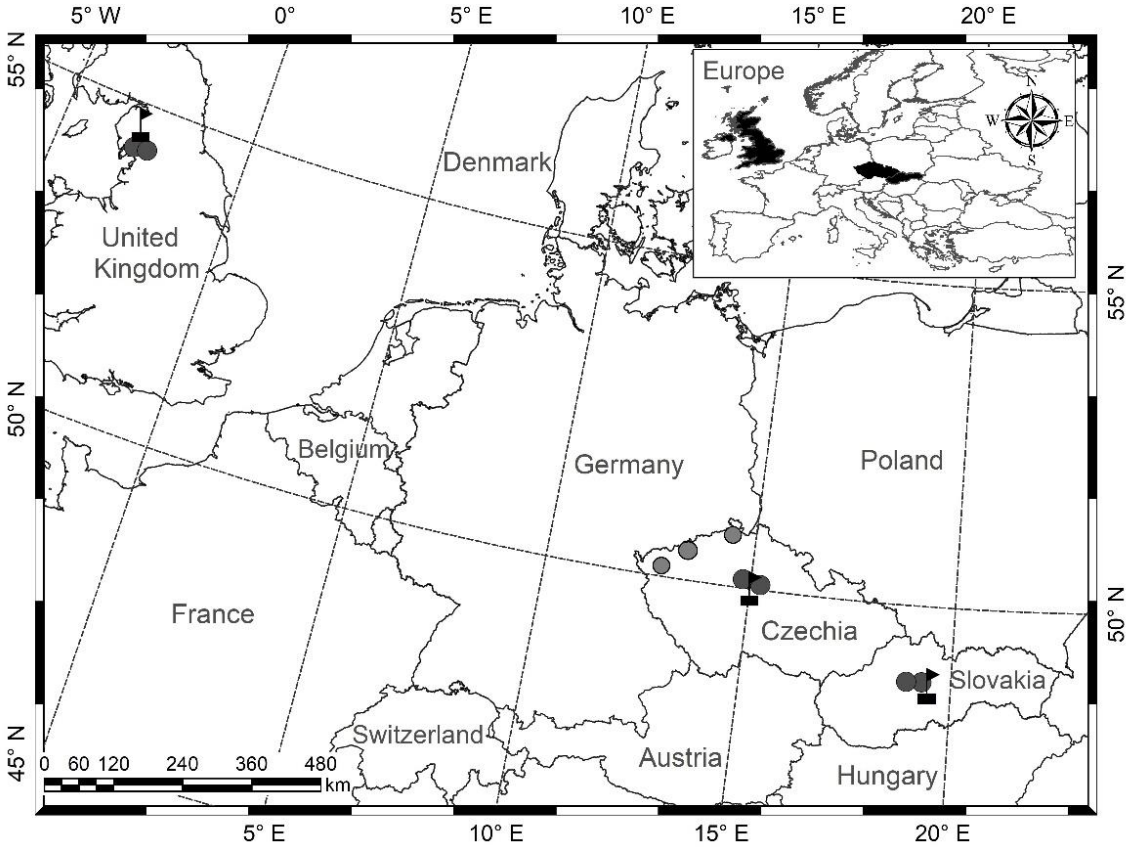
Z produkčního hlediska však borovice černá zaostává za borovicí lesní, především na stanovištích s vyšší bonitou, kde její růst není tak dynamický. Na druhou stranu vyniká vysokou odolností vůči mrazu, většině škůdců i houbovým chorobám (Vacek et al., 2023b). Často bývá využívána v městské zeleni, k zalesňování vysychajících nebo degradovaných lokalit, ale také pro výsadby vánočních stromků, kde nachází uplatnění díky svému pravidelnému tvaru a sytě zeleným jehlicím (Slávik, 2021).

Celkově lze borovici černou považovat za perspektivní dřevinu v podmínkách klimatické změny, zejména v oblastech, kde dochází k častým výpadkům borovice lesní nebo smrku ztepilého v důsledku sucha či půdní degradace. Její využití je však třeba zvažovat v kontextu konkrétních stanovištních podmínek a cílové druhové skladby lesních porostů (Vacek et al., 2023b).

4. Metodika

4.1. Charakteristika zájmového území

Zájmové území České vysočiny se primárně nachází v Krušných horách, Lužických horách a na Sokolovsku, dále pak ve středních Čechách v oblasti Klokočné a v majetku Lesy ČZU. Pro potřeby komplexního zhodnocení a širšího srovnání bylo toto území rozšířeno také o vybrané lokality v Anglii a na Slovensku. Takto rozšířený soubor umožňuje podrobnější analýzu ekologických, klimatických a lesnických aspektů v různých geografických a klimatických podmínkách. Na Obr. 11 je znázorněna síť zájmových území, která čítá 49 trvalých výzkumných ploch (TVP), a v Tab. 1 je uveden přehled základních stanovištních a porostních parametrů.



Obr. 11: Umístění trvalých výzkumných ploch včetně meteorologických stanic používaných pro dendrochronologické analýzy; mapa byla vytvořena v softwaru ArcGIS 10 (Esri).

Tab. 1: Základní charakteristika trvalých výzkumných ploch zájmového území.

Země	Reference	TVP	GPS	Nad. výška (m)	Expo.	Sklon (°)	Teplota (ºC)	Srážky (mm)	Lesní typ	Dřeviny	Věk
Česká republika	Brabec et al. (2023a)	1-2	50º00' N 14º51' E	330-340	NE	3	8,1	663	*Querceto-Fagetum acidophilum*	*Picea abies, P. sitchensis*	62
Česká republika	Brabec et al. (2023b)	3-8	48º59' N 14º43' E	430-480	S	0-9	7,5	600	*Querceto-Fagetum acidophilum, Querceto-Abietum variohumidum acidophilum*	*Picea abies, Pinus sylvestris*	87-117
Česká republika	Zeidler et al. (2024)	9-25	50º10' N 12º37' E	405-444	N, E	0-7	7,3	607	*Querceto-Fagetum acidophilum, Querceto-Fagetum lapidosum acidophilum*	*Picea abies, P. pungens, P. mariana, P. omorika*	50
Česká republika	Cukor et al. (2024)	26-35	50º50' N 14º23' E	450-600	N, E, S	2-18	8,1	770	*Abieto-Fagetum acidophilum, AbietoFagetum oligo-mesotrophicum*	*Picea abies*	7-26
Česká republika	Cukor et al. (2024)	36-45	50º35' N 13º21' E	750-850	N, E, W	3-14	6,6	760	*Piceeto-Fagetum acidophilum, Piceeto-Fagetum oligo-mesotrophicum*	*Picea abies*	7-26
Slovensko	Brabec et al. (2023a)	46-47	48º38' N 19º05' E	440	S	5	8,4	688	*Abieto-Fagetum acidophilum*	*Picea abies, P. sitchensis*	59
Anglie	Brabec et al. (2023a)	48-49	54°16'N 2°55'W	230	E	4	8,4	2061	*Quercetum acidophilum*	*Picea abies, P. sitchensis*	52

4.1.1. Krušné hory a Lužické hory

Na tomto zájmovém území probíhalo hodnocení škod zvěří loupáním a ohryzem mladých smrkových porostů ve věku 7–26 let. Zde se jedná o studii „*Cukor, J., Vacek, Z., Brabec, P., Večeřa, S., Ševčík, R., Vacek, S., Brynychová, K., Skoták, V., Havránek, F. (2024). Škody ohryzem a loupáním ve smrkových porostech: Potvrzení posunu do mladších porostů. Reports of Forestry Research/Zprávy Lesnického Výzkumu, 69(4).*“

Výzkum probíhal ve dvou samostatných lokalitách Sudetské soustavě, kdy bylo pravidlem že se jednalo vždy alespoň o dvě navazující honitby. První, širší hodnocená oblast se nacházela v Lužických horách, konkrétně v okolí České Kamenice (5 ploch; 50.8341625 N, 14.3844367 E) a obce Chřibská (5 ploch; 50.8274403 N, 14.5039131 E). Hodnocené porosty organizačně spadají pod LS Rumburk (LČR, s. p.). Nadmořská výška zkoumaných porostů se pohybovala v rozmezí 450–600 m. Průměrná roční teplota je zde 8,1 ºC a roční úhrn srážek dosahuje 770 mm (2000–2023).

Druhá studovaná oblast se nacházela v Krušných horách pod správou LS Klášterec nad Ohří (LČR, s. p.). Konkrétně se výzkumné plochy nacházely v okolí obce Kalek v nadmořské výšce

750–800 m (5 ploch; 50.5841400 N, 13.3640814 E) a dále v okolí Vejprt (5 ploch; 50.4538197 N, 13.0382681 E), kde byly trvalé výzkumné plochy umístěny až do nadmořské výšky přibližně 850 m. Průměrná roční teplota se zde pohybuje okolo 6,6 ºC, roční úhrn srážek je v průměru 760 mm (2000–2023).

V oblastech LS Rumburk i LS Klášterec nad Ohří se z druhů spárkaté zvěře vyskytuje především jelen evropský (*Cervus elaphus* L.), srnec obecný (*Capreolus capreolus* L.) a prase divoké (*Sus scrofa* L.). Další druhy jelenovitých jsou zde spíše výjimečné, muflon se zde nevyskytuje.

Z hlediska stanovištních poměrů převládal na všech lokalitách půdní typ kambizem. Z typologického z hlediska se jedná o soubor lesních typů 5K – kyselá jedlová bučina (*Abieto-Fagetum acidophilum*), 5S – svěží jedlová bučina (*Abieto Fagetum oligomezotrophikum),* 6K – kyselá smrková bučina (*Piceeto Fagetum acidophilum*) a 6S – svěží smrková bučina (*Piceeto-Fagetum Oligo-mezotrophikum;* Viewegh et al. 2003). Zkoumané porosty byly jednak založeny výsadbou, jednak pocházejí z přirozené obnovy.

4.1.2. Střední Čechy

V této oblasti se jedná o studii „*Brabec, P., Brichta, J., Vacek, Z., Vacek, S., Šimůnek, V., Hájek, V. (2023b). Potential of mixed Picea abies (L.) Karst. and Pinus sylvestris L. forests in lowland areas of Central Bohemia. Journal of Forest Science, 69(11), 470–484*“. Zájmové území je spravováno státním podnikem Lesy České republiky a náleží do lesního závodu Konopiště a lesního obvodu Říčany. Lesní blok má rozlohu 3,2 km² (GPS: 49°58'29"N, 14°43'05"E). Nadmořská výška se pohybuje od 430 do 480 m s charakteristicky plochým reliéfem ve 3. a 4. lesním vegetačním stupni (Remeš, Kozel 2006). Z typologického hlediska se jedná převážně o soubor lesních typů 3K – kyselá dubová bučina a 4P – kyselá jedlová doubrava (Viewegh et al. 2003). Dominujícími půdními typy jsou kambizemě, pseudogleje a luvizemě s dlouhodobě výraznou acidifikací (Podrázský et al., 2005; Podrázský, Remeš, 2007).

Průměrná teplota oblasti činí 7,5 °C, roční úhrn srážek dosahuje 600 mm (ve vegetační sezóně méně než 400 mm) a délka vegetačního období je přibližně 150 dní (Švec et al., 2015). Dle lesního hospodářského plánu je věk horní etáže zkoumaných porostů 87–117 let. Porosty jsou smíšené s dominancí smrku ztepilého a borovice lesní s příměsí jedle bělokoré a douglasky tisolisté. Lesnický management zde od roku 1993 hospodaří za pomoci podrostních způsobů hospodaření s aplikací výběrných principů. Důvodem změny byly časté polomy smrku a zlomy borovice při mokrém sněhu pod holosečným režimem. Poškozené porosty nebyly uměle

rekonstruovány, ale ponechány samovolnému vývoji, což umožnilo přirozenou obnovu s velkými rozdíly ve výšce a tloušťce stromů.

K této oblasti Středních Čech patří také další studie „*Brabec, P., Vacek, Z., Vacek, S., Štefančík, I., Cukor, J., Weatherall, A., Gallo, J., Slávik, M., Sitková, Z., Putalová, T. (2023a). Growth-climate responses of Picea sitchensis [Bong.] Carr. versus Picea abies [L.] Karst. in the British Isles and Central europe. Central European Forestry Journal, 69(3), 167-178*“. Studie analyzuje růstové dynamiky a klimatické vazby dvou klíčových jehličnanů – introdukovaného smrku sitka a domácího smrku ztepilého– nedaleko Kostelce nad Černými lesy.
Dle Köppenovy klimatické klasifikace (Köppen 1936) oblast zájmu spadá do regionů: Cfb – mírné oceánské klima. Převládajícím typem půdy je zde kambizem s porostním typem *Querceto-Fagetum acidophilum.* Průměrný roční úhrn srážek je 663 mm. Vegetační období zde čítá 158 dní. Tato TVP se nachází v severovýchodní expozici s průměrnou roční teplotou 8,1 °C. V této lokalitě se jednalo o TVP 1 (50º00’25”N 14º51’13”E v nadmořské výšce 330 m a zde se jednalo a zkoumanou dřevinu smrk ztepilý. Na této ploše se smrk ztepilý nacházel ve věku 62 let s porostní zásobou 425 m^3/ha. A dále TVP 2 (50º00’22”N 14º51’09”E) s nadmořskou výškou 340 m. Zkoumanou dřevinou zde byl smrk sitka ve věku 62 let s porostní zásobou 456 m^3/ha.

4.1.3. Sokolovsko

V této oblasti byl proveden výzkum na trvalé experimentální ploše výsypky Antonín sloužící k testování růstového a produkčního potenciálu nepůvodních i domácích druhů dřevin. Zde se jednalo o studii „*Zeidler, A., Borůvka, V., Brabec, P., Tomczak, K., Bedřich, J., Vacek, Z., Cukor, J., Vacek, S. (2024). The possibility of using non-native spruces for Norway Spruce wood replacement—A case study from the Czech Republic. Forests, 15(2), 255*“. Lesnické arboretum Antonín v severovýchodní části Česka (GPS: 50°10′20″ s. š., 12°37′45″ v. d.), charakterizované krajinou po těžbě uhlí, se rozkládá na ploše 165 ha s maximální nadmořskou výškou 444 m (Vacek et. al., 2018). Půdotvornými substráty určujícími počáteční fáze pedogeneze jsou cypřišové jíly a vulkanické detritické série, včetně porcelanitů (erdbrantů), které určují fyzikální vlastnosti půdy a základní faktory chemie půdy (Dimitrovský et al., 2010). V současné době dochází k diferenciaci půdního profilu, která odpovídá vývoji půd do kambizemě (Vacek et. al., 2021). Klimaticky spadá do Köppen-Geigerovy klimatické klasifikace „Cfb“ s teplými, suchými léty a studenými, suchými zimami (Peel, 2007). Průměrná

roční teplota je 7,3 °C s průměrným úhrnem srážek 607 mm v letech 1975 až 2021. Maximum srážek se vyskytuje v červenci (105 mm) a minimum v říjnu (55 mm). Vegetační období trvá 220–227 dní. Uhelný důl Antonín-Sokolov byl v provozu v letech 1881 až 1965 a bylo zde vytěženo 22,5 milionu tun uhlí a 10,8 milionu metrů krychlových skrývky. Lesnické rekultivace vedli v letech 1969 až 1974 k založení arboreta Antonín. Systematicky bylo vysazeno více než 220 druhů stromů a keřů (včetně více než 30 introdukovaných druhů; Vacek et. al., 2018).
Aby se omezily faktory ovlivňující růst stromů a kvalitu dřevní hmoty, byly všechny zde studované druhy smrků umístěny na stejném místě, se shodnými růstovými podmínkami z hlediska půdních parametrů a klimatických faktorů. Pro posouzení kvality dřeva byly použity následujíc čtyři druhy smrku: smrk ztepilý, smrk omorika, smrk černý a smrk pichlavý. Stáří porostů bylo přibližně 50 let.

4.1.4. Anglie

Předmětem studie smrku sitka a smrku ztepilého byly také porosty v oblasti Lake District na severozápadě Anglie, poblíž města Ambleside. Jedná se opět o studii „*Brabec, P., Vacek, Z., Vacek, S., Štefančík, I., Cukor, J., Weatherall, A., Gallo, J., Slávik, M., Sitková, Z., Putalová, T. (2023a). Growth-climate responses of Picea sitchensis [Bong.] Carr. versus Picea abies [L.] Karst. in the British Isles and Central europe. Central European Forestry Journal, 69(3), 167–178*“. Dle Köppenovy klimatické klasifikace (Köppen, 1936) oblast zájmu spadá do regionu Cfb – mírné oceánské klima. Převládajícím typem půdy je zde kambizem s typologií *Querceto acidophilum.* Průměrný roční úhrn srážek je 2061 mm. Vegetační období zde čítá 247 dní. Území je charakteristické východní expozici s průměrnou roční teplotou 8,4 °C. V této lokalitě se jednalo o TVP 48 (54°16’43”N 2°55’40”W) v nadmořské výšce 230 m. a zkoumanou dřevinu smrk ztepilý. Na této TVP se smrk ztepilý nacházel ve věku 62 let s porostní zásobou 527 m^3/ha. Druhá plocha byla TVP 49 (54°16’42”N 2°55’39”W) s nadmořskou výškou 230 m. Zkoumanou dřevinou zde byl smrk sitka ve věku 62 let s porostní zásobou 618 m^3/ha.

4.1.5. Slovensko

Předmětem poslední studie smrku sitka a smrku ztepilého byly v poslední řadě i porosty na Slovensku nedaleko města Zvolen (studie „*Brabec, P., Vacek, Z., Vacek, S., Štefančík, I., Cukor, J., Weatherall, A., Gallo, J., Slávik, M., Sitková, Z., Putalová, T. (2023a). Growth-climate responses of Picea sitchensis [Bong.] Carr. versus Picea abies [L.] Karst. in the British Isles and Central europe. Central European Forestry Journal, 69(3), 167–178*“). Zde převládá teplé

léto s vlhkým kontinentálním klimatem (Dfb), dle Köppenovy klimatické klasifikace (Köppen, 1936). Převládajícím typem půdy je zde kambizem s porostním typem *Abieto-Fagetum acidophilum.* Průměrný roční úhrn srážek je 688 mm. Vegetační období zde čítá 132 dní. Zájmové území se nachází na jižní expozici s průměrnou roční teplotou 8,4 °C a nadmořskou výškou 440 m. Porostní zásoba zde činila 506 m^3/ha u smrku sitka a 468 m^3/ha u smrku ztepilého. V této lokalitě se jednalo TVP 46 (48º38'11"N 19º05'01"E) a TVP 47 (48º38′1"N 19º05'02"E). V této zájmové oblasti se nacházely oba porosty ve stáří 59 let.

4.2. Sběr dat

4.2.1. Stromové patro

V případě studie směsí smrku a borovice probíhal sběr dat stromového patra na pěti obdélníkových plochách o rozměrech 25 × 50 m (1 250 m²) v roce 2022. TVP byly rozděleny do pěti variant podle druhového složení: (i) 92,5–100 % BO (BO 100 %), (ii) 75 ± 7,5 % BO a 25 ± 7,5 % SM (BO 75 %), (iii) 50 ± 7,5 % BO a 50 ± 7,5 % SM (BO 50 %), (iv) 25 ± 7,5 % BO a 75 ± 7,5 % SM (BO 25 %) a (v) 92,5–100 % SM (SM 100 %), viz Vacek et al. (2021b). U dalších studií byla zvolena velikost plochy dle stáří porostu a charakteru stanoviště od 10 × 15 m až po 40 × 40 m jako například (Zeidler et al., 2024) či také (Brabec et al., 2023b).

Za pomoci technologie FieldMap (IFER, Česká republika) byly zaznamenány přesné polohy jednotlivých stromů s výčetní tloušťkou DBH ≥ 7 cm a jejich korunovou projekci ve čtyřech směrech. Hraniční stromy, u nichž více než polovina DBH ležela uvnitř TVP, byly započítány. DBH byla měřena posuvným měřidlem Mantax Blue (Haglöf, Švédsko) s přesností 1 mm a výška jednotlivých stromů a nasazení živé koruny byla měřena laserovým výškoměrem Vertex (Haglöf, Švédsko) s přesností 0,1 m.

4.2.2. Dendrochronologie

Pro analýzu radiálního růstu byly vzorky odebrány ze smrku sitka a smrku ztepilého pomocí Presslerova nebozezu (Haglöf, Švédsko) ve výšce 1,3 m ve směru nahoru/dolů po svahu. Z každé TVP bylo náhodně (funkce RNG v Excelu) vybráno 25 vzorků z nadúrovňových a úrovňových vitálních stromů – dle Kraftovy klasifikace (Kraft, 1884). Podúrovňové a potlačené stromy byly kvůli snížené růstové reakci opomenuty (Remeš et al., 2015). Celkem bylo odebráno 150 dendrochronologických vzorků ze smrkových stromů (75 ks smrku sitka a 75 ks smrku ztepilého) a z toho bylo 148 vzorků analyzováno (Brabec et al., 2023a).

V případě článku o borovici v nížinných oblastech středních Čech LHC Říčany (GPS: 49°58'29"N, 14°43'05"E), byl postup pro odběr dendrochronologických vzorků a následnou analýzu obdobný. Z každého druhu stromu bylo náhodně (funkce RNG, MS Excelú odebráno 30 vzorků smrku ztepilého a 30 vzorků borovice lesní. Všechny tyto vybrané stromy pocházely pouze z horního stromového patra s registrační hodnotou DBH nad 30 cm (Brabec et al., 2023b). Roční přírůstky letokruhů byly v obou případech měřeny s přesností 0,01 mm pomocí binokulárního mikroskopu Olympus (Olympus, Japonsko) na měřicím stole LINTAB (Rinntech, Německo) a zaznamenány v softwaru TsapWin (verze Professional 4.82b2, 2022).

Měření z meteorologických stanic byla využita k odvození vlivu klimatických a stresových faktorů na radiální růst zájmových dřevin. V případě studie o smrku sitka a smrku ztepilém v Britských ostrovech byla dostupná data využita ze stanice Ambleside (100 m n. m.; WGS84 54°25'48 „N, 2°57'36 “W) pro TVP v Anglii, meteorologická stanice Sliač (320 m n. m.; WGS84 48°38'8 „N, 19°8'15 “E) pro TVP na Slovensku a stanice Ondřejov (485 m a. s.l.; WGS84 49°54'24 „N, 14°47'6 “E) pro TVP na Kostelecku. Celkem byly použity pro analýzy teploty a srážek v období 1971-2015. Vzdálenost mezi meteorologickými stanicemi a TVP byla v rozmezí 4–17 km (Brabec et al., 2023a). V případě studie o směsích s borovicí lesní byla klimatická data převzata opět z nejbližší stanice Českého hydrometeorologického ústavu (ČHMÚ), meteorologické stanice Ondřejov (49°54'36"N, 14°46'48"E) pro období 1962–2021 (Brabec et al., 2023b).

Vývoj teploty a srážek byl založen na údajích z teploty v jednotlivých měsících, průměrné roční teplotě, teplotě ve vegetačním období, ročním úhrnu srážky, celkový úhrn srážek ve vegetačním období, celkový měsíční úhrn srážek a extrémní klimatické události, jako jsou dlouhodobá sucha nebo historická teplotní maxima a výkyvy.

4.2.3. Přirozená obnova a škody zvěří

Na ověření míry loupání a ohryzu bylo realizováno celkem na 20 TVP o výměře 10 × 10 m (100 m²) v období srpen až září 2023. Mezi zjišťované charakteristiky patřil obvod kmene ve výčetní výšce (přepočteno na výčetní tloušťku), který byl měřen obvodovým pásmem s přesností na 1 mm u všech jedinců o výšce nad 1,3 m. Výšky jednotlivých stromů byly měřeny desetimetrovou výškoměrnou latí (Haglöf, Švédsko) s přesností na 1 cm. Škody způsobené zvěří (ohryz a loupání) byly hodnoceny metodikou (ÚHÚL, 2007; Černý et al., 2009), která je používána Ústavem pro výzkum lesních ekosystémů, s. r. o. (IFER) se zohledněním místních podmínek. Loupání a ohryz způsobený zvěří byl měřen obvodovým pásmem v nejširším místě

působené rány s přesností na 1 mm. V případě více takto způsobených ran (umístěných nad sebou) byl zaznamenán součet v nejširších místech poškození. Dále byla měřena délka poškození, umístění rány na kmeni od země a dále bylo rozlišováno, zda se jedná o nové (do 12 měsíců) či staré poškození (Obr. 12). Hodnocení poškození proběhlo v měsíci srpnu 2023. S ohledem na zaznamenávání staršího poškození nebyl rozlišen ohryz vůči loupání z důvodu částečného zacelení starších ran.

Obr. 12: Starší poškození mladého jedince smrku ztepilého (vlevo), které může v případě většího rozsahu způsobil odumření terminální části kmene a nově vzniklé poškození stromu loupáním (vpravo) – (foto: Jan Cukor).

Při hodnocení škod způsobených okusem byli jednotliví jedinci přirozené obnovy měřeni a posuzováni podle následujících parametrů: výška (s přesností na 1 cm), druh dřeviny, pěstební kvalita a typ a stav okusu. Pěstební kvalita byla hodnocena pouze u jedinců s výškou přesahující 100 cm, a to na základě stanovených kritérií. Typ okusu byl klasifikován do čtyř kategorií: bez poškození, boční okus, terminální okus a kombinovaný okus. Stav okusu pak rozlišoval poškození nové, staré nebo opakované.

4.2.4. Odběr vzorků a stanovení vlastností dřeva

Z hlediska managementu jehličnatých porostů a adaptace na klimatickou změnu je z ekologického a ekonomického hlediska také důležitá kvalita dřevní hmoty. Na TVP byly od každého druhu pokáceny čtyři vzorky stromů a z bazální části kmene byly odebrány 2 m dlouhé

výřezy pro přípravu testovacích vzorků (vzorky byly získány z výšky kmene 0,2 až 2,2 m nad zemí). Pro získání vzorků pro jednotlivé testy byl použit postup aplikovaný v práci Zeidler et al. (2022), zejména pro vyhodnocení rozložení vlastností kolem poloměru kmene. Pro testování základních fyzikálních a mechanických vlastností byly připraveny vzorky o rozměrech 20 × 20 × 300 mm (tangenciální × radiální × axiální). Celkem bylo testováno 290 vzorků s ohledem na vybrané vlastnosti kvality dřeva.

Zkušební vzorky byly po určitou dobu vystaveny teplotě vzduchu 20 ± 2 °C a relativní vlhkosti 65 ± 5 % v klimatizovaném prostředí za účelem dosažení standardizované rovnovážné vlhkosti (ČSN 49 0103, 1979*)*. Po dosažení rovnovážné vlhkosti byly provedeny testy jednotlivých fyzikálních a mechanických vlastností.

U fyzikálních vlastností byla testována hustota dřeva při 12 % vlhkosti (ČSN 49 0108, 1993). Mechanické vlastnosti byly reprezentovány modulem (ČSN 49 0115,1979) a modulem pružnosti (ČSN 49 0116, 1982). Pro testování modulu pevnosti (MOR) i modulu pružnosti (MOE) byl použit univerzální zkušební stroj TIRAtest 2850 (Tira GmbH, Schalkau, Německo).

4.3. Analýza dat

4.3.1. Dendrochronologické analýzy

Série přírůstků letokruhů smrku sitka, smrku ztepilého a borovice lesní byly jednotlivě křížově datovány za účelem odstranění chyb způsobených chybějícími letokruhy pomocí statistických testů v aplikaci PAST (Knibbe, 2007). Tyto série byly následně podrobeny vizuální kontrole podle Yamaguchiho (1991). Pokud byl odhalen chybějící letokruh, byl na jeho místo vložen letokruh o šířce 0,01 mm. Jednotlivé křivky z výzkumných ploch byly detrendovány a v programu ARSTAN (Tree Ring Laboratory, USA) a byla vytvořena průměrná série letokruhů. Pro odstranění věkového trendu byl použit negativní exponenciální spline a následně spline s parametrem 0,67 n (Grissino-Mayer et al., 1992).

Autokorelace prvního řádu (AR1) byla vypočtena v balíčku dplR v softwaru R (Bunn, 2008; R Core Team, 2019). Autokorelace prvního řádu hodnotí vztah s předchozím růstem stromu, respektive spojitost mezi radiálním přírůstkem ve dvou po sobě jdoucích letech jako míru fyziologické schopnosti stromu tlumit vlivy (Fritts, 1976). Analýza negativních let (NPYs) byla provedena podle Schweingrubera (1996) a Desplanque et al. (1999). Pro každý strom byl identifikován pointer rok jako extrémně úzký letokruh, který nedosáhl 40 % průměrného přírůstku z předchozích čtyř let. Výskyt negativního roku byl potvrzen, pokud došlo k

výraznému snížení přírůstku alespoň u 20 % stromů na ploše. Pro vyjádření vztahu mezi klimatickými charakteristikami (průměrné měsíční teploty vzduchu a úhrn srážek v jednotlivých měsících a letech) a radiálním růstem byl použit software DendroClim (Biondi, Waikul, 2004).

4.3.2. Struktura a diverzita porostů

Základní struktura, diverzita a produkční charakteristiky stromového patra byly vypočteny pomocí softwaru SIBYLA Triquetra (verze 10.0 alpha, 2015), který pracuje s prostorově explicitními daty na úrovni jednotlivých stromů získanými z vlastních měření. Jako vstupní data byly použity všechny shromážděné dendrometrické parametry jednotlivých stromů, tedy druh stromu, souřadnice, výška, výčetní tloušťka (DBH), šířka koruny, nasazení zelené koruny a věk (Fabrika, Ďurský 2005).

Šířka koruny byla odvozena z naměřené plochy projekce koruny. Pro výpočet charakteristik horizontálního uspořádání stromů na trvalých výzkumných plochách byl použit program PointPro (verze 2.2, 2010; Zahradník, Puš, ČZU) s využitím indexu agregace podle Clarka a Evanse (1954). Objem stromů byl stanoven podle objemových rovnic publikovaných Petrášem a Pajtíkem (1991). Z naměřených ukazatelů hustoty porostu byl následně vypočten stupeň zápoje koruny (Crookston, Stage ,1999) a relativní index hustoty porostu (SDI; Reineke 1933). Relativní SDI byl stanoven jako poměr aktuální hodnoty indexu hustoty porostu k jeho maximální hodnotě. Index hustoty porostu představuje teoretický počet stromů na hektar při průměrném kvadratickém průměru složky porostu rovném 25 cm (Reineke, 1933) a jeho maximální hodnota byla odvozena z modelu růstových tabulek (Halaj, 1987).

Pro průměrnou výčetní tloušťku a průměrnou výšku byly vypočteny směrodatné odchylky. Biomasa stromů byla odvozena podle Petráše et al. (1985), Petráše a Pajtíka (1991) a Ledermanna a Neumanna (2005), přičemž biomasa kořenů byla vypočtena pomocí modelu Drexhage a Colina (2001). Obsah prvků ve stromech byl stanoven podle výzkumu Bublinec (1994) s jednotkovým obsahem prvků 10 $mg \cdot kg^{-1}$ sušiny.

Strukturní diverzita porostu byla hodnocena na základě horizontální struktury podle Clarka a Evanse (1954), vertikální struktury pomocí Arten-profile indexu (Pretzsch 2006) a indexu vertikální diverzity (Jaehne, Dohrenbusch 1997), strukturální diferenciace porostu tlouštkové a výškové (Füldner 1995) a korunové diferenciace (Jaehne, Dohrenbusch 1997).

Celkový index diverzity porostu byl stanoven v návaznosti na komplexní biodiverzitu podle Jaehne a Dohrenbusche (1997) a zahrnoval diverzitu druhů stromů, vertikální struktury, prostorového rozložení a diferenciace korun. Vstupními proměnnými byly počet druhů stromů, maximální a minimální podíl druhů, maximální a minimální výška stromů, maximální a minimální vzdálenost mezi stromy, minimální výška nasazení koruny a minimální i maximální průměr koruny. Podrobné informace o výpočtu použitých indexů lze nalézt v práci Vorčák et al. (2006) a Vacek et al. (2020) a jejich interpretace je v Tab. 2.

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	Index druhového profilu	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
Strukturální diferenciace	Tloušťková diferenciace	TMd (Fi)	Füldner (1995)	rozsah 0–1; nízká TM < 0,3, velmi vysoká diferenciace TM > 0,7
	Výšková diferenciace	TMh (Fi)		
	Korunová diferenciace	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	Celková porostní diverzita	B (J&Di)	Jaehne a Dohrenbusch (1997)	monotónní struktura B < 4; nerovnoměrná struktura B = 6–8; velmi diverzifikovaná struktura B > 9

4.3.3. Statistické analýzy

Statistické analýzy byly provedeny pomocí softwaru STATISTICA (TIBCO, Palo Alto, CA, USA). Byly vyhodnoceny rozdíly mezi dřevinami z hlediska růstu, kvality dřevní hmoty či v kontextu škod zvěří. Data byla nejprve testována pomocí Shapiro-Wilkova testu normality a poté Bartlettova variačního testu. Pokud byly splněny oba požadavky, byly rozdíly mezi zkoumanými parametry testovány pomocí analýzy rozptylu (ANOVA) a následně Tukeyho HSD testu. Tento Tukeyho vícerozsahový test byl použit k odhalení rozdílů mezi jednotlivými druhy a posouzení rozložení vlastností po poloměru. Pokud nebyla splněna normalita a rozptyl, byly zkoumané charakteristiky testovány neparametrickým Kruskal-Wallis testem.

Vícenásobná srovnání Kruskal-Wallis testu byla provedena pomocí metody, kterou popsali Siegel, Castelll Jr. (1988). Signifikantně odlišné varianty jsou označeny odlišnými znaky (byla použita hladina významnosti $\alpha = 0{,}05$).

Vztahy mezi testovanými vlastnostmi byly také vyhodnoceny pomocí lineárního regresního modelu. Tloušťkové histogramy byly vytvořeny v programu Excel (Microsoft). V případě statistické analýzy dat u škod zvěří byly základní parametry poškození ohryzem a loupáním v mladých smrkových porostech hodnoceny vždy sumárně pro každou zájmovou lokalitu a jednotlivé pro TVP. Variabilita dat byla znázorněna směrodatnou odchylkou (SD).

5. Výsledky – přehled tematických okruhů a publikovaných prací

Disertační práce je koncipována do tří tematických okruhů a v rámci nich se skládá ze šesti vědeckých studii publikovaných ve čtyřech významných evropských časopisech s IF. Tyto studie byly publikovány v časopisech Forests, Central European Forestry Journal, Journal of Forest Science a Zprávy lesnického výzkumu. Autor disertační práce je 3krát uveden jako první autor v autorském kolektivu zmíněných publikačních studii. Také v dalších třech případech se autor disertační práce nachází na třetím místě autorského kolektivu. Předmětem tří tematických okruhů jsou studie, které spolu úzce souvisí a v několika případech na sebe tematicky navazují a tvoří tak komplexní celek. První tematický okruh je věnován jedli bělokoré v měnícím se klimatu, jejím ekologickým souvislostem a hospodářskému významu. Druhý tematický okruh se věnuje škodám zvěří od okusu přes ohryz a loupání na mladých jehličnatých porostech až po vliv klimatické změny. Třetí tematický okruh je zabývá adaptačními opatřeními v lesních porostech s využitím porostních směsí a introdukovaných dřevin, a to především jako náhrada za ustupující smrk ztepilý.

Získané poznatky z publikovaných studii byly nejen porovnávány se zahraničními obdobnými podmínkami jako jsou v České republice, ale do zahraničí byl rozšířen i vlastní výzkum prezentovaný v této práci. Publikace, ze kterých je tato disertační práce složena se tematicky prolínají a jsou důležité z hlediska managementu a adaptace lesních ekosystémů na klimatickou změnu s použitím nástrojů přírodě blízkých způsobů hospodaření a podpory biodiverzity. Právě z těchto důvodů je disertační práce složena ze šesti publikací rozčleněných do tří tematických okruhů.

Níže je uveden přehled tří tematických okruhů a v rámci nich šesti publikovaných prací:

1. **Jedle bělokorá v měnícím se klimatu: ekologické souvislosti a hospodářský význam**

   Bledý, M., Vacek, S., **Brabec, P.,** Vacek, Z., Cukor, J., Černý, J., Ševčík, R., Brynychová, K. (2024). Silver fir (*Abies alba* Mill.): review of ecological insights, Forest Management Strategies, and Climate Change's impact on European forests. Forests, 15(6), 998.

2. **Dopady zvěře na lesní ekosystémy a jejich management**

   Cukor, J., Vacek, Z., **Brabec, P.,** Večeřa, S., Ševčík, R., Vacek, S., Brynychová, K., Skoták, V., Havránek, F. (2024). Škody ohryzem a loupáním ve smrkových porostech: Potvrzení posunu do mladších porostů. Reports of Forestry Research/Zprávy Lesnického Výzkumu, 69(4).

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.

3. **Adaptace lesů na klimatickou změnu: smíšené porosty a introdukované dřeviny**

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

Brabec, P., Vacek, Z., Vacek, S., Štefančík, I., Cukor, J., Weatherall, A., Gallo, J., Slávik, M., Sitková, Z., Putalová, T. (2023). Growth-climate responses of *Picea sitchensis* [Bong.] Carr. versus *Picea abies* [L.] Karst. in the British Isles and Central europe. Central European Forestry Journal, 69(3), 167-178.

Zeidler, A., Borůvka, V., **Brabec, P**., Tomczak, K., Bedřich, J., Vacek, Z., Cukor, J., Vacek, S. (2024). The possibility of using non-native spruces for Norway Spruce wood replacement—A case study from the Czech Republic. Forests, 15(2), 255.

5.1. Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.): Ekologické poznatky, strategie lesního hospodaření a dopady změny klimatu na evropské lesy

Bledý, M., Vacek, S., Brabec, P., Vacek, Z., Cukor, J., Černý, J., Ševčík, R., Brynychová, K. (2024). Silver fir (*Abies alba* Mill.): review of ecological insights, Forest Management Strategies, and Climate Change's impact on European forests. Forests, 15(6): 998.

Abstrakt

Jedle bělokorá, kdysi dominantní jehličnan středoevropských lesů, prošla ve 20. století výrazným útlumem kvůli průmyslovému znečištění, holosečnému hospodaření a okusu zvěří. Její podíl v českých lesích klesl z historických 30 % na současných 1,2 %. V posledních dekádách se však její populace částečně obnovuje díky snížení emisí SO_2 a adaptivním lesnickým praktikám. Jedle hraje klíčovou roli v udržování biodiverzity a stability lesních ekosystémů, zejména na vlhkých stanovištích a v horských oblastech, kde tvoří smíšené porosty s bukem a smrkem. Jedle preferuje hluboké, vlhké půdy s ročními srážkami nad 1000 mm a mírným klimatem. Je extrémně stínomilná – semenáčky přežívají i při 1–5 % světla, ale pro růst potřebují postupné prosvětlování.

V minulosti její ústup zhoršila synergická kombinace kyselých dešťů, napadení korovnicí jedlovou (*Dreyfusia normannianae*) a nadměrného okusu spárkatou zvěří, který poškozuje až 88 % mladých jedinců. Například v Karpatech klesl podíl jedle v přirozené obnově z 60 % (1935) na 20 % (1980). Jedlové porosty v současnosti dosahují zásoby porostu 237–657 m³/ha. Klíčové strategie pro jedlovou přirozenou obnovu zahrnují zejména redukci současných stavů zvěře. Kombinace směsi jedle, buku a smrku zvyšuje odolnost vůči případným disturbancím.

Časté nárůsty vysokých teplot a srážkových deficitů oslabují obranyschopnost stromů. Též zvyšují náchylnost k napadení hmyzími škůdci např. (*Pityokteines* spp.) a urychlují šíření hnilob. V jižních částech areálu (Středomoří) jedli vytlačuje aridizace. Okus krajních a terminálních pupenů, loupání kůry redukuje zajištění a výskyt přirozené jedlové obnovy. Nejvyšší míra poškození (>75 %) je u jedle a javoru klenu, zatímco smrk je náchylnější ke škodám loupání. Některé porosty jsou napadeny parazity jako jmelí bílé (*Viscum album*), které oslabuje stromy mechanicky i chemicky, zejména v nižších polohách. Oteplování umožňuje expanzi jedle do vyšších nadmořských výšek (nad 900 m), ale v nížinách ji nahrazují buk a dub. Modelové scénáře předpovídají do roku 2050 pokles vhodných stanovišť v jižní Evropě o 30 %, zatímco v Karpatech vzrostl radiální přírůst jedlí o 150–300 % po snížení emisí. Migrační

rychlost jedle (115–385 m/rok) je však pomalejší než posun klimatických zón, což vyžaduje aktivní lesnický management.

Přestože je jedle citlivá na sucho, její schopnost prosperovat ve smíšených porostech a pozitivní vliv na půdu z ní činí klíčový druh pro klimaticky odolné lesy. Systematická podpora přirozené obnovy a adaptivní legislativa jsou nezbytné pro zachování této významné dřeviny v evropské krajině.

Klíčová slova: Lesnický management, ekologie, jedle bělokorá, změna klimatu, biodiverzita, choroby, postupy obnovy

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

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.

Review

Silver Fir (*Abies alba* Mill.): Review of Ecological Insights, Forest Management Strategies, and Climate Change Impact on European Forests

Michal Bledý [1], Stanislav Vacek [1], Pavel Brabec [1], Zdeněk Vacek [1], Jan Cukor [1,2], Jakub Černý [2,*], Richard Ševčík [2] and Kateřina Brynychová [2]

[1] Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 00 Prague 6-Suchdol, Czech Republic
[2] Forestry and Game Management Research Institute, Strnady 136, 252 02 Jíloviště, Czech Republic
* Correspondence: cerny@vulhmop.cz; Tel.: +420-736-124-662

Abstract: The silver fir (*Abies alba* Mill.) is among the most valuable conifers in Europe for ecological and economic reasons. In the course of history, primarily in the 20th century, its share in stands has been declining due to ill-suited management practices, especially clear-cut management, air pollution, and wildlife-induced damage. Based on recent knowledge of fir ecology and population dynamics, small-scale shelterwood and selection management have been introduced in fir stands, which have also stabilized them. Fir is an essential species for maintaining high stability and biodiversity, especially on planosols and in waterlogged habitats. Due to its shade tolerance and environmental flexibility, particularly at higher altitudes, it can coexist very well with many tree species in mixtures, which can increase the productive potential of stands. It can form stands of heterogeneous structure, ranging from single to multi-layer to selection. For its successful natural regeneration, it is essential to reduce cloven-hoofed game and thus prevent bud browsing damage. On the other hand, fir is a species relatively resistant to bark stripping and the spread of secondary rot compared to Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). During global climate change, fir is expected to shift to higher elevations with sufficient precipitation, while in the southern part of its natural range or at lower elevations, outside water-influenced habitats, it is likely to decline. This paper essentially reviews the description and distribution of the species, its ecological requirements, threats and diseases, habitat and stand conditions, and close-to-nature forest management practices with emphasis on ongoing climate change.

Keywords: forest management; silver fir ecology; climate change impact; biodiversity; threats and diseases; regeneration practices

1. Introduction

From the ecological and economic perspectives, silver fir is one of the most significant coniferous tree species in Europe [1–6] as well as in Czechia [7–10]. Originally, fir was the most abundant coniferous tree species in Czechia; its share in the natural species composition is reported to be 19.8% [11]. In contrast to other major tree species, fir never formed unmixed stands, i.e., pure fir stands, on zonal sites [12,13]. According to Málka [14], significant changes are evident in the representation of fir throughout history—year 1200: 20%, 1600: 30%, 1800: 23%, and 1900: 10%. The increase in fir representation, up to 30%, was likely supported by more widespread grazing under deciduous trees and raking of their litter, thus improving the conditions for the germination of fir seeds [13,15–17]. In 1950, the proportion of fir in Czechia was approximately 3%, in 1970, 2.1%, and in 1998, it had declined to 0.9%. Currently, fir grows on 32,272 ha, i.e., 1.2% of the forest area of Czechia [11] and its share in forest regeneration is gradually increasing [approximately 1500 ha annually; 11]. A similar trend is also visible in other European countries.

Fir is a climax species [18] that cannot thrive at lower elevations and in warm regions (especially in the Mediterranean), as it is limited by lower precipitation [19], but it can be compensated by higher soil water content and sufficient air humidity [20]. However, fir does not grow on permanently

© 2024 by the author(s). Distributed under a Creative Commons CC BY license.

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

waterlogged sites [21]. In Northern Europe and in mountainous areas, silver fir is limited by low temperatures and late frosts that extend into the early part of the growing season [22,23].

Being an indicator of various types of air pollution [24], the distribution of fir was strongly affected by the air pollution calamity in the second half of the 20th century [8,25–27]. Synergism of air pollution with the occurrence of silver fir woolly aphid (*Dreyfusia normannianae*), balsam woolly aphid (*Dreyfusia piceae*), and poor management practices have also been reported [4,5,9,28]. A decrease in silver fir abundance is also hastened by game-induced damage through bud browsing, bark stripping, browsing, and fraying [8,29–34].

Current fir dieback is mainly attributed to climate change [5,9,27,35,36]. In particular, warm summers and recurrent drought have a significant negative impact on the health of silver fir [2,20,36–38].

This literature review of 341 studies aims to assess the role, opportunities, and risks of silver fir in European forestry. The secondary objectives focus on a detailed review of (i) species description and distribution, (ii) ecological requirements, (iii) threats and diseases, (iv) habitat and stand conditions, (v) seed production and nursery management, and (vi) close-to-nature forest management with an emphasis on the ongoing climate change.

2. Description and Distribution

The silver fir is characterized by a solid, cylindrical trunk and a conical to cylindrical, very regular crown (Figure 1). In old trees, the lateral branches overgrow the terminal and form a flattened "stork's nest" at the top of the crown. Fir grows 30–60 m tall and 1–2 m in trunk diameter. The root system is formed by a tap or even heart-shaped root with deep-reaching lateral roots, which provide stability. The bark contains resin canals, is smooth, whitish-grey, becoming longitudinally fissured, and darker grey. The wood is yellowish-white, with sharply defined annual rings, without resin canals. The annual shoots are smooth and brown with distinct dark hairs. The buds are ovate, brown, and without resin. The needles grow in two rows, covering the shoot on fruiting branches. They are 18–30 mm long, about 2 mm wide, flat, dark green above, glossy with two pale bands of stomata below, usually slightly notched at the tip, and rounded to pointed on fruiting branches. Male strobili are 2 cm long and 0.6 cm wide, greenish-yellow, primarily on the margins of the mid to lower part of the crown, at the base of the previous season's branch twigs. Female strobili are 2.5–4.5 cm long and 1–1.5 cm wide, greenish-yellow to red, borne on uppermost branches on the previous season's branch twigs. Fir cones are 10–18 × 3–5 cm, erect. Initially, the cones are greenish to bluish in color, brown when ripe, each scale with an exserted bract, usually turned down and pressed to the scales. The seed is 7–10 mm long, triangular, glossy brown, and the wing is broad and asymmetrical. Flowering in April–May, the cones ripen during September in the first year. Fir has a lifespan of 300–600 years [3,18,39–42].

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

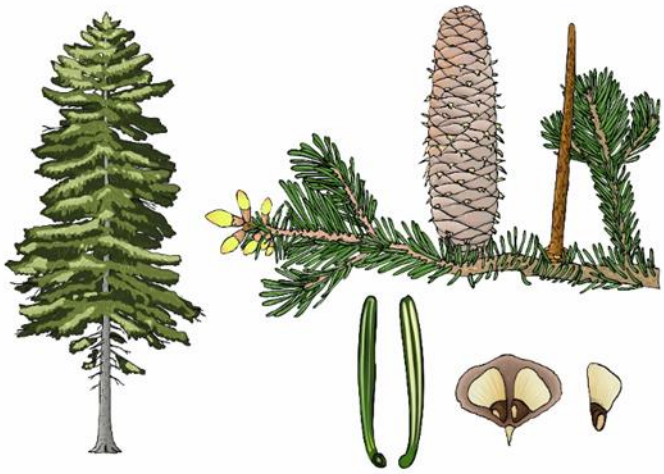


Figure 1. Tree habitus, branch with cones, needle, and scales with the seed of silver fir (*Abies alba* Mill.).

Silver fir grows primarily in Central and Southern Europe. Its distribution range is relatively small, divided into larger and smaller areas, but its potential range is significantly larger (Figure 2). In the south, it grows from the Pyrenees through Corsica, Southern Italy, and Macedonia to Bulgaria and Greece. Its southernmost limit is in the Southern Apennine Peninsula in Calabria, while the westernmost range closes up in the Eastern Pyrenees, where it also forms the upper boundary of the forest. Further west, there is a small isolated area in the Normandy hills of northwest France and another in central France. A more continuous distribution begins in the western foothills of the Alps in eastern France and the Jura, Vosges, and German Black Forest. The northern boundary of the fir goes through the Weser Uplands in northwestern Germany, the Thuringian Forest, the foothills of the Ore Mountains (Krušné hory), and the Giant Mountains (Krkonoše), on through the Malopolska and Lublin Uplands in Poland. It reaches its northern limit near Warsaw and in the Białowieża Forest. The eastern boundary continues into the Eastern and Southern Carpathians. Inside the Alpine system and in the Tatra Mountains, it grows sparsely. However, silver fir also occurs in the lowlands, for example in France, Poland, and Ukraine [2,3,18,25,40,42–44]. It is the leading co-dominant tree, primarily in the forest altitudinal zones 4–6 400–1200 m a.s.l.; [45]. In these typical fir habitats, it forms mixed forests together with European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.), characterized by a complicated internal structure, the so-called Hercynian mixtures [46–48]. Montane forests, composed of these three tree species, cover a total area of more than 10 million hectares in Europe [49].

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

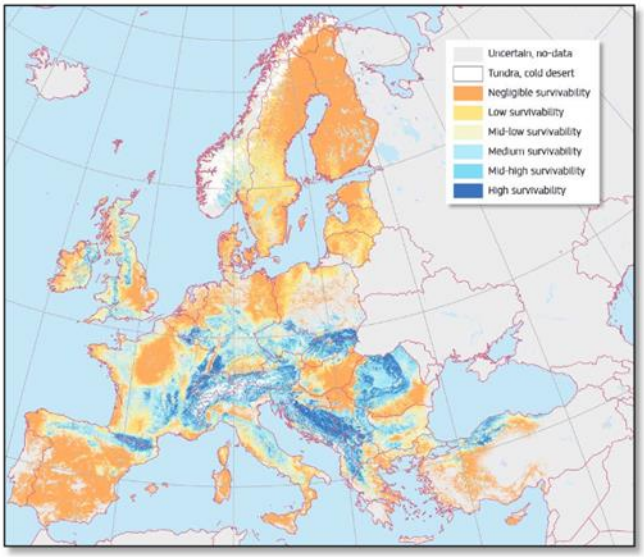


Figure 2. Map showing the maximum habitat suitability for silver fir (*Abies alba* Mill.) in Europe [3].

3. Ecological Requirements and Production

Abies alba prefers a predominantly oceanic temperate cool and humid climate with mild winters, ideally like the continental climate in Poland. It grows from 135 to 2900 m above sea level [39]. Fir-beech forests in the central part of its distribution range are considered the optimal habitats for silver fir, i.e., to the south from Czechia, at altitudes of about 800–1200 m a.s.l., with precipitation of 1000 mm or more [40,50]. At lower altitudes, silver fir occurs in cooler and wetter basins and also on alluvial plains at the northern boundary of its range [51]. Severe and dry winters and dry, hot summers are unsuitable for fir. It is sensitive to late frosts [18,40,42,52].

The silver fir is a tree species that could benefit from the anticipated climate change, especially in terms of dispersal to higher altitudes with sufficient precipitation, except in areas with severe winters [25,47,53]. However, it has considerable moisture requirements and is one of the species with the highest air humidity requirements. The minimum precipitation varies between 500–1000 mm, the optimum is 1000–2500 mm, and the need for precipitation increases from north to south. An exception is the relatively xerophilous relict intra-alpine ecotype in the canton of Wallis (southwestern Switzerland), in an area with low annual precipitation of 400–550 mm, of which only about 270 mm comes during the summer [15,16].

The fir is known for its ability to tolerate shade for several decades [54]. Fir undergrowth can grow in heavy shade for as long as 120 years, with a height of only 1–2 m. Its light requirements are influenced by a complex of other climatic factors (heat, precipitation, soil moisture, humidity, and airflow) and soil factors. The more favorable the habitat conditions, the lower the light requirements of the fir. In contrast, at cooler, higher elevations or on drier and mineral-poor soils, even at the lower limit of its range, the light requirements of fir trees are significantly higher [15,16]. Fir grows primarily on deeper, moderately fertile to rich, moist to waterlogged soils. However, it can adapt and grow on stony or peaty soils. In some areas, its optimal habitat is limestone (Western Alps, Jura). There is no equivalent substitute for this tree species on heavier loess soils, especially on planosols at mid and higher altitudes [16,50]. In mixed forest stands, the addition of fir needles stimulates the formation of desirable forms of humus and, with regard to the penetration of root systems into deeper soil layers, especially compared to spruce, fir positively influences soil properties and stand stability [55]. In

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

mixtures, silver fir also positively contributes to creating and maintaining a desirable stand environment, especially considering that it can thrive as a component of the lower layer for a long time. It helps balance extremes in temperature, humidity, and airflow limitation [53].

Silver fir is a high biomass producing tree species, which is documented by data from numerous growth charts and field measurements. For example, at a mean height of the main stand of 30 m, the roundwood volume reaches 580 m^3 [56]. According to the overview in Table 1, the average volume of mature fir stands ranges from 237–657 m^3 ha^{-1} and the stand basal area from 20.6–70.0 m^2 ha^{-1}. However, timber processors are not yet able to adequately exploit the high-quality and standard production of fir timber compared to spruce, and therefore, the produced mass is not sufficiently cost efficient. An interesting feature of the change in the timber market during the years of the bark beetle calamity in Czechia (2016–2020) is the fact that the price of fir timber in roundwood assortments has increased significantly and is currently at the same level as that of spruce [57].

Table 1. Overview of selected available publications related to silver fir (*Abies alba* Mill.) production parameters in Europe.

Study	Country	Altitude [m a.s.l.]	Age [y]	DBH [cm]	Height [m]	Basal area [m^2 ha^{-1}]	Volume [m^3 ha^{-1}]	Density [trees ha^{-1}]	Climate classification
[58]	Bosnia and Herzegovina	to 1078	max. 165			28.7–45.7	274–590	588–732	Dfb
[10]	Croatia	876–978	73–76	28.4–32.2	19.4–22.6		227–361		Cfa
[9]	Czechia	660–710	56–146	28.9–40.7	18.0–26.0	43.4–53.3	486–594	336–816	Dfb
[59]	Czechia	940–1100	158–189	23.0–27.0	13.0–15.0		450–560		Dfb
[60]	Czechia	640–800	68		29–34		333		Dfb
[10]	Czechia	660–790	63–76	25.8–31.8	21.2–23.6		346–398		Dfb
[61]	Czechia	330	45	18.0–22.0	17.0–19.0		164–372	714–1042	Cfb
[8]	Czechia	670–730	108–126	15.4–34.9	22.8–37.6	20.6–43.5	237–598	456–1624	Dfb
[62]	Italy	1200	max. 130			35.0–45.9	336–356	1175–1215	Cfb/Csb
[10]	Italy	944–1324	66–75	23.0–28.1	18.7–25.4		220–289		Csb
[63]	Poland	337–889	40–115	15.9–46.5	14.1–31.5	35.5–43.8	322–657	211–1852	Cfb/Dfb
[64]	Poland	550–600	68–78	24.6–30.0	24.9–25.5	27.6–37.9	362–533	569–752	Dfb
[65]	Poland	300–725	40–150	21.0–39.0	27.3–31.0	34.0–70.0		382–715	Cfb/Dfb
[66]	Poland	194	60	33.1	22.2		301	378	Cfb
[8]	Poland	520	124	34.5	35.2	43.3	591	464	Dfb
[67]	Romania	700–950	100–130	7.6–45.0	5.8–31.6	35.0–45.0	299		Dfb
[68]	Slovenia	850	108–132			33.4		207	Dfb

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

[69]	Ukraine	750–1045	94–132	36.0–48.0	28.0–30.0	324–550	Dfb

Notes: climate classification according to Köppen [70]: Cfa—humid subtropical climate, Cfb—oceanic climate, Csb—warm-summer Mediterranean climate, Dfb—warm-summer humid continental climate.

Fir is the slowest growing tree species in the first 10–15 years compared to beech and spruce, although it can tolerate the lack of light for a long time. Therefore, it can only succeed in the regeneration if it has a time lag of at least 15–20 years over other tree species that are more vigorous in their youth [71,72]. Another prerequisite for its successful growth is sufficiently differentiated stands in which fir can maintain a long crown [9,73]. Subsequently, the height increment of fir accelerates until around year 15, peaks at 30–40(–70) years or much later in unfavorable conditions, and persists for over 100 years. Volume increment peaks at around 55–65 years, i.e., relatively late [40]. As a result of climate change, a significant increase in annual volumetric increment of fir trees, from 7.2 to 11.3 $m^3 ha^{-1} y^{-1}$, has been recorded in Europe from 1980–2010 [49].

Fir's ability to tolerate shading and regenerate under it makes fir suitable for multi-layer, all-aged stands and for single and group mixed selection forests [4]. In mixed stands, its strengthening function against windthrow and its beneficial effect on the soil is highly valued [55,74]. This is also true in the case of the Hercynian mixture, which used to be the most common composition of natural stands at mid and mountain altitudes in Central Europe. In ravines and on scree, fir mixtures were formed, e.g., with maples (*Acer* spp.), in warmer habitats with European hornbeam (*Carpinus betulus* L.), and in poorer habitats also with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Limes (*Tilia* spp.), sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.), rowan (*Sorbus aucuparia* L.), or hazel (*Corylus avellana* L.) occur as subsidiary species. In the Pyrenees, it accompanies the mountain pine (*Pinus uncinata* Ramon ex DC) on the uppermost border. In other habitats, fir is usually found only as an admixed or interspersed tree species [75]. It maintains its presence here primarily due to its ability to survive in the understory for a long time or its ability to grow on alternately wet and waterlogged soils [9,13,47,76].

In forest stands, fir affects the soil mainly by the quality of litter and its relatively low decomposition rate [64,77,78]. In particular, fast-decomposing deciduous species decay within a few months (C/N ratio = 12–25), whereas it takes several years to slow decomposers, mainly conifers (C/N ratio > 40), including silver fir [79]. Spatial structure also influences soil conditions through litter [80]. The amount of litter is higher under the tree canopy than in the openings [81,82]. Different spatial structure of stands greatly influences thermal, light, and moisture conditions, and thus affects the rate of litter decomposition [83–85]. Stand gaps are characterized not only by increased light, heat, and precipitation but also by faster decomposition of organic litter [86,87] and higher nutrient concentrations in the soil solution [88]. In addition, soil heterogeneity of stands is enhanced by the cluster distribution of concentrated roots and, thus, higher water and nutrient consumption [89,90].

Generally, the success of natural regeneration, apart from ground vegetation [91], depends on the properties of the topsoil horizons [92], which is a condition for seed germination, root development, relationships with soil microflora, and the availability of water and nutrients [85]. Compared to spruce, fir is characterized by a lower acidification capacity and a higher C/N ratio [93]. Třeštík and Podrázský [94] reported a lower (54%) accumulation of forest floor humus in fir stands and significantly higher total nitrogen and calcium contents compared to spruce.

In the natural species composition, fir reached the highest proportion in the ecological series of gleysols and planosols, up to 70%. The groups of forest habitat types include *(Fageto-) Abietum variohumidum mesotrophicum*, *Abietum piceosum variohumidum acidophilum*, *Abietum piceosum variohumidum oligotrophicum*, *Abietum quercino-piceosum paludosum mesotrophicum*, and *Abietum quercino-piceosum paludosum oligotrophicum* [50]. In these habitats, fir formed a full spectrum of mixed stands, with beech, spruce, oaks, sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), black alder (*Alnus glutinosa* [L.] Gaertn.), silver birch (*Betula pendula* Roth.), European aspen (*Populus tremola* L.), and Scots pine [75]. It is often the main species of montane forest phytocenoses, such as silver fir and European beech (*Abieti-Fagetum*), subcontinental silver fir forests (*Galio-Abietion*), upland fir forests (*Querco-Abietetum*), and slope forests of silver fir (*Abietetum albae*) in Switzerland [95]. It also forms forest phytocenoses with spruce [*Piceetum subalpinum sphagnetosum*; 95].

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

As a long-lived species, fir is considered an important ecological and functional stabilizer of European forests [3]. It stabilizes soil, retains water, and is less susceptible to snow and ice damage than Norway spruce [7,96,97]. Silver fir is an essential species for maintaining high biodiversity in forest ecosystems due to its tolerance to shade, ability to survive extended periods in the understory and respond when light conditions become more favorable, plasticity to environmental conditions, and ability to coexist with numerous tree species [8,54,98].

Fir is normally the most differentiated tree species in terms of age, height, and diameter, which makes the natural forest with a higher proportion of fir trees close to a selection forest in its structure [99–101]. With a higher representation of beech at the expense of spruce, the regeneration and growth of fir is more continuous, creating a vertical and multi-layered canopy [102]. A higher spruce share creates a typical horizontal fir and spruce canopy at the optimum stage—as a consequence of the fact that the lifespan of trees is longer than the duration of their height growth [103]. The optimum stage, also characterized by stagnation of natural regeneration, usually occupies about 20% of the area of the natural forest, and its duration is expressed in the same period over the entire development cycle, i.e., about 80 years [76,103,104].

At the main level of the stand of both selection and cultural forests, we normally see a gradual rotation of the principal tree species in larger or smaller areas [99,105]. It is clear that especially in forest altitudinal zones 5 and 6, there is a gradual rotation of generations of fir, spruce, and beech in their typical stand mix at the main stand level. This is likely due to the shorter lifespan of beech and its requirements for specific light and soil conditions [46,76,103,106–108].

The interchangeability of tree species in the same stand is also seen in the context of their different light use [47]. Firs primarily use the short-wavelength blue component of the solar spectrum 400–430 nm; [109] and, according to research, are more sensitive to the lack of this component than to the overall reduction in light intensity that occurs in shaded conifer stands [75,99,110]. This fact also explains the better regeneration of firs under spruce than under fir canopy, a historically observed phenomenon [4,52,111]. Since the spontaneous interchange of these two tree species in the same stand cannot be explained by different lifespans (both tree species naturally live to the same age, on the average of 300–400 years, although some firs live up to 500 years), the different use of the components of the solar radiation spectrum is one of the causes of this phenomenon [99].

The competitive abilities of tree species in the mixture also change depending on the soil properties [112]. Acidic soils reduce the vigor of beech, and calcareous soil, the vigor of spruce. With increasing acidity and excessive soil moisture, fir and spruce establish at the beech optimum, while nitrogen-rich soils reduce conifer vigor [46]. According to Ellenberg [113], Tinner and Lotter [114], fir is more competitive than beech in locations with lower temperatures and higher summer rainfall. According to historical records, the abundant summer precipitation is more crucial for fir than low temperatures. For example, in the Insubrian Alps, palaeobotanical studies documented fir dominance that lasted for several millennia before vanishing due to human-induced forest fires. Summer precipitation reached 800 mm, and the average June temperature was 22 °C, 4 °C higher than in Central Europe [114].

In more complex layered stands, where the growth space is fully utilized, the amount and biomass production of the understory (lower story) is inversely influenced by the biomass of the main stand upper stories; [64,115–118]. Changes in the upper story, combined with canopy disturbance, are quickly reflected in a changed light regime of the understory, and, thus, in an increase in its biomass. Hence, the reduction of the canopy, whether natural or artificial, affects the structure and vigor of natural regeneration [71]. In forests of the typical Hercynian mixture of forest altitudinal zones 5 and 6, the requirements of fir, spruce, and beech for light, nutrients, and water, do not differ substantially, while light intensity plays the most important role in growth [47,119,120]. Tree species differ significantly in their ability to survive in the long term under reduced light conditions while maintaining fully functional and efficient photosynthetic processes [121]. Research indicates that fir, an extremely shade-tolerant species, has a distinct competitive advantage, especially over spruce [46,115,120]. This fact is also confirmed by the preserved montane mixed forests of the Romanian Carpathians by Stancioiu and O'Hara [117]. These studied stands lie at an altitude of 800–1300 m

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

a.s.l., and the age of the main stand is 70–350 years. Their results show that at low light intensity (Percentage of the Above Canopy Light, PACL < 20–35%; BA > 30 m^2 ha^{-1}), fir and beech clearly outgrow spruce, and the latter can even be eliminated from the regeneration as it develops. Under medium light conditions (PACL = 35–70%; BA = 15–35 m^2 ha^{-1}), the growth abilities of all three species are equal, while under open conditions (PACL > 80–90%; BA < 15–20 m^2 ha^{-1}), all of the three species show the same development, with the spruce tending to outgrow the other two shade-loving species [117]. Another factor is the reduction in height increment of fir under direct sunlight (PACL > 80–90%) compared to maximum growth when shaded PACL = 50–80%; [117]. The fact that strong interventions into the main stand canopy are more favorable for spruce and beech than for fir has been noted by many authors [99,115,121–124].

Numerous studies confirmed that mixed stands can have higher biomass productivity than monocultures in suitable habitats [107,125–128]. Silver fir and Norway spruce also grew faster in mixed stands than in monocultures, and their complementary effect increased with improved growing conditions, i.e., resource availability or climatic conditions [129–131]. However, an increase in complementarity and productivity can occur in these species if the interactions affect the absorption of photosynthetically active compounds by radiation or light use efficiency [126].

Changes in species composition also cause dissimilarities in growth characteristics and ideal conditions for the initial and subsequent growth of natural regeneration of tree species [71]. In the last 40–60 years, a significant decline of fir in forest stands and its gradual replacement by spruce or dynamically spreading beech has been observed, both in the Hercynian and Carpathian regions [7,8,30,132–137]. Especially in forest altitudinal zones 5 and 6, the predominance of beech regeneration over fir regeneration has been documented. In the well-preserved Dobroč Primeval Forest in Slovakia, the percentage of fir in the regeneration was around 60% in 1935, followed by a significant decline. Korpeľ [76] reported only a 20% share of fir in the late 1970s and 1980s. This phenomenon has been interpreted as a common substitution of tree species occurring during the development cycle in virgin forests [76,104]. However, the negative influence of game on fir regeneration was evident at the time, and as the regeneration continues to decrease in many areas, this has been assessed as an unnatural and negative development that is unlikely to be reversed naturally within the evolution of the forest stand [8,30,102,132].

4. Threats and Diseases

One of the most striking aspects of the ecology of the silver fir is its recurring decline, observed in Europe since the 1500s [111,138–140]. The rapid decline of fir in Central Europe has been associated primarily with the intensification of human activity in forests and the development of industry [141–145]. However, data on fir dieback dates from well before the mass industrial expansion of the 20th century [8,9,13,25,99,146–148]. Fir dieback and its problematic natural regeneration have been observed from the 1960s to the 1990s. The decline was first interpreted as a marginal effect of the natural range of fir [149], but in the 1970s and 1980s, fir dieback of varying intensity was observed across the entire natural range of the species [139,150]. While the exact cause of silver fir dieback has not yet been established, it is generally believed to be a combination of abiotic, biotic, and anthropogenic factors [8,96,151,152].

Very sensitive to air pollution [153,154], fir was believed to be in decline due to its subsequent stress [9,26,27,52,151,155–157]. In particular, SO_2 pollution was a critical factor in the decline of silver fir in the 20th century [151]. The worsening situation was reflected in reduced growth and increased tree mortality [5,151]. There were predictions that silver fir would eventually experience general dieback due to air pollution [158], but in the interim, SO_2 concentrations declined significantly. In Europe, SO_2 emissions peaked in the early 1980s and from that point until 1995, decreased by 50% [159,160], which triggered a rapid recovery in fir growth and vigor [26,38,161].

When the air pollution decreased, fir stands regenerate, even in the most affected areas [7,8,30,148,151]. According to Bošeľa et al. [26], Bountgen et al. [38], and Mikulenka et al. [9], this was due to the combination of air pollution reduction and an increase in temperature. Bošeľa et al. [26] cited that the most significant factors which positively affect radial growth in the four regions of the

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

Western Carpathians are the reduction in air concentrations of SO_2 and NO_3 and an increase in temperature in April, June, and July. Although there are differences between the areas in all four regions, a rapid acceleration of the increment in the last two to three decades was observed, reaching values between 150 and 300% compared to previous periods. Similarly, in the forests of the Sudeten system, there has been a significant regeneration of silver fir since the high annual SO_2 concentrations (30–50 $\mu g.m^{-3}$) subsided [148,162,163].

In recent years, silver fir has increased its dominance in Pyrenean forests, in some mixed forests in Spain [164,165], and in other European forests [59]. However, some studies suggest a different response of silver fir along the borders of its natural range [166]. The retreat of silver fir from warmer and drier areas has been observed in Slovenia, especially in fragmented forests and at the limits of fir's distribution range [167]. Its dieback is often attributed to climate change [27,35,36,168–171]. The negative impact of climate warming has been observed in southwestern Europe [2], chiefly in the Mediterranean region, where the decline of silver fir is related to increased aridity [161]. In particular, warm summers and recurrent drought have had a significant impact on the health of silver firs [2,36–38,172]. Also, the narrow genetic variation of silver fir in Europe may have limited its adaptability to current conditions [139,173–175].

However, pathogens and insect pests can also contribute to the loss of vitality and increase the susceptibility of fir to subsequent stress. Infestation by bark beetles (*Pityographus pityographus* Ratz.; *Pityokteines vorontzovi* Jac.; *Pityokteines spinidens* Reitt.) has been observed in southern France, which could partly explain the high mortality [176,177]. The decline of firs during the period of the ecological calamity has often been associated with the damage to fir stands by the silver fir woolly aphid (*Dreyfusia normannianae*) and balsam woolly aphid *Dreyfusia piceae*; [178,179]. In the northern Carpathians (Czechia, Slovakia), Slovenia, and Croatia, silver fir has declined due to the spread of beech and, to a lesser extent, Norway spruce, and due to the failed regeneration as a result of the cloven-hoofed game population increase [8,30,102,132,167,180,181]. The retreat of silver fir from natural fir stands, as well as from artificial regeneration, is aggravated in many locations by game-induced damage through bud browsing, bark stripping, browsing, and fraying [8,29,30,32–34,182–184]. Table 2 clearly shows the high attractiveness of silver fir in terms of bud browsing damage (49%) across Europe. Higher damage in montane forests was also recorded for rowan (57%) and sycamore (57%) compared to minimal damage in Scots pine (5%) and Norway spruce (12%).

Table 2. Overview of selected available publications related to the proportion of browsing damage (%) in selected tree species with an emphasis on silver fir (*Abies alba* Mill.).

Study	Country	Climate classification	Altitude	Fir	Beech	Spruce	Rowan	Maple	Ash	Pine
[185]	Czechia	Dfb	450–1033	41	16	14	31	22	42	0
[186]	Czechia	Dfb	1000–1257	8	44	0	35	64		
[187]	Czechia	Dfb	725–765	36	12	3	57	100		
[59]	Czechia	Dfb	940–1100	100	78	48	76	91		
[8]	Czechia	Dfb	520–730	88	30	9				
[102]	Czechia	Dfb	740–920	100	56	18	94			
[31]	Czechia	Dfb	420–440	53	23	25	50	34	23	
[188]	Czechia	Dfb	640–810	68	6	2	82	100		
[182]	Italy	Dfc/Dfb	900–2300	42		14				2
[189]	Italy	Dfc/Dfb	800–2500	41	15	13	46	46	39	14
[190]	Poland	Dfb	223–364	19	15			48		
[191]	Poland	Dfb	800–1600	33	1	1	40	39		
[192]	Switzerland	Dfc/Dfb	380–3000	6	3	1	62	29	19	
Mean				**49**	**25**	**12**	**57**	**57**	**31**	**5**

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

Notes: climate classification according to Köppen [70]: Dfb—warm-summer humid continental climate, Dfc—subarctic climate.

One of the most serious threats not only to fir stands but to all conifers is the removal of bark from the tree trunks by cloven-hoofed animals (browsing and bark stripping), which happens at a very young age. As a result of this damage, not only is the vascular cambium disrupted, but above all, the quality of the timber is compromised by secondary infestation with fungal pathogens and the development of stem rot. This is especially true for Norway spruce, whose value as merchantable timber decreases rapidly due to bark damage and subsequent decay [193–198]. In contrast, there is minimal knowledge of the effects and consequences of game-induced bark removal on silver fir. Bazzigher, Schmid [199] and Kohnle, Kändler [200] only report that bark damage in silver fir is less threatening than in Norway spruce, while also suggesting that fir timber is less susceptible to stem rot. However, neither the reasons for the increased susceptibility of Norway spruce to decay nor the mechanisms of resistance of silver fir to the spread of rot and subsequent decay are currently known. Metzler et al. [201] reported that, unlike silver fir, Norway spruce has resin canals, which may be the reason for the spread of fungal pathogens after bark damage by game. Game-induced bark damage to silver fir was partially studied in terms of histological changes by Oven and Torelli [202,203], and concerning growth and vitality by Pach [204–208], who pointed to a decrease in timber quality, reduced vitality and growth of fir trees, and the spread of rot. This rot can manifest itself in timber discoloration, a more advanced level of its development, and even the decomposition of the wood mass (so-called soft rot), which very negatively affects the mechanical stability of the affected stands [209]. Timber discoloration as the initial stage of rot can be the result of fungi, bacteria, and wood reaction to pathogens [194,210–212].

Thus, bark damage is less harmful in silver fir than in Norway spruce, and its timber is also less susceptible to stem rot [200]. Trees damaged by browsing and bark stripping are generally more vulnerable to lack of precipitation, while healthy trees are more responsive to temperature [197,213], which may play a significant role in terms of climate change. Various measures are taken in an attempt to prevent damage to forest stands by wildlife, notably methods of individual or group protection and the use of commercial repellents [214–217]. However, these short-term measures do not address the long-term problem of continuous increase in population density as well as the distribution range of wild ungulates [218,219]. These changes in the population dynamics of ungulates are driven by many factors, including changing climatic conditions [220,221].

Silver fir decay results from the spread of rot through injured bark. *Heterobasidion abietinum* infects primarily silver fir and causes stem rot, particularly in Southern Europe [222–224], where firs are often affected by drought during summer. However, in Central Europe, this fungus does not cause any tangible problems in fir, likely due to more favorable climatic conditions or to the low abundance of this fungus [223,225]. *Phellinus hartigii* occurs on silver firs with injured bark in Central Europe [226,227]; Figure 3.

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

Figure 3. Intensive, repeated bud browsing by game (left), earlier damage by browsing and bark stripping (middle) and subsequent infestation by *Phellinus hartigii* (right) (Photo: Stanislav Vacek).

Fir stands can also be infested by the hemiparasitic mistletoe (*Viscum album* L.), which attacks a wide range of woody plants [228–230]. This parasite and the subsequent invasion of microorganisms—such as fungi or bacteria—cause mechanical and aesthetic damage to the timber, reducing its increment and commercial value [231–234]. The greatest damage to fir trees by mistletoe occurs at lower elevations with lower annual precipitation [234].

It is also a fact that forests, including fir forests, have always been exposed to natural and anthropogenic disturbances. These play a principal role in the dynamics of forest ecosystems and influence stand structure and regeneration processes. In Europe, wind and fire are the most severe abiotic disturbances [2,235], and insect infestation is the primary driver of biotic disturbance [108]. Silver fir is relatively resistant to wind, snow, and ice storms compared to other dominant tree species, such as Norway spruce. Disturbance regimes in forests dominated by silver fir are characterized by small-scale events, such as a single tree falling, while large-scale events, such as windstorms or forest fires, are rare [236].

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

5. Impacts of Ongoing Climate Change on the Well-Being of Fir Trees

Ongoing climate change is currently exhibiting widespread impacts on forest ecosystems and, thus, on all forest management, which should adapt to changing conditions. Existing climate models predict an increase in average air temperatures during the 21st century, as well as an increase in the frequency of extreme weather events such as storms, floods, heat waves, and dry periods [108,237–239]. Appropriate forest management measures include abandoning monocultures, establishing mixed stands, and promoting the cultivation of natural regeneration [240,241]. A large number of studies report positive relationships between species diversity and forest productivity [107,242], and it has also been confirmed that diversity in forest species composition increases resilience to biotic insect pest calamities [240,243]. Therefore, declining forest stands in Central Europe are often replaced by mixtures of tree species in an attempt to adapt forests to climate change [244]. Much of the Central European forest landscape is still dominated by Norway spruce despite its documented susceptibility to drought, wind, bark beetles, etc. Numerous studies from across Central Europe confirm that the area suitable for growing Norway spruce will continue to decrease with ongoing climate change [35], even at higher altitudes [245]. Compared to Norway spruce, silver fir and European beech are less susceptible to short summer droughts [246–248]. Therefore, silver fir and European beech with natural mixtures of other habitat-suitable species have been recommended in many European montane and alpine ranges in Central Europe [245,246]. However, as a result of global climate change, fir is predicted to retreat to higher elevations and northwards [249].

In the present situation, fir is not usually considered a main tree species in most European countries, nor will it be in the future, but only an interspersed or admixed species in mixed stands. In nutrient-rich and gleyed habitats of mid and higher altitudes, a slightly higher proportion of fir is expected due to its ameliorative and stabilizing properties [250]. However, in stands with a high proportion of fir, it is necessary to maintain its share through natural regeneration [9]. When establishing and maintaining its intended proportion in forests, it is imperative to have a thorough knowledge of its specific ecological requirements (especially with regard to the complicated interspecific relationships of the main tree species) and also to use silvicultural practices that ensure its vital and persistent growth and development [9,47,251]. A set of adaptation measures has to be adopted mitigating the negative impacts of climate fluctuations. The issue of forest adaptation to global climate change has long been addressed by many authors [173,244,252–255]. For example, in Czechia, the strategy of adaptation measures to global climate change in forest stands is part of the National Forestry Programme [256]. Adaptation to climate change is broadly defined as "finding solutions to and ensuring preparedness for the adverse effects of climate change, enhancing resilience, taking appropriate action to prevent or minimise the damage such effects can cause and taking advantage of any opportunities that may arise." [257]. It is a set of measures that take into account the variability of climatic conditions, aim to increase the flexibility of forest management, and reduce the risk of damage or destruction of forest stands.

In a rapidly changing environment, living organisms can choose between two strategies for survival: migration to more suitable habitats or local persistence through adaptation [258]. The third option is extinction. These potential strategies apply to trees in forest ecosystems that have limited migratory capabilities, although significant climate change makes them very relevant [259]. Tree populations begin to migrate when existing habitat conditions are unsuitable for survival [260]. Our knowledge of tree migration rates under global climate change is still limited. Yet the differences between observed migration rates and tree habitat displacement rates under ongoing climate change are considerable [261]. Among others, Feurdean et al. [262,263] estimated the maximum migration rate for early successional stages of pioneer trees such as birch, willow, or Scots pine to be 225–540 m yr^{-1}, while for climax trees such as silver fir and European beech, it ranges between 115 and 385 m yr^{-1} depending on the mode of seed dispersal by wind or animals. Numerous climate change scenarios predict the horizontal spread of up to several kilometers and a vertical spread of up to tens of meters per year [264,265]. For these reasons, tree migration is significantly slower than the rate of forest habitat change [266]. Moreover, the significant forest fragmentation of much of Europe substantially reduces the rate of tree migration [267].

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

6. Seed Production and Nursery Management in the Context of Climate Change

Fertility in fir stands occurs at about 60 years and is maintained into old age. As a solitary tree, it reproduces at the age of 30 years [268]. Depending on latitude and altitude, fir trees flower from May to mid-July. Seed years occur at two-year intervals at lower altitudes, while at higher altitudes, every 3–5 years [269,270].

The cones mature from September to October. They grow on the upper third of the crown, from where, after the disintegration, the seeds are released by May of the following year [271]. Therefore, the best time to harvest cones is in September, ideally just before they fully ripen while the cones are still intact [272–275]. At this time, the cones contain 30–70% water [272,276] and the seed about 40% [277]. The harvesting period depends on the altitude and the amount of precipitation in a given year. The cones can be harvested as early as mid-August and at higher altitudes as late as October [269,278]. The harvesting period is closely related to the cone-to-seed ratio and the germination capacity of the seed. The later the harvest, the higher the cone-to-seed ratio and germination. A recurrent level of 14% is reported for fir cones [279,280]. If the cones are harvested in August, a 50% cone-to-seed ratio must be considered due to the high water content in the cones. The limit of 14% is reached when harvested just before the cone disintegrates. Standard harvesting in early August results in a cone-to-seed ratio of 6–8%, and from mid-September, we reach values of 10–12% [57]. An unseasonable harvesting time is one of the vital factors that can negatively affect seed quality. Seeds are at their highest quality immediately after ripening. Fir seeds should be collected at morphological (hard) maturity, which precedes physiological maturity when the seeds can germinate [276]. Fir cones are usually collected manually by picking from standing or felled trees [281] or from seed orchards established for this purpose [282]. The best way to harvest them is to stretch tarps underneath the crowns and shake the disintegrating cones down on them. Using Czechia as an example, the expanding production of silver fir seed material points to rising demand for fir seed material in the context of an increased need for seedlings for reforestation of large clearings following the 2017–2019 bark beetle calamity [283]; Table 3.

Table 3. Production of seed material, estimated weight of seed (in kg) (cone-to-seed ratio of 10%) and average seedling yield, according to the standard of the silver fir quantity in Czechia in 2010–2022.

Year	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Production (thous. kg)	42.1	59.0	30.5	95.3	7.7	48.6	19.5	15.2	79.0	5.9	115.7	42.7	134.5
Seed amount (thous. kg)	4.2	5.9	3.1	9.5	0.8	4.9	1.9	1.5	7.9	0.6	11.6	4.3	13.4
Seedling numbers (mil. pcs)	12.6	17.7	9.2	28.6	2.3	14.6	5.8	4.6	23.7	1.8	34.7	12.8	40.3

In Czechia, the trend in artificial regeneration fluctuated at 4.8% for 2010–2022. Table 2 shows that fir reproductive material can be used for the regeneration of approximately 5000 ha per year. The annual regeneration of fir in Czechia ranges from 872 to 1635 ha per year. These figures show a substantial overproduction and the supply of other EU member states with silver fir reproductive material. The productivity of stands under ongoing global climate change is highly variable across various locations in Czechia. The need for collecting high-quality reproduction material is constantly increasing [11].

Seed quality is influenced by the forest altitudinal zone, which reflects the amount of precipitation and air temperature during the growing season. The highest seed quality in Czechia was recorded in forest altitudinal zones 2 and 3 (200–500 m a.s.l.), where water-affected habitats suitable for fir are often found [284]. The germination of fir seeds, which depends on provenance and

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

pre-sowing preparation [285,286], is generally low, around 40% [287,288], and on the southern border of the distribution range, it is even lower, reaching only ca. 28% [289]. Bezděčková and Řezníčková [285] tested the effect of two temperature regimes (constant and alternating) on the germination of fir seeds for different time spans of stratification. However, the authors did not observe a significant effect of temperature on germination, as seeds stratified for 3 to 4 weeks at 3 °C germinated better at 20/30 °C (alternating temperature) than at 20 °C. Long-term storage of fir seeds is accomplished by gradually reducing the water content in the seeds to 9–11% and storing them at −8 to −15 °C in cooling boxes [280].

Seedlings are usually grown from substrate sowings at $pH_{(KCl)} = 6.0 \pm 0.2$ [290], while the most suitable for nursing bare-rooted seedlings are soil-based substrates, and for growing of containerized planting stock, there are the peat-based substrates [291]. To increase the quality of the planting stock and its survival rate after planting, inoculation with ectomycorrhizal fungi is recommended [292], e.g., genus *Lactarius* spp. [293,294]. However, sowing can also be performed on mineral soils and is generally implemented in the autumn when natural stratification occurs in the seed. If sowing is carried out in spring, e.g., to avoid spring frosts, it is essential to stratify the seed artificially. Without this step, germination is significantly reduced [295]. Fir seed is usually stratified at a temperature of 3–5 °C for 21 days [279,280]. Fir seedlings are susceptible to late frosts upon emerging from the ground, and their hardiness varies depending on provenance [296]. Furthermore, they need constant moisture and sufficient shading to maintain their physiological quality [297]. In the first year, the above-ground part usually grows to a height of 5 cm. A good quality seedling with sufficient dimensions for nursery production is rarely produced in the first year. In the second year of life, it usually grows to 8–15(25) cm [278]. The sowing rate is determined by the quality of the seed (purity and germination capacity) and the targeted maturity of the seedlings and ranges from 0.15–0.23 kg m^{-2} [57].

The standard method of producing bare-rooted fir seedlings is in nurseries. Better growth and vigor of planting stock have been observed in a shaded bed [297]. Fir seedlings typically receive two, sometimes three years of nursing [298]. There are no significant losses following transplanting if all agrotechnical deadlines and precautions are observed [299]. Seedlings from the substrate and mineral soil can be plucked manually or mechanically when broadcast-sown in mineral soil. The collection period is usually March–April. In busy nursery schedules, seedling retrieval from soil can be even done in January and February in mild winters, as long as the soil is warm and there is no risk of excessive root hair damage [299,300].

The individual manual reduction of the root systems of seedlings is another salient point of the silvicultural technology for the after-cultivation of seedlings in containters. Frequently, the root systems are reduced by up to 50%. Along with the reduction in the taproot length, other roots are also shortened. The individual reduction of root systems involves both the skeletal roots and the fine fascicular roots growing from the removed parts of the root framework. This reduction prevents root deformation and inappropriate root growth after replanting the seedlings into the container and to the bed [300].

In Czechia, the spring plucking is the best option in forest nurseries. Dormant seedlings tolerate handling better, and early plucking is absolutely necessary for seedlings intended for storage. It is not advisable to pick up seedlings and saplings from frozen or excessively wet soil [301]. Before picking up, it is necessary to check the health of the planting material, i.e., to watch for the occurrence of quarantine pests, or apply chemical, cultural, and biological pest control [301,302]. This is recommended primarily for seedlings intended for storage [301], which needs temperatures just above or below freezing [303]. Early and sufficient irrigation (watering of seedlings) or treatment of above-ground parts of seedlings with antitranspirants is also recommended [301] and can increase the survival of containerized seedlings up to over 90%, as in the case of Japanese larch [304]. The roots must be protected after plucking (established, covered, and containerized) immediately after retrieval from the bed [onto a moist substrate or soft foam at the bottom of the crates; 301], possibly treated with antidesiccants [305].

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

The standard period for growing bare-rooted silver fir seedlings is five years, or seven years, in the case of large-sized plants [306]. In response to the accelerated need for seedlings, a revolutionary method of growing fir trees on an air cushion in a shorter time has been developed [307]. Stratified seed is sown directly into seedling trays with a small cell size (20–50 ml). After one year, the seedling is placed into a standard-size container, usually 200–330 ml, where, as a biennial seedling with an arranged root system, it reaches a height of 10–25 cm. The plantable part of the production is shipped at this age, and the remaining seedlings are kept in the containers for another year, where they usually reach a height of 20–50 cm [299].

The critical stage in growing planting stock is between picking it up from the nursery to the moment of planting. Inadequate protection from weather conditions often results in irreversible damage to seedlings, leading to death or severely reduced growth [308–310].

7. Close-to-Nature Silvicultural Methods in the Context of Climate Change

The most crucial factors for fir regeneration, its survival for advanced growths and further development are suitable habitat, light, soil, and air humidity. For the light requirements of fir, Jaworski [311] states that seedlings emerge at light intensities of 1–5% of maximum light. They require at least 5% of maximum light to survive until the following year. Up to the age of 15, optimum conditions for fir are 15–25% of maximum light. In the shade, growth is suspended, and saplings tend to form a flat crown [312]. Its emergence in the third year of life is an indicator of adequate light conditions of the regenerating stand. For the next 10 to 20 years, the height growth of the fir remains relatively low. When a height of about 50 to 80 cm is reached, illumination should be increased by slow, gradual opening of the parent stand, thus initiating height increment. The transition to full release must be slow and smooth [313]. The critical consequences of changes in the growth rhythm of trees in Saxony were addressed by Meyer [111], who searched for causes of fir dieback at the northern limit of its distribution. Informed by numerous analyses of fir trunks with normal crowns and growth dependencies based on Backman's function, Meyer derived the course of a "normal development line" [314]. He did the same for diseased and poorly growing fir trees. From the developmental line of healthy and diseased trees, he concluded that the development of all healthy trees was slower in youth than that of diseased trees with deformed crowns. This implies that fir trees in the studied same-aged stands did not experience a period of suppressed growth in their youth. Too rapidly releasing growth and even stimulating seedling growth already in the nursery alters the growth course of fir trees in the early years of development [47,315]. This presumably sets a specific growth rhythm of fir trees, whereby, as a shade tree, they respond to altered conditions. It is possible that in this way, a climax tree can become a pioneer tree, i.e., with an altered growth rhythm in youth and early maturation, but also with premature senescence and a smaller final wood mass. A violent change in the development can cause reduced resistance, increased susceptibility to diseases, and a likely change in hereditary characteristics [314].

In natural conditions, the fir can tolerate long periods of oppression without weakening their vital energy. However, firs which evolved in clear-cut forests for several generations did not experience a long-term shelter from the parent stand, i.e., changed their nature and required increased illumination from the beginning of their growth. If they are suddenly exposed to the oppression of the shelterwood for a longer period, they fail to adapt and become critically weakened [99]. Annual-ring analyses indicate that withering firs with dried-out crowns and a more pronounced decline in recent increment generally showed significantly higher diameter increment in their youth than relatively healthier firs with less weathered crowns in the same stand [148,316]. This implies a greater threat to fir trees that were released more rapidly in youth than those that were gradually thinned and experienced slower development.

In close connection with light, fir's requirements for the other component of radiation—heat—must be considered. From this point of view, fir is a relatively demanding tree species, especially when compared to spruce [99]. Because fir assimilates well in the shade, it also requires a reasonable moisture regime, as it transpires more and has a higher demand for CO_2 and water. Higher transpiration is predominantly characteristic of self-seeding firs. They transpire more than older trees

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

[317,318]. Therefore, its regeneration and quality growth depend not only on light but also on the soil and air humidity, and—above all—sufficient precipitation during the growing season, at least 350 to 400 mm [313]. Firs are susceptible to short-term droughts, severe winters, late frosts, and air currents [319,320]. Therefore, fir can be considered one of the most sensitive and demanding coniferous tree species because, in addition to the already mentioned requirements for light, moisture, and heat, it needs deep, nutrient-rich, loose soils with sufficient water in the upper soil layers for successful growth, preferably around springs in flat terrain, on slopes with water-holding soil, and generally on sites influenced by water [50,321,322].

Regarding silvicultural practices, fir is not suitable for the clear-cut management method with artificial regeneration, which was widespread in Central Europe in the past [73,102,152,323,324]. Contrarily, shelterwood, selection, or even border (group) management methods are suitable [4,8,187,325,326] or as underplanting under pioneer tree species in the restoration of salvage clearings [327].

Silver fir stands, especially in forests with rich structures, cannot be effectively managed without a thorough understanding of the ecological requirements of the tree species represented and their specific responses to climate change [328]. In particular, the combination of shade-tolerant tree species, fir, beech, and spruce creates good conditions for stable stand formation, even under anticipated climate change [20,329]. Yet, the optimal representation of these tree species under the given habitat conditions is crucial [251]. At the same time, their cenotic position and the morphological and physiological differences of trees of different dimensions and levels are important, which is reflected in their growth rhythms and responses to climate change [245,330–332]. In the context of climate change, and particularly, the increasing drought, fir can be expected to replace spruce in many locations [333] unless subjected to extreme climatic conditions [334]. This is because the surface root system of spruce does not allow drawing water from greater depths, as is the case for fir or beech [335,336]. Mixing different tree species in structured stands allows for more efficient use of different resources, such as water nutrients, which can ultimately reduce the stress of individual tree species and enhance the resilience of the entire stand [329,337]. Fir has locally been observed to shift to the sub levels, in both managed and unmanaged stands [8,135,136]. Dominant trees are generally considered more susceptible to drought [332]. In addition to dominant spruces, Vencurik et al. [251] also report a negative effect of drought in subdominant trees in the late summer of the current year.

From the perspective of future forest management principles, it is therefore essential to know the forest types that will be most suitable in terms of their species, age, and spatial composition under future climatic conditions [108,213,338]. On the one hand, this is very difficult to determine under the increasing pressure of rapid climate change [339]. On the other hand, forest conversion and management measures to increase the ecological stability and adaptability of forest stands have been underway for quite a long time in many places [108,187,188,340,341].

8. Conclusions

Silver fir, due to its relative resistance to abiotic and biotic factors, may play a crucial role in the future tree species composition of Central European forests compared to declining stands of Norway spruce. This greater importance is also reflected in an increasing share of fir in forest regeneration. Due to its character, shade-loving nature, and adaptability, it has great potential to fulfil both productive and non-productive forest functions in mountain areas and on water-influenced habitats at lower altitudes. Adaptive management favors the establishment of structurally differentiated mixed stands with silver fir. In close-to-nature silviculture (small-scale shelterwood and selection management methods), it is necessary to promote structural differentiation of stands and to achieve not only higher production potential but also increased stability and biodiversity of these forest ecosystems by cultivating mixed forests. In particular, silver fir, beech, and spruce represent an ideal type of mixture due to the combination of deciduous and coniferous species with different ecological requirements and different root system morphologies. However, natural regeneration and its

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

subsequent successful growth are impossible without the combined principles of active silvicultural and hunting management.

Acknowledgments: The paper was funded by the Technology Agency of the Czech Republic (Project No. TQ03000107), the National Agency of Agricultural Research of the Czech Republic (Project No. QL24010275), and institutional support from MZE-RO0123. The authors thank to Jitka Šišáková, an expert in the field, and Richard Lee Manore, a native speaker, for checking English.

Reference

1. Prpic, B. *Obicna jela (Abies alba Mill.) u Hrvatskoj*; Akademija sumarskih znanosti: Zagreb, 2001.
2. Gazol, A.; Camarero, J. J.; Gutiérrez, E.; Ionel, P.; Andreu-Hayles, L.; Motta, R.; Nola, P.; Ribas, M.; Sangüesa-Barreda, G.; Urbinati, C.; et al. Distinct effects of climate warming on populations of silver fir (*Abies alba*) across Europe. *J. Biogeogr.* **2015**, 42, 1150-1162.
3. Mauri, A.; de Rigo, D.; Caudullo, G. *Abies alba* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In *European Atlas of Forest Tree Species*, San-Miguel-Ayanz, J.; de Rigo, D.; Caudullo, G.; Houston Durrant, T.; Mauri, A. Eds.; Publ. Off. EU: Luxembourg, 2016, E01493b+.
4. Dobrowolska, D.; Bončina, A.; Klumpp, R. Ecology and silviculture of silver fir (*Abies alba* Mill.): a review. *J. For. Res.* **2017**, 22 (6), 326-335.
5. Bošeľa, M.; Lukac, M.; Castagneri, D.; Sedmák, R.; Biber, P.; Carrer, M.; Konôpka, B.; Nola, P.; Nagel, T.; Ionel, P.; et al. Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Sci. Total Environ.* **2018**, 615, 1460-1469.
6. Dinca, L.; Marin, M.; Vlad, R.; Murariu, G.; Drasovean, R.; Cretu, R.; Georgescu, L.; Voichița, T.-G. Which are the best site and stand conditions for silver fir (*Abies alba* Mill.) located in the Carpathian Mountains? *Diversity* **2022**, 14 (7), 547.
7. Hofmeister, Š.; Svoboda, M.; Souček, J.; Vacek, S. Spatial pattern of Norway spruce and silver fir natural regeneration in uneven-aged mixed forests of northeastern Bohemia. *J. For. Sci.* **2008**, 54 (3), 92-101.
8. Vacek, S.; Vacek, Z.; Bulušek, D.; Bílek, L.; Schwarz, O.; Simon, J.; Štícha, V. The role of shelterwood cutting and protection against game browsing for the regeneration of silver fir. *Austrian J. For. Sci.* **2015**, 132 (2), 81-102.
9. Mikulenka, P.; Prokůpková, A.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Bulušek, D.; Simon, J.; Šimůnek, V.; Hájek, V. Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* Mill. vs. *Picea abies* (L.) Karst. *Cent. Eur. For. J.* **2020**, 66 (1), 23-36.
10. Šimůnek, V.; Prokůpková, A.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Cukor, J.; Remeš, J.; Hájek, V.; D'Andrea, G.; Šálek, M.; Nola, P.; et al. Silver fir tree-ring fluctuations decrease from north to south latitude—total solar irradiance and NAO are indicated as the main influencing factors. *For. Ecosyst.* **2023**, 10, 100150.
11. MZE. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2021. Ministerstvo zemědělství: Praha, 2022.
12. Zlatník, A. *Nástin lesnické typologie na biogeocenologickém základě a rozlišení československých lesů podle skupin lesních typů. Pěstění lesů III.*; SZN: Praha, 1956; pp. 317-401.
13. Málek, J. Problematik der Ökologie der Tanne (*Abies alba* Mill.) und ihres Sterbens in der ČSSR. *Forstw. Cbl.* **1981**, 100, 170-174.
14. Málek, J. *Problematika ekologie jedle bělokoré a jejího odumírání*. Vol. 11; Československá Akademie Věd Praha: Studie ČSAV: Praha, 1983; pp. 108.
15. Klika, J. *Lesní dřeviny*; Československá matice lesnická: Písek, 1947; pp. 394.
16. Svoboda, P. *Život lesa*; Brázda: Praha, 1952; pp. 894.
17. Zlatník, A. *Lesnická fytocenologie*; SZN: Praha, 1976; pp. 495.
18. Farjon, A. *A Handbook of the World's Conifers*. Vol. Vol.1 & 2; Leiden & Boston: Brill, 2017; pp. 1112.
19. Pinto, P. E.; Gégout, J.-C.; Hervé, J.-C.; Dhôte, J.-F. Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. *For. Ecol. Manag.* **2008**, 255, 619-629.
20. Vitasse, Y.; Bottero, A.; Rebetez, M.; Conedera, M.; Augustin, S.; Brang, P.; Tinner, W. What is the potential of silver fir to thrive under warmer and drier climate? *Eur. J. For. Res.* **2019**, 138, 547-560.
21. Kučeravá, B.; Dobrovolný, L.; Remeš, J. Responses of *Abies alba* seedlings to different site conditions in *Picea abies* plantations. *Dendrobiology* **2013**, 69, 49-58.
22. Gazol, A.; Camarero, J. J.; Colangelo, M.; de Luis, M.; Martinez 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. For. Meteorol.* **2019**, 278, 107695.
23. Maxime, C.; Hendrik, D. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees* **2011**, 25 (2), 265-276.

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

24. Świercz, A.; Świątek, B.; Pietrzykowski, M. Changes in the concentrations of trace elements and supply of nutrients to silver fir (*Abies alba* Mill.) needles as a bioindicator of industrial pressure over the past 30 years in Świętokrzyski National Park (Southern Poland). *Forests* **2022**, 13 (5), 718.
25. Tinner, W.; Colombaroli, D.; Heiri, O.; Henne, P.; Steinacher, M.; Untenecker, J.; Vescovi, E.; Allen, J.; Carraro, G.; Conedera, M.; et al. The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecol. Monogr.* **2013**, 83 (4), 419-439.
26. Bošeľa, M.; Petráš, R.; Sitková, Z.; Priwitzer, T.; Pajtík, J.; Hlavatá, H.; Sedmák, R.; Tobin, B. Possible causes of the recent rapid increase in the radial increment of silver fir in the Western Carpathians. *Environ. Pollut.* **2014**, 184, 211-221.
27. Boettger, T.; Haupt, M.; Friedrich, M.; Waterhouse, J. S. Reduced climate sensitivity of carbon, oxygen and hydrogen stable isotope ratios in tree-ring celulose of silver fir (*Abies alba* Mill.) influenced by background SO2 in Franconia (Germany, Central Europe). *Environ. Pollut.* **2014**, 185, 281–294.
28. Vacek, S.; Černý, T.; Vacek, Z.; Podrázský, V.; Mikeska, M.; Králíček, I. Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe. *For. Ecol. Manag.* **2017**, 398, 75-90.
29. Gill, R. M. A. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry* **1992**, 65, 363-388.
30. Vacek, Z.; Bílek, L.; Kral, J.; Remeš, J.; Bulušek, D.; Králíček, I. 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* **2014**, 5, 2929-2946.
31. Vacek, S.; Prokůpková, A.; Vacek, Z.; Bulušek, D.; Šimůnek, V.; Králíček, I.; Prausová, R.; Hájek, V. Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe. *J. For. Sci.* **2019**, 65 (9), 331-345.
32. Huth, F.; Wehnert, A.; Tiebel, K.; Wagner, S. Direct seeding of silver fir (*Abies alba* Mill.) to convert Norway spruce (*Picea Abies* L.) forests in Europe: A review. *For. Ecol. Manag.* **2017**, 403, 61-78.
33. Kupferschmid, A.; Zimmermann, S.; Bugmann, H. Browsing regime and growth response of naturally regenerated *Abies alba* saplings along light gradients. *For. Ecol. Manag.* **2013**, 310, 393-404.
34. Kupferschmid, A. Selective browsing behaviour of ungulates influences the growth of *Abies alba* differently depending on forest type. *For. Ecol. Manag.* **2018**, 429, 317-326.
35. Hanewinkel, M.; Cullmann, D.; Schelhaas, M.-J.; Nabuurs, G. J.; Zimmermann, N. Climate change may cause severe loss in economic value of European forestland. *Nat. Clim. Change.* **2013**, 3, 203-207.
36. Konôpková, A.; Kurjak, D.; Kmeť, J.; Klumpp, R.; Longauer, R.; Ditmarová, Ľ.; Gömöry, D. Differences in photochemistry and response to heat stress between silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances. *Trees - Struct. Funct.* **2018**, 32 (1), 73-86.
37. Linares, J. C.; Camarero, J. J. From pattern to process: linking intrinsic water-use efficiency to drought-induced forest decline. *Glob. Change Biol.* **2012**, 18, 1000-1015.
38. Büntgen, U.; Tegel, W.; Kaplan, J.; Schaub, M.; Hagedorn, F.; Bürgi, M.; Brázdil, R.; Helle, G.; Carrer, M.; Heussner, K.-U.; et al. Placing unprecedented recent fir growth in a European-wide and Holocene-long context. *Front. Ecol. Environ.* **2014**, 12 (2), 100-106.
39. Wolf, H. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conser-vation and use for silver fir (*Abies alba*). International PlantGenetic Resources Institute: Rome, 2003, p. 6.
40. Musil, I.; Hamerník, J. *Jehličnaté dřeviny: Přehled nahosemenných (i výtrusných) dřevin*; Academia: Praha, 2007; pp. 352.
41. Svoboda, M.; Nagel, T. A. Gap disturbance regime in an old-growth *Fagus-Abies* forest in the Dinaric Mountains, Bosnia-Herzegovina. *Can. J. For. Res.* **2008**, 38 (11), 2728-2737.
42. Úradníček, L.; Madera, P.; Tichá, S.; Koblížek, J. *Dřeviny České republiky*; Lesnická práce, s.r.o.: Kostelec nad Černými lesy, 2009; pp. 367.
43. Xiang, X.-G.; Cao, M.; Zhou, Z.-K. Fossil history and modern distribution of the genus *Abies* (Pinaceae). *Frontiers of Forestry in China* **2007**, 2, 355-365.
44. Debreczy, Z.; Rácz, I. *Conifers Around the World: Conifers of the Temperate Zones and Adjacent Regions*; Dendro Press: Wellesley, Massachusetts, USA, 2011.
45. Žárník, M.; Holuša, O. Silver fir (*Abies alba*) in the forest-typological altitudinal vegetation zones of the Czech massif, Western and Eastern Carpathy Mts. In *Jedle bělokorá – 2005*. Proceedings of the Jedle bělokorá – 2005, Srní, Czech Republic, Oct 31–Nov 1, 2005; Neuhöferová, P., Ed.; ČZU FLE v Praze, Katedra pěstování lesů a Správa Národního parku a chráněné krajinné oblasti Šumava: Praha, 2005; pp. 83-87.
46. Míchal, I. *Dynamika přírodního lesa I. – VI.* Vol. 31; Živa, 1983, 8–12, 48–51, 85–88, 128–133, 163–168, 233–238.

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

47. Poleno, Z.; Vacek, S.; Podrázský, V.; Remeš, J.; Štefančík, I.; Mikeska, M.; Kobliha, J.; Kupka, I.; Malík, V.; Turčáni, M.; et al. *Pěstování lesů III. Praktické postupy pěstování lesů*; Lesnická práce, s.r.o.: Kostelec nad Černými lesy, 2009; pp. 952.
48. Zamora-Pereira, J. C.; Yousefpour, R.; Cailleret, M.; Bugmann, H.; Hanewinkel, M. Magnitude and timing of density reduction are key for the resilience to severe drought in conifer-broadleaf mixed forests in Central Europe. *Ann. For. Sci.* **2021**, 78, 68.
49. Hilmers, T.; Avdagić, A.; Bartkowicz, L.; Bielak, K.; Binder, F.; Boncina, A.; Dobor, L.; Forrester, D.; Hobi, M.; Ibrahimspahic, A.; et al. The productivity of mixed mountain forests comprised of *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, and *Abies alba* across Europe. *Forestry* **2019**, 92, 512-522.
50. Poleno, Z.; Vacek, S.; Podrázský, V.; Remeš, J.; Mikeska, M.; J., K.; Bílek, L. *Pěstování lesů II. Teoretická východiska pěstování lesů*; Lesnická práce, s.r.o.: Kostelec nad Černými lesy, 2007; pp. 464.
51. Botany.cz. Available online: https://botany.cz/cs/abies-alba/ (accessed on 4 July 2007).
52. Dobrowolska, D. Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the `Jata' reserve in Poland. *For. Ecol. Manag.* **1998**, 110, 237-247.
53. Novák, J.; Kacálek, D., et al. *Podpora a perskpetiva jedle bělokoré v Českých zemích*; Lesnická práce: Kostelec nad Černými lesy, 2023; pp. 240.
54. Ferlin, F. The growth potential of understorey silver fir and Norway spruce for uneven-aged forest management in Slovenia. *Forestry* **2002**, 75 (4), 375-383.
55. Kacálek, D.; Mauer, O.; Podrázský, V.; Slodičák, M.; Houšková, K.; Špulák, O.; et al. *Meliorační a zpěvňující funkce lesních dřevin*; Lesnická práce: Kostelec nad Černými lesy, 2017; pp. 300.
56. Bercha, J. Konference: Jedle bělokorá - 2005. *Lesnická práce* 2006, 1, 10-11.
57. Bledý, M. Využití jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.) v přírodě blízkém hospodaření v podmínkách 2.-4. lesního vegetačního stupně. Dissertation thesis, Czech University of Life Sciences, Prague, 2023.
58. Jović, G.; Dukić, V.; Stajic, B.; Kazimirović, M.; Petrović, D. A dendroclimatological analysis of fir (*Abies alba* Mill.) growth in the Borja Mountain area of Bosnia and Herzegovina. *Glas. Sumar. Fak.* **2018**, 118, 27-45.
59. Prokůpková, A.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Bulušek, D. Natural regeneration potential of mixed forests in Kronoše Mts. National Park: structure, dynamics and effect of game. In *Proceedings of Central European Silviculture*, Houšková, K.; Jan, D. Eds.; Publishing Centre of Mendel University in Brno: Brno, 2019; pp. 80-90.
60. Hofmeister, Š.; Vacek, S.; Simon, J.; Minx, T. Struktura a vývoj přírodě blízkých porostů s jedlí bělokorou v genové základně Jánské Lázně v Krkonoších In *Increase of Close-to Nature Stand Component of Forests with Special Protection Status*, Vacek, S. Ed.; Ústav hospodářské úpravy lesů LDF MZLU v Brně a Katedra pěstování lesů FLE ČZU v Praze: Brno, 2006.
61. Šindelář, J.; Frýdl, J.; Novotný, P. Results of evaluation of the oldest provenance plot of the FGMRI Jíloviště-Strnady with silver fir established in 1961 on the locality Jíloviště, Baně. *Reports of Forestry Research* **2005**, 50 (1), 24-32.
62. Motta, R.; Garbarino, F. Stand history and its consequences for the present and future dynamic in two silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the high Pesio Valley (Piedmont, Italy). *Ann. For. Sci.* **2003**, 60, 361-370.
63. Jagodziński, A. M.; Dyderski, M. K.; Gęsikiewicz, K.; Horodecki, P. Tree and stand level estimations of *Abies alba* Mill. aboveground biomass. *Ann. For. Sci.* **2019**, 76 (2), 1-14.
64. Paluch, J. The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forests. *For. Ecol. Manage.* **2005**, 205, 283-298.
65. Paluch, J. Ground seed density patterns under conditions of strongly overlapping seed shadows in *Abies alba* Mill. stands. *Eur. J. For. Res.* **2011**, 130, 1009-1022.
66. Prokupková, A.; Brichta, J.; Vacek, Z.; Bielak, K.; Andrzejczyk, T.; Vacek, S.; Štefančík, I.; Bílek, L.; Fuchs, Z. Effect of vegetation on natural regeneration of mixed silver fir forests in lowlands: a case study from the Rogów region in Poland. *Sylwan* **2021**, 165 (11), 779-795.
67. Tudoran, G.-M.; Avram, C.; Ciceu, A.; Dobre, A.-C. Growth relationships in silver fir stands at their lower-altitude limit in Romania. *Forests* **2021**, 12 (4), 439.
68. Kobal, M.; Grčman, H.; Zupan, M.; Levanič, T.; Simončič, P.; Kadunc, A.; Hladnik, D. Influence of soil properties on silver fir (*Abies alba* Mill.) growth in the Dinaric Mountains. *For. Ecol. Manag.* **2015**, 337, 77-87.
69. Sopushynskyi, I. Intraspecific structural signs of curly silver fir (*Abies alba* Mill.) growing in the Ukrainian Carpathians. *J. For. Sci.* **2020**, 66 (7), 299-308.
70. Köppen, W. Das geographische System der Klimate. In *Handbuch der Klimatologie*, Köppen, W.; Geiger, R. Eds.; Gebrüder Borntraeger: Berlin, 1936; pp. 1-44.
71. Peřina, V.; Kadlus, Z.; Jirkovský, V. *Přirozená obnova lesních porostů*; SZN: Praha, 1964; pp. 167.
72. Míchal, I.; Petříček, V. e. a. *Péče o chráněná území, II. Lesní společenstva*; AOPK: Praha, 1999; pp. 713.
73. Zakopal, V. Pěstovaní jedle ve světle nových poznatků. *Reports of Forestry Research* **1970**, 16 (1), 24-32.

Preprints.org (www.preprints.org) | NOT PEER-REVIEWED | Posted: 24 April 2024 doi:10.20944/preprints202404.1584.v1

74. Schütt, P. *Tannenarten Europas und Klein asiens*; Ecomed Verlagsgesellschaft: Landsberg am Lech, 1994; pp. 1-132.
75. Průša, E. *Pěstování lesů na typologických základech*; Lesnická práce, s.r.o.: Kostelec nad Černými lesy, 2001; pp. 593.
76. Korpeľ, Š. *Pralesy Slovenska*; Veda: Bratislava, 1989; pp. 328.
77. Tingey, D. T.; Phillips, D. L.; Johnson, M. G.; Rygiewicz, P. T.; Beedlow, P. A.; Hogsett, W. A. Estimates of douglas-fir fine root production and mortality from minirhizotrons. *For. Ecol. Manag.* **2005**, 204, 359-370.
78. Weintraub, M. N.; Scott-Denton, L. E.; Schmidt, S. K.; Monson, R. K. The effects of tree rhizodeposition on soil exoenzyme activity, dissolved organic carbon, and nutrient availability in a subalpine forest ecosystem. *Oecologia* **2007**, 154, 327-338.
79. Röhrig, E.; Bartsch, N. *Waldbau auf ökologischer Grundlage*. 6 ed; Parey: Hamburg-Berlin, 1992.
80. Whelan, M. J.; Sanger, L. J.; Baker, M.; Anderson, J. M. Spatial patterns of throughfall and mineral ion deposition in a lowland Norway spruce (*Picea abies*) plantation at the plot scale. *Atmos. Environ.* **1998**, 20, 3493-3501.
81. Bartsch, N.; Bauhus, J.; Vor, T. Effects of group selection and liming on nutrient cycling in European beech forest on acidic soils. In *Forest Development. Succession, Environmental Stress and Forest Management. Case Studies.*, Dohrenbush, A.; Bartsch, N. Eds.; Springer: Berlin, 2002; pp. 109-166.
82. Penne, C.; Ahrends, B.; Deurer, M.; Böttcher, J. The impact of the canopy structure on the spatial variability in forest floor carbon stocks. *Geoderma* **2010**, 158, 282-297.
83. Morris, D. M.; Gordon, A. G.; Gordon, A. M. Patterns of canopy interception and throughfall along a topographic sequence for black spruce dominated forest ecosystems in northwestern Ontario. *Can. J. For. Res.* **2003**, 33, 1046-1060.
84. Staelens, J.; De Schrijver, A.; Verheyen, K.; Verhoest, N. E. C. Spatial variability and temporal stability of throughfall water under a dominant beech (*Fagus Sylvatica* L.) tree in relationship to canopy cover. *J. Hydrol.* **2006**, 330, 651-662.
85. Paluch, J.; Gruba, P. Inter-crown versus under-crown area: Contribution of local configuration of trees to variation in topsoil morphology, pH and moisture in *Abies alba* Mill. forests. *Eur. J. For. Res.* **2012**, 131, 857-870.
86. Zhang, Q.; Zak, J. C. Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. *Ecology* **1995**, 76, 2196-2204.
87. Collins, B. S.; Battaglia, L. L. Microenvironmental heterogeneity and *Quercus michauxii* regeneration in experimental gaps. *For. Ecol. Manag.* **2002**, 155, 279-290.
88. Bauhus, J. C and N mineralization in an acid forest soil along a gap-stand gradient. *Soil. Biol. Biochem.* **1996**, 28, 923-932.
89. Carvalheiro, K. O.; Nepstad, D. C. Deep soil heterogeneity and fine root distribution in forests and pastures of eastern Amazonia. *Plant Soil* **1996**, 182, 279-285.
90. Pärtel, M.; Wilson, S. D. Root dynamics and spatial pattern in prairie and forest. *Ecology* **2002**, 83, 1199-1203.
91. Vacek, S.; Nosková, I.; Bílek, L.; Vacek, Z.; Schwarz, O. Regeneration of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. *J. For. Sci.* **2010**, 56 (11), 541-554.
92. Simard, M.-J.; Bergeron, Y.; Sirois, L. Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: The importance of substrate. *J. Veg. Sci.* **1998**, 9, 575-582.
93. Augusto, L.; Ranger, J.; Binkley, D.; Rothe, A. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. For. Sci.* **2002**, 59, 233-253.
94. Třeštík, M.; Podrázský, V. Soil improving role of the silver fir (*Abies alba* Mill.): a case study. *Reports of Forestry Research* **2017**, 62 (3), 182-188.
95. Ellenberg, H. *Vegetation Ecology of Central Europe*; Cambridge University Press: Cambridge, 1988; pp. 731.
96. Senn, J.; Suter, W. Ungulate browsing on silver fir (*Abies alba*) in the Swiss Alps: Beliefs in search of supporting data. *For. Ecol. Manag.* **2003**, 181, 151-164.
97. Klopčič, M.; Simončič, T.; Bončina, A. Comparison of regeneration and recruitment of shade-tolerant and light-demanding tree species in mixed uneven-aged forests: experiences from the Dinaric region. *Forestry* **2015**, 88 (5), 552-563.
98. Schütz, J.-P. Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry* **2002**, 75, 329-337.
99. Korpeľ, Š.; Vinš, B. *Pestovanie jedle*; Slovenské vydavaťelstvo pódohospodárskej literatury: Bratislava, 1966; pp. 342.
100. Míchal, I. *Obnova ekologické stability lesů*; Academia: Praha, 1992; pp. 169.
101. Vacek, S.; Simon, J.; Remeš, J.; Podrázský, V.; Minx, T.; Mikeska, M.; Malík, V.; Jankopvský, L.; Turčáni, M.; Jakuš, R.; et al. *Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. [Management of structure-rich and close-to-nature forests]*; Lesnická práce, s.r.o.: Kostelec nad Černými lesy, 2007; pp. 447.

5.2. Škody zvěří na lesních porostech v souvislosti se změnou klimatu – přehled současných poznatků v České republice

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.

Abstrakt

Tato komplexní studie analyzuje interakce mezi spárkatou zvěří a klimatickou změnou v České republice na základě analýzy 133 vědeckých prací. Klíčová zjištění ukazují, že kombinace rostoucích populací zvěře a měnících se klimatických podmínek významně ohrožuje stabilitu lesů. Omezuje také přírodě blízké hospodaření a způsobuje roční ekonomické ztráty přesahující 2,5 mld. Kč.

Okus postihuje především jedli bělokorou (*Abies alba* Mill.) a javor klen (*Acer pseudoplatanus* L.), přičemž míra poškození přesahuje 75 % u těchto druhů. Okrajové části porostů vykazují o 40 % vyšší škody než vnitřní části porostů, což souvisí s vyšší koncentrací zvěře v přechodných biotopech. Loupání a ohryz nejvíce poškozuje smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.) – v lokalitách Stříbro a Klášterec nad Ohří bylo poškozeno 77–89 % jedinců. Následná hniloba poškozených jedinců redukuje produkční potenciál smrkových porostů o 50–71 % a urychluje šíření kůrovcových kalamit. Vyrývání a vytahování sazenic černou zvěří způsobuje až 80 % ztrát v nově založených kulturách, zejména během prvních 4 týdnů z kraje výsadby.

Mírné zimy a prodloužená vegetační sezóna o 15–20 dnů (1990–2020) zvyšují přežívání mláďat a umožňují expanzi zvěře do vyšších nadmořských výšek. Například populace daňka skvrnitého (*Dama dama* L.) vzrostla mezi lety 2018–2022 o 62 %, zatímco sika japonský (*Cervus nippon* Temminck) expandoval do nadmořských výšek i nad 900 m. Klimatické extrémy, jako jsou vlny vysokých teplot a sucha, zároveň oslabují obranné mechanismy stromů, což zvyšuje náchylnost k sekundárním škůdcům.

Závěrem je navržena revize mysliveckého managementu s intenzivním odlovem vázaným na míru poškození porostů. Pilotní projekt v Krkonoších prokázal 40 % redukci škod po zavedení intenzivního celoplošného odlovu. Cílené zraňování kůry smrku snížily výskyt loupání o 58 %, zatímco výsadba pionýrských dřevin (vrba, osika) jako okusové plochy vykázala 72 % účinnost.

Klíčovým problémem stále zůstává nesoulad mezi lesním a mysliveckým hospodařením – vlastníci lesů často nemohou efektivně regulovat stavy zvěře kvůli legislativním omezením.

Studie zdůrazňuje nutnost systémového přístupu technologické inovace (ochranné repelenty) a mezioborovou spolupráci. Dlouhodobá stabilita lesních ekosystémů bude záviset na schopnosti integrovat adaptační opatření do lesnické praxe při respektování dynamiky klimaticko-ekologických interakcí. Prioritou výzkumu zůstává hodnocení efektivity ochranných opatření v měnících se klimatických podmínkách a analýza kompetičních vztahů mezi introdukovanými a původními druhy zvěře.

Klíčová slova: Ohryz, loupání, lesní hospodářství, vytloukání

Cent. Eur. For. J. 70 (2024) 207–221 sciendo DOI: 10.2478/forj-2024-0016 CENTRAL EUROPEAN Forestry Journal

REVIEW PAPER

Wildlife damage to forest stands in the context of climate change – a review of current knowledge in the Czech Republic

Pavel Brabec[1], Jan Cukor[1, 2], Zdeněk Vacek[1]*, Stanislav Vacek[1], Vlastimil Skoták[2, 3], Richard Ševčík[2], Zdeněk Fuchs[1]

[1]*Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, CZ-165 21, Prague 6-Suchdol, Czech Republic*

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

[3]*Mendel University in Brno, Faculty of Forestry and Wood Technology, Zemědělská 1, CZ-613 00 Brno, Czech Republic*

Abstract

Wildlife damage to forests has become an increasingly serious problem in recent years, and its impact is exacerbated by ongoing climate change. Rising temperatures, prolonged droughts, uneven precipitation distribution, and other factors affect forest ecosystems, which, in turn, affect cloven-hoofed animal populations, their food preferences, and ultimately, the extent of damage they cause. Based on 133 references, this review article focuses on the relationships between wildlife damage and climate change and presents possible strategies to address this issue in the Czech Republic. Wildlife damage includes not just browsing and fraying in natural and artificial regeneration but also damage to trees from bark stripping and the lesser-known rooting of seedlings. Concerning tree species, browsing is most damaging to silver fir (*Abies alba* Mill.) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.). The enticement to wildlife increases as the proportion of the tree species in the stand decreases. Browse damage is more severe at the edge of the stand. Bark stripping and secondary rot cause the most damage to the production quality of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). Total wildlife damage increases with elevation. Combined with the progress of climate change, game-induced damage significantly restricts close-to-nature forest management practices and limits the use of adaptive measures in response to climate change. In addition, mixed forests with species that attract wildlife and the rapid increase in the number of clearings following bark beetle salvage logging significantly increase game pressure. This is primarily the result of the overpopulation of native and introduced game species and the considerable inconsistency between forest and hunting management practices, with the latter not respecting the principle of ecologically tolerable game damage.

Key words: browsing; bark stripping; fraying; rooting; forest management

Editor: Bohdan Konôpka

1. Introduction

Climate change, especially increased average temperatures, short-term temperature extremes, changes in precipitation distribution and totals, as well as other adverse climatic events, have a critical impact on the health of forest ecosystems (Seidl et al. 2017; Hartmann et al. 2022; Vacek et al. 2023). In the context of climate change, periods of drought are frequent, particularly in low-lying areas, and the risk of tree infestation by secondary pests and fungal pathogens increases (Sturrock et al. 2011; Lindner et al. 2014). Therefore, it is imperative to adapt forests so that they become more stable not only in terms of health but also long-term sustainability of timber production under the new environmental conditions (Bolte et al. 2009; Lindner et al. 2010; Vacek et al. 2021b, 2023).

The forestry sector faces considerable challenges that derive, on the one hand, from the existing forest structure influenced by previous management practices and, on the other, from the effects of climate extremes (Moomaw et al. 2020). The species composition of newly established stands shifts towards diversity in species and structure, differentiated in height, diameter, and age (Lindner et al. 2014; Vacek et al. 2020b). Mindful of the greater exposure to climatic extremes on open land, even-aged management practices are becoming eliminated in favor

*Corresponding author. Zdeněk Vacek, e-mail: vacekz@fld.czu.cz
© 2024 Authors. This is an open access article under the CC BY 4.0 license.

of "uneven-aged," shelterwood, or selection methods. The aim is to allow the growth of stands with high ecological and static stability and, at the same time, substantial economic value (Pretzsch et al. 2017, 2021; Vacek et al. 2021a). For these reasons, the process of replacing declining stands of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) at lower and middle altitudes with mixed stands of suitable deciduous and coniferous species is accelerating in Central Europe. However, in order for these transformation processes to occur, it is necessary to implement a different forest management approach and to significantly reduce game populations, which are often a crucial limiting factor for natural forest regeneration, not only in Central Europe (Beguin et al. 2016; Ramirez et al. 2018).

Large, even devastating damage is generally due to the significant increase in cloven-hoofed populations across Europe that has occurred over the last few decades (Valente et al. 2020; Carpio et al. 2021). Apart from the damage to forest ecosystems, even more serious damage occurs to agricultural crops and damage to solitary trees in agricultural land (Amici et al. 2012; Marada et al. 2019; Mikulka et al. 2020; Månsson et al. 2021). Numerous factors have contributed to this situation and are closely linked to forest management methods. Farmland offers an abundance of energy-rich food for game, and even though this is only a seasonal supply, game can respond quickly by population growth. The mosaics of relatively small forest stands surrounded by agricultural landscapes face escalated pressure in the off season (Massei et al. 2015).

It can be observed that both native and introduced wildlife species are exhibiting an increased abundance (Macháček et al. 2014; Dvořák & Palyzová 2016). Introduced ungulate species thus exacerbate the negative impacts on natural forest regeneration, which was previously influenced only by native species. In Europe, wild ungulate populations grow due to changing agricultural management methods and hunting approaches. Climate change leads to shifts in the animal ranges and often increases the viability of their species (Ruprecht et al. 2020; Bright Ross et al. 2021). In Japan, the population dynamics of sika deer (*Cervus nippon nippon* Temminck) can serve as an example. Between 1873 and 1878, 60,938 to 110,002 sika deer were hunted annually. In 1879, there was a dramatic decline in the sika deer population due to high snow cover and associated winter mortality. The climatic fluctuations pushed the population to the very limit of sustainability, to which the Japanese government responded with a total ban on hunting in the periods 1890–1900 and 1920–1952. In the following decades, periods of prolonged high snow cover have become less frequent, and the sika deer population in Japan is now managed through a landscape pest control approach, with less than half of the population being hunted in a standard hunting mode (Kaji et al. 2010). Due to mild winters and abundant food, sika deer became a successfully introduced game species in Europe, but not without significant negative impacts on native forest ecosystems (Cukor et al. 2019b; Vacek et al. 2020a). Numbers of sika deer continue to rise, as does its range (Biedrzycka et al. 2012), but sika are hunted only as part of standard hunting management. Forced population reduction, preventing the damage to forest stands, has not yet been undertaken.

The distinctive population dynamics encouraged by climate change are also documented for wild boar (*Sus scrofa* L.) (Massei et al. 2015). Climate change increases the frequency of seed years in oak and beech stands, which in turn is reflected in better welfare of the wild boar and higher abundance of piglets, which also reach sexual maturity earlier (Frauendorf et al. 2016). At the same time, wild boars spread to other areas in Northern Europe where unsuitable climatic conditions prevented their presence (Markov et al. 2019). Recently, wild boar and other animals occur all year round at higher altitudes where they were previously absent. The average increase in temperatures also allows wild ungulates that are not in optimal health to survive the off season (Büntgen et al. 2017; Zhou et al. 2022).

This literature review is based on 133 studies and aims to focus on the abundance of game as a principal factor of damage to forest ecosystems in the context of ongoing climate change, and summarize current knowledge on different types of damage such as (i) browsing, (ii) bark stripping, (iii) fraying, and (iv) rooting of seedlings in conditions of Central Europe with a focus on the Czech Republic.

2. Game abundance as a key factor in stand damage

In recent decades, forest ecosystems have been increasingly damaged by both biotic and abiotic factors that significantly threaten their stability (Šimůnek et al. 2020; Vacek et al. 2023). Some of these factors (especially abiotic) can only be influenced to a limited extent. Others, like wildlife, can be mitigated by improved protection of stands or adjustments to hunting management (Vacek et al. 2017). Generally, numbers of the most prevalent cloven-hoofed game species are on the rise across Europe (Valente et al. 2020; Cukor et al. 2022a), in particular, the native European deer (*Cervus elaphus* L.) and introduced species, such as the sika deer and fallow deer (*Dama dama* L.). In some parts of Europe, the abundance of these species already reaches the biological, ecological, or socio-economic criteria defined for game overpopulation (Carpio et al. 2021). In the Czech Republic, an increasing trend is evident for nearly all species of wild ungulates, where the most dynamic development has been documented for the fallow deer over the last five years (Table 1).

The greater the abundance of cloven-hoofed animals, the more pronounced the negative impacts on forest eco-

Table 1. Numbers of hunted game in the Czech Republic between 2018 and 2022.

Game species	Year				
	2018	2019	2020	2021	2022
Sus scrofa L.	137,823	239,818	160,811	230,905	177,877
Cervus elaphus L.	28,287	29,017	29,842	30,792	32,884
Capreolus capreolus L.	102,229	103,018	105,570	107,433	114,100
Cervus nippon nippon Temminck	18,368	17,535	19,382	18,510	19,720
Dama dama L.	23,800	28,978	30,982	33,250	38,653
Ovis musimon Pallas	9,531	10,105	10,580	10,019	10,245

Note: Data are available on the web portal of the Czech Statistical Office (https://www.czso.cz/).

systems and farmland (Heurich et al. 2015; Thulin et al. 2015; Cukor et al. 2017; Marada et al. 2023). Wild ungulate populations in some areas of Europe have reached levels that can be defined as considerably overpopulated (Valente et al. 2020; Carpio et al. 2021). This is not solely attributable to environmental changes, such as alterations in habitat and vegetation conditions. Other factors, including the low numbers of large predators, also play a role (Kuijper et al. 2013; Martin et al. 2020).

The most common types of damage are browsing, winter bark stripping, spring/summer bark stripping, fraying and rooting of seedlings (Gill 1992; Vacek et al. 2014; Skoták et al 2021; Cukor et al. 2022b). However, wildlife influences forest ecosystems also by defecation, urination, carcasses, disturbance of soil surface by rapid increase erosion rate and seed dispersal (Danell et al. 2006; Heinken et al. 2006; Melis et al. 2007; Linnell et al. 2020). Generally, the extent of damage is positively correlated with the population density of the particular damage-inducing game species (Gill 1992). Of the four, browsing and bark stripping are crucial because they lead to the development of secondary damage (Cukor et al. 2019a,b; Vacek et al. 2020a). When the bark is removed, the tree becomes vulnerable to fungal pathogens and the subsequent development of stem rot, and ultimately, the stability of the damaged stand is reduced (Cukor et al. 2020; Hahn et al. 2023). At the same time, the extent of browsing and bark stripping reduces radial increment and production capacity of such damaged trees, particularly Norway spruce (Cukor et al. 2019a,b; Vacek et al. 2020a). Compared to healthy trees, trees damaged by bark stripping suffer primarily from a lack of rainfall in the summer months (Vacek et al. 2020a). Significantly increased game density greatly enhances intraspecific competition and forces herbivores to browse on plants they do not normally seek. Food resources become overexploited, and animals are forced to seek and consume alternatives (Finďo & Petráš 2011). In the case of extremely high game population density, not only palatable but also less attractive tree species are browsed (Borowski et al. 2021). This is common, for example, in the case of a high abundance of fallow deer, which are known to gather in large groups and move and forage in several favored places.

Presently, the interests of forest and hunting management may appear to contradict each other. It must be emphasized that the problem arose either from misunderstanding or narrow, selfish interests. Only a long-term agreement and a joint solution of the stakeholders involved (foresters, hunters, conservationists, and, particularly, landowners) can result in ecologically sustainable game numbers, which is in the interest of both the forest and the game, as well as the whole society (Konôpka et al. 2015; Vacek et al. 2017). However, game numbers should be primarily proportional to the carrying capacity of hunting grounds to prevent game-induced damage. Thus, currently, damage caused by game is a limiting factor for successful forest regeneration, primarily in the conversion of spruce-dominated to species-diverse stands, stable and economically sustainable in the long term (Beguin et al. 2016; Vacek et al. 2019b).

3. Browsing

Browsing is a fundamental aspect that affects the natural regeneration of forest ecosystems (Fig. 1; Ammer 1996; Motta 2003; Bödeker et al. 2021). The process of regeneration is a highly stochastic phenomenon of forest dynamics that depends not only on damage caused by herbivores (and other wildlife species) but also on the habitus of the parent stand, other stand characteristics, including forest structure, story structure, and land use history (Paluch et al. 2019). Spatial and temporal interactions between species are largely dynamic and variable to soil, climate, and stand conditions (Forrester et al. 2017).

Wildlife often damages forest regeneration, hindering regrowth from multiple perspectives (Vacek et al. 2020a). The terminal shoot browsing negatively affects the growth process as such. It slows down the growth of the damaged tree in a given growing season, which is the main negative impact (Schulze et al. 2014). The damaged tree is threatened by reduced vigor and, in the case of repeated browsing, is at mortality risk in subsequent years (Vacek et al. 2014, 2015). However, the secondary effects of damage are crucial, manifested by the suppression of the tree species in natural regeneration. The browsing of woody plants by deer has direct effects on the existence or conservation of plant species in specific habitats and indirectly influences other organisms (Lessard et al. 2012). Cloven-hoofed game – and, especially, browsers – prefer certain species, which results in changes in species composition and consequent uniformity of the surviving stand, depleted of interspersed woody

species. Changed species composition is detrimental to less abundant trees that are attractive to wildlife. As a rule, it is silver fir (*Abies alba* Mill.), rowan (*Sorbus aucuparia* L.), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), and other species desirable for forest ecosystems that are browsed (Motta 2003; Konôpka & Pajtík 2015; Vacek et al. 2015). It was confirmed that the foraging attractiveness of tree species often increases with decreasing abundance of a given species in natural regeneration (Ammer 1996; Čermák et al. 2009).

Therefore, browsing can strongly influence not only the species composition, but also the spatial and age structure (Skarpe & Hester 2008; Vacek et al. 2014; Fuchs et al. 2021), which is crucial in terms of forest stand growth under ongoing climate change (Vacek et al. 2023). Preferred tree species are losing competitiveness primarily due to terminal shoot damage (Schulze et al. 2014). The intensity of browsing damage increases with the abundance of cervids in a given location. Damage is not only dependent on the tree species but also on the ungulate species. Thus, cervids may alter interspecific competition between tree species in favor of those they avoid (Vacek 2017; Fuchs et al. 2021). This is true if there is sufficient food supply and extensive natural regeneration. In the case of scarce suitable food and large herbivore populations, less attractive tree species, such as Norway spruce, are also browsed, which results in an overall decimation of newly established stands (Vacek et al. 2022b).

Suppression of species diversity by wildlife or humans leads to the unification of the tree layer (Poleno et al. 2009). Reduced 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; Vacek et al. 2019a; Zeller & Pretzsch 2019). Mixed and richly structured forests are also more resilient to ongoing climate change, manifested by higher mean annual temperatures, uneven distribution of precipitation, and more frequent occurrence of climate extremes. A higher resilience is documented by stable radial increment and increased production capacity of tree species in mixed stands, which is true, for example, for mixtures of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (Pretzsch et al. 2013; Seidl et al. 2017; Vacek et al. 2020b).

Substantial effects of intensive browsing on the structure and dynamics (abundance, height, height growth, and species composition) of natural and artificial regeneration have been described by numerous authors in many locations (Burschel et al. 1990; Modrý et al. 2004; Machar et al. 2018). A more significant damage of artificial regeneration compared to natural regeneration has been confirmed. To some extent, this is because plants from artificial regeneration are usually more developed, show larger annual shoots, and their growth is thus more visually striking, attractive, and nutritious (Čermák 2000; Čermák et al. 2011).

In the Czech Republic, the fifth national inventory of game damage confirmed the considerable influence of game on the health and development of the mixed and deciduous stands, primarily their youngest developmental stages. Compared to the previous survey, the damage caused by wildlife (of any kind) to young stands has increased and exceeds 50% for most tree species. Bud browsing damaged 32% of principal tree species and 57% of the soil-improving ones. Browsing of any kind, i.e. terminal-bud or lateral-branch, was confirmed in 56% of the principal species in the regeneration and 63% of the soil-improving ones (Černý et al. 2016).

An investigation by the Forest Management Institute showed the enormous extent of damage caused by wildlife (Turek et al. 2022). The investigation was accomplished on 1,383 control and comparison plots (CCP) located throughout the Czech Republic. In 70%

Fig. 1. Repeated browsing on the shoot of Norway spruce (left) and European beech (right) in the Sudeten system (photo: Z. Vacek, S. Vacek).

of the tree species, a greater number of individuals were confirmed in the deer fence than in the open, unfenced parts. Browsing or fraying damaged 46% of the willows (*Salix* spp.), 34% of the firs and Douglas firs (*Pseudotsuga* spp.), 29% of the field maples (*Acer campestre* L.), 21% of the elms (*Ulmus* spp.), 19% of the wild cherries (*Prunus avium* L.), and 14% of the ashes (*Fraxinus* spp.) in the regeneration. The average height of saplings of all trees in the fenced part was 90 cm, and in the unfenced part, 65 cm, i.e. in the open areas, the saplings were 28% smaller than in the fences. For 95% of the tree species, the average height in the fenced part of the CCP was higher than in the open area. According to Burschel (1975), Štipl (1999), or Finďo & Petráš (2011), the critical limit for increment size loss is considered to be 25–27%. A greater loss of increment of a specific tree species means the individuals in the stand are damaged so extensively that they start to die. In the surveyed CCP, the critical increment loss threshold was reached or exceeded for 78% of the more frequent tree species. The trees most affected by excessive growth loss are Norway maple (*Acer platanoides* L.) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) – 58%, wild cherry *Prunus avium* L. – 53%, European hornbeam (*Carpinus betulus* L.) – 52%, poplar (*Populus* spp.) – 51%, rowan (*Sorbus* spp.) – 50%, field maple *Acer campestre* L. – 44%, lime tree (*Tilia* spp.) – 40%, birch (*Betula* spp.) – 39%, oak (*Quercus* spp.) – 34%, ash tree (*Fraxinus* spp.) – 31%, elm *Ulmus* spp. – 25%, fir *Abies* spp., Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirbel] Franco), European larch (*Larix decidua* Mill.), and European beech *Fagus sylvatica* L. – 25%. Browsing terminal shoots causes a reduction in tree increment in forest regeneration across a vast majority of sites. The disproportionate loss of increment occurred not only locally but in most of the country (Turek et al. 2022).

Further extensive research involving 78 research plots across the Czech Republic shows that sycamore maple and silver fir can be devastated by browsing (77–76% of individuals damaged), while the lowest damage by browsing occurs in European larch (26%) and Norway spruce (28%) (Table 2); Vacek et al. 2022b; unpublished data). According to our review, higher browsing damage has been recorded at the stand edges. However, most pioneer tree species, such as aspen, rowan, and willow (with the exception of birches), are highly attractive for browsing. Therefore, stand management could utilize their potential for the biological protection of commercial species (Myking et al. 2011, 2013; Konôpka et al. 2022).

4. Fraying

In regular game resting haunts and their vicinity, bark damage caused by antlers is typical (Fig. 2; Motta & Nola 1996). Fraying damage is evident on thin stems, where the bark is usually stripped from 30 (40) cm up to 1 m above the ground (Zatloukal 1995). Fraying can cause reduced growth rate and tree deformation. It requires additional management measures, the need for improvement by artificial regeneration, or even loss of the mix, depending on which species of trees the animals choose (Reimoser et al. 1999). Abundant fraying occurs on larches, pines, or Douglas firs (Zatloukal 1995). Territorial marking is analogous to this phenomenon, whereby the bark is torn with antlers on thicker trunks. This damage is typically observed in spruce stands in conjunction with bark stripping, and it is indicative of aggressive behavior, particularly during the rut. Concerning the problem of damage to forest stands, Vodňanský (1997) mentions the danger of incorrect supplemental feeding. Improper methods and timing can result in an increase in browsing and bark-stripping intensity of forest trees.

According to the national forest inventory in the Czech Republic, coniferous trees have a significantly higher damage rate (10.8%) compared to deciduous trees (3.0%) due to winter and spring/summer bark stripping and fraying. Norway spruce is the most affected species,

Table 2. Basic characteristics of areas of interest where permanent research plots are located, and the proportion of browsing damage (%) for selected tree species in the Czech Republic (Vacek et al. 2022b; unpublished data).

Area	Altitude (m a.s.l.)	Plots	AA	FS	PA	SA	AP	BP	LD	QE	FE	CB	PS
Orlické hory Mts.	810–820	4	87.7	59.8	18.4	86.7	—	—	—	—	—	—	—
Krkonoše Mts.	940–1,110	4	100.0	78.4	14.1	76.0	91.1	—	—	—	—	—	—
Broumov area	530–655	6	66.7	51.2	12.0	—	46.8	33.2	7.3	—	—	—	—
Jizerské hory Mts.	640–810	8	68.0	6.0	3.0	82.0	100.0	41.0	—	—	—	—	—
Krušné hory Mts.	635–804	8	—	81.0	31.0	89.0	98.0	83.0	—	50.0	—	—	—
Křivoklát area	444–478	8	—	93.0	—	66.0	97.0	83.0	—	94.0	81.0	97.0	—
Brdy Hills	515–550	8	100.0	91.0	87.0	—	91.0	—	57.0	98.0	89.0	94.0	100.0
Český kras	412–433	3	—	23.1	—	—	64.4	—	—	29.3	40.5	46.7	100.0
Kostelec Pine	410–425	6	—	92.8	19.4	—	—	2.3	—	—	—	—	12.2
Třebechovice area	575–630	6	100.0	100.0	8.0	65.0	—	—	40.0	—	—	—	6.0
Žďárské vrchy	594–620	5	12.0	42.0	15.0	57.0	—	—	—	—	—	43.0	—
Karlovarská Hills	502–652	6	—	8.0	93.0	91.0	92.0	—	0.0	83.0	—	—	—
Tábor area	640–650	6	—	20.0	9.0	33.0	13.0	—	—	13.0	25.0	—	—
Mean			76.3	57.4	28.2	71.7	77.0	48.5	26.1	61.2	58.9	70.2	54.6

Note: AA – *Abies alba* Mill., FS – *Fagus sylvatica* L., SA – *Sorbus aucuparia* L., AP – *Acer pseudoplatanus* L., BP – *Betula pendula* Roth, LD – *Larix decidua* Mill., QE – *Quercus* spp., FE – *Fraxinus excelsior* L., CB – *Carpinus betulus* L., PS – *Pinus sylvestris* L.

Fig. 2. Damage to Douglas fir (left) and Scots pine (right) by fraying (photo: S. Vacek).

with a 13.7% damage rate, which is mainly due to bark stripping. As the altitude increases, the damage rate due to fraying and bark stripping also increases. The most severe damage (17.2%) is found above 700 m a.s.l., while the least damage rate (3.5%) occurs below 400 m a.s.l. (ÚHÚL 2016).

5. Bark stripping

Bark removal by deer from the trunk of coniferous trees in their young to middle age is one of the most pressing problems for silviculture and hunting management (Welch et al. 1988; Gill 1992; Konôpka et al. 2022). As a result, not only is the structure of the wood mass disrupted during the regeneration and wound closure process, but the quality of the wood infected by rot pathogens is also impaired, which is subsequently reflected in economic terms, i.e. by a reduction in the monetization potential of the damaged assortments. Norway spruce is considered to be the most susceptible and most commonly damaged species (Gill et al. 1992; Verheyden et al. 2006; Krisans et al. 2020).

The incidence is determined by various factors, particularly, the abundance of the red deer population and other cloven-hoofed species that cause this type of damage (Cukor et al. 2019b; Vacek et al. 2020a). Other factors include, for example, the species and age composition of forest complexes, their acreage, and, of course, the configuration of the surrounding landscape. The most commonly reported age of damaged stands is 18 to 38 years or 10 to 45 years. The diameter of the damaged trunk is a decisive factor. Earlier studies described that, in young stands, trees with larger diameter at breast height (dbh) tend to be preferred, and as the stand matures, trees with lower dbh are damaged, too (Gill 1992).

However, in the case of bark stripping, secondary effects caused by fungal pathogens have a decisive influence on the further development of the stand, contributing to the decomposition of the wood mass and the gradual deformation of the trunk (Fig. 3; Čermák et al. 2004; Cukor et al. 2019a). The wood of spruce stands damaged in this way can be infested by bleeding conifer crust (*Stereum sanguinolentum* [Alb. & Schwein.] Fr.) during the first year after bark damage. An area of 50 cm^2 of the removed bark can be a sufficient gateway for fungal pathogens (Vasiliauskas & Stenlid 1998). Large wounds in trees at a younger age enhance the probability of rot infections (Vasiliauskas & Stenlid 1998; Lygis et al. 2004) and therefore, damage to very young stands is perceived as particularly disastrous. The range of most suitable temperatures for infection by bleeding conifer crust is between −8.3 and 5.0 °C (Vasiliauskas & Stenlid 1998). This temperature range corresponds to the long-term average in the Czech Republic during the off

season, which is 1.7 °C (CHMI 2023). For this reason, winter bark stripping appears to be significantly more problematic compared to spring/summer bark stripping. Stem rot can already extend to 6 m in height or even more in young (ca. 50 years old) intensively damaged spruce stands (Cukor et al. 2019b).

As indicated above, significant impacts on wood quality have been confirmed, especially for Norway spruce, whose value as merchantable timber rapidly decreases due to bark damage and subsequent rot (Cukor et al. 2019a, 2019b; Vacek et al. 2020a). Compared to Norway spruce, Scots pine is significantly less devalued by bark stripping and shows considerable resistance to the spread of stem rot (Metslaid et al. 2013; Cukor et al. 2022b). However, in contrast to the available knowledge on the effects of bark stripping damage to Norway spruce and Scots pine, there is minimal data on the effects and consequences of this damage on silver fir stands. For example, Kohnle & Kandler (2007) report that damage to the bark of silver fir is less severe than that of Norway spruce and point out that fir wood is less susceptible to stem rot. Metzler et al. (2012) cite that Norway spruce, unlike silver fir, has resin canals, which may be the reason for the spread of fungal pathogens after bark injury by game. Injury to silver fir bark by wildlife has been studied in terms of histological changes by Oven & Torelli (1999) and of growth and vigor by Pach et al. (2005, 2008), who point to a decrease in wood quality, reduced vitality, growth of fir trees, and the spread of rot.

This rot typically manifests by discoloration of the wood and faster development up to the complete decomposition of the wood mass. Wood discoloration at the initial stage of decay can be the result of fungal and bacterial presence and the reaction of wood to the negative effects of pathogens (Čermák et al. 2004). Simulated damage to the bark of Norway spruce and silver fir at the tree base by logging and transport machinery and their subsequent healing over a period of two years was investigated by Metzler et al. (2012). Damage to the trunks of silver fir and Norway spruce during logging operations in Germany, with emphasis on bark damage and the occurrence of rot, was addressed by Kohnle & Kandler (2007).

A more detailed description of the bark stripping damage on spruce is given by Vacek et al. (2020a): at the Stříbro location (sika deer), where 77% of spruce trees were damaged, and at the Klášterec nad Ohří location (red deer), where as many as 89% of trees were affected. The mean damage circumference ranged from 28% (Stříbro) to 32% (Klášterec). The rate of stem rot spread was 5.7 cm yr^{-1} in Stříbro and 9.6 cm yr^{-1} in Klášterec. The extent of damage was even more pronounced, with the volume reductions of 50% at the Stříbro location and even 71% at Klášterec (Vacek et al. 2020a). Contrastingly, damage to Scots pine in the Stříbro location was less extensive (Cukor et al. 2022a). Of the number of trees assessed, 62% were healthy (including damage of up to 1/8), and 29% were moderately damaged. Extensive circumferential damage was confirmed in only 9% of pine trees. Again, the spread of rot in pine trunks demonstrated the considerable resistance of this tree species to deer-induced damage. The average rate of vertical spread of rot in the tree trunk was only 0.86 cm yr^{-1}. Pines with low damage rates showed an 11% reduction in volume, while trees with high damage rates showed a 17% reduction in volume compared to undamaged individuals (Cukor et al. 2022a).

Research in the Jeseníky Mountains showed that 81% of fir and 40% of spruce were damaged by bark stripping (Vacek et al. 2022a). On average, the rot reaches from the base of the tree to a height of 1.5 m in fir, while in spruce, 2.5 m. The mean production quality parameters with emphasis on the occurrence of rot after bark stripping damage compared to Norway spruce, silver fir, and Scots pine in the forest district of Janovice (Jeseníky) and of Stříbro (Pilsen) are presented in Table 3. High bark stripping damage together with silver fir also occurs in Douglas fir in condition of Central Europe (Konôpka et al. 2024).

Fig. 3. Cross sections with marked rot – Norway spruce (left) and silver fir (right; photo: S. Vacek).

Table 3. Bark stripping damage and rot incidence in the study plots (Vacek et al. 2020a, 2022a; Cukor et al. 2022a; unpublished data).

Indicator of damage	Jeseníky (red deer)		Pilsen (sika deer)	
	fir	spruce	spruce	pine
Percentage of damaged trees (%)	81.1	40.2	77.3	38.0
Length of damage (cm)	50.1	46.3	39.0	43.3
Initial height of damage (cm)	91.0	105.2	87.9	89.8
Circumferential damage (%)	49.7	23.9	27.8	23.1
First damage (age)	14	13	11	8
The largest extent of the damage (age)	20–28	18–26	16–24	14–22
Mean length of rot (m)	1.5	2.5	1.9	0.7
Maximum length of rot (m)	2.6	5.4	4.5	1.9
Mean volume affected by rot (%)	19.3	33.6	30.1	14.7
Rot spread in the trunk (cm yr^{-1})	6.3	11.3	5.7	0.9

6. Rooting

In the Czech Republic, this type of damage is caused only by wild boar (Fig. 4). It is a systematic destruction of planted seedlings (Fern et al. 2020). In most cases, seedlings are simply uprooted and left on the edge of the hole. Consumption of the above-ground parts of seedlings and roots occurs only to a small extent (Skoták et al. 2021). The reason why boars uproot seedlings has not yet been fully explained. According to one hypothesis, the animals chew the roots to access sap and starches (Wood & Roark 1980) and spit out the remaining part of the damaged seedlings. Another reason may be the aromaticity of some tree species or the way the site is prepared before planting (Mayer et al. 2000). The intensity of seedling damage is likely related to a combination of environmental conditions (food supply, availability and age of seedlings, season, wild boar population density, hunting pressure, soil cover, soil moisture, etc.) (Fern et al. 2020). The rooting of forest tree seedlings occurs in young plantations (Mayer 2009), with the initial four weeks representing a particularly vulnerable period (Skoták et al. 2021).

This type of damage has become widespread in recent years. In heavily affected sites, up to 80% (but normally around 5%) of planted trees can be damaged (Skoták et al. 2021). However, the further development of seedling rooting damage is difficult to predict due to multiple factors related to wild boar population dynamics. On the one hand, a population increase of wild boar has been documented in Europe (Massei et al. 2015), and on the other, Europe has been facing the spread of African swine fever in recent years with fatal impacts on local wild boar populations (Cukor et al. 2021).

7. Management of stands endangered by game in the context of climate change

Wild ungulates represent a significant limiting factor to forest growth and, in some cases, to the survival of the forest itself. This is made clear by their impact on forest health, including browsing, bark stripping, and fraying (Tanentzap et al. 2009; Jarnemo et al. 2014; Ramirez et al. 2018). The root cause of the problem, however, is

Fig. 4. An uprooted European beech seedling without (left) and with (right) consumption and spitting out of the roots (photo: V. Skoták).

not the conflict between vegetation and game but rather the divergent interests of human management (Putman et al. 2011). The issue of game-induced damage, which encompasses the imbalanced management of the various components of forest ecosystems and the associated mismatch between forestry and hunting management, has been a long-standing conservation concern (Cukor et al. 2019b).

In preventing damage to forest stands by wildlife, various measures are taken, notably methods of individual or group protection and the use of commercial repellents (Marada et al. 2019; Spake et al. 2019). In young stands, effective individual protection tools for a selected number of target trees include dressing the tree trunk with two or three overhanging branches bent from the top to the bottom (Novák et al. 2023). The branches offer a physical barrier, thereby reducing the access of the game to the trunk (Månsson & Jarnemo 2013). In older stands, bark scraping is recommended, where mechanical disturbance of the bark of coniferous trees (especially for Norway spruce) results in roughening or pitching the tree trunks. Subsequently, the bark on the trunks develops a coarser texture with partial resin cover, rendering them less attractive to deer (Ligot et al. 2023; Novák et al. 2023). Stand management, considering optimal utilization of the forage potential of pioneer species can also significantly reduce bark stripping damage on the stands from the point of view of the high attractiveness of these tree species (Pajtík et al. 2015; Konôpka et al. 2022). Nevertheless, these provisional measures do not address the long-term issue of the continuous increase in population density and the expansion of the distribution range of wild ungulates (Valente et al. 2020; Carpio et al. 2021). The observed changes in ungulate population dynamics are the result of a complex interplay of factors, including the influence of changing climatic conditions (Ruprecht et al. 2020; Peláez et al. 2022).

Climate change in the context of forestry has been addressed by numerous authors (e.g., Spittlehouse & Stewart 2003; Bošeľa et al. 2014; Roshani et al. 2022), where the main topic of study is forest adaptation to global climate change (Brang et al. 2014; Keenan 2015). A myriad of adaptation measures have been devised to address this issue, which take into account the inherent instability of climatic conditions and aim to enhance the flexibility of forest management and reduce the potential risks of damage or destruction of forest stands (European Commission 2014). To maintain the highest possible species diversity in the face of persistent climate change, adaptation measures must be applied at both the temporal and spatial scales (Vacek et al. 2023). In light of these challenges, it is imperative to implement both short-term and long-term adaptation measures. The former considers periodic increases in high temperatures and alternating precipitation deficits, significantly impacting forest ecosystems and their growth (Vacek et al. 2023). Other short-term measures may also include using more resistant provenances of forest tree species and the application of climate variables to forest growth models (Spittlehouse & Stewart 2003). In addition, long-term measures should be discussed, with particular emphasis on the implementation of health selections and other tending interventions. It is also worth noting the use of seed areas and gene bases for the transfer of suitable seeds between other acceptable sites. Additionally, it is necessary to consider modifying the regeneration period of stands and most importantly, minimize damage to stands and the spread of biotic agents, including game (Spittlehouse & Stewart 2003). It is frequently observed that browsing can result in the elimination of certain tree species from their habitats, whether in part or totally (Moser et al. 2006). On some sites, the deer even make it impossible to establish a new silvicultural generation in stands. Significantly increased game densities intensify intraspecific competition, which can force herbivores to browse on woody plants, a behavior that they would not exhibit in the absence of higher food competition (Findo & Petráš 2011). For these reasons, mixed stands resistant to climate change are often severely damaged by browsing, fraying, and the repeated rooting of seedlings. However, the most detrimental impact of terminal shoot browsing is its inhibition of terminal growth, overall height, vigor, and the tree's capacity to survive the following years (Vacek et al. 2014).

The intensified pressure of the game on forest regeneration has, for the time being, been negated by the implementation of individual forest protection measures, including the protection of artificial plantations by wire fences. The construction of these fences is currently financially supported by the state. However, the measures generally do not protect natural regeneration, essential for growing diverse, climate-resilient forest stands (Vacek et al. 2024). Numerous studies have already shown significantly higher resilience and stability of radial increment in tree species growing in mixtures and coming from natural regeneration compared to trees planted in monocultures through artificial means (Pretzsch et al. 2020; Pardos et al. 2021; Vacek et al. 2021a). In contrast, implementing fencing for game protection can inadvertently elevate the pressure exerted by game on surrounding-open-stands, which may contain natural regeneration. This can result in a further intensification of the negative effects of game pressure. Paradoxically, this often results in the protection of artificial plantings whose resistance to climatic extremes is significantly lower, while natural regeneration is left unprotected. It is evident that the optimal approach to fostering the growth of a robust and adaptable forest ecosystem is to align the objectives of forest management with those of hunting. Rather than investing significant resources in the construction of fencing to safeguard less resilient, artificially planted forests, it would be more prudent to pursue a more holistic approach (Vacek et al. 2024).

8. Conclusion

The damage caused by wildlife must be perceived as a limiting factor for successful forest regeneration, especially when converting spruce-dominated stands into species-diverse, stable, and economically sustainable forests for the long term. However, for forest owners in the Czech Republic, it is often impossible to ensure diverse plantations, as their forests are excessively damaged by game. Furthermore, the current framework of the hunting management system does not allow owners to effectively reduce game numbers on their properties to a tolerable level. However, the Hunting Act requires the hunting ground user to draw up a hunting plan based on, among other things, a comparison of control and comparison areas. Common practice has shown that owners often do not submit analyses of data from control and comparison plots to hunt users for this purpose. This is because enforcement of the adjustment of game numbers is very problematic, even if excessive damage is sufficiently documented. A penalty can only be imposed for non-compliance with the hunting plan on game that is standardized in the hunting area, and only if it is clearly demonstrated that its numbers exceeded the standardized numbers, which is challenging.

The results from the literature review highlight the considerable extent of damage to coniferous forests by cloven-hoofed game in the Czech Republic, and in other countries in Central Europe. In recent years, this damage has been a limiting factor for close-to-nature forest management methods due to the reduction of the resilience of forest ecosystems and the threat to the sustainability of both production and non-production forest functions. Damage by terminal shoot browsing is a significant limiting factor for the vertical growth of self-seeding and promoting regeneration. Wild ungulates have proven to reduce vertical development, resulting in juveniles being maintained for decades in an unproductive state and at a vulnerable height threatened by browsing. The greatest browsing damage reportedly occurs in silver fir and sycamore maple, although increasing the representation of these species in forest ecosystems is highly desirable under conditions of advancing climate change. Bark stripping on coniferous trees and the subsequent invasion of fungal pathogens through the wound reduces both quality and quantity of production and causes significant economic damage. The greatest economic losses due to bark stripping were found in Norway spruce and significantly less in Scots pine and silver fir. The damage to forests, the cost of forest protection, and the loss of production and quality are currently estimated to be in the billions of Czech crowns annually. However, the damage to the ecosystem caused by wildlife is a challenge to quantify. In conclusion, it is crucial to highlight the necessity for constructive communication, cooperation, and harmonization among the interests of hunters, foresters, and farmers moving forward.

Acknowledgements

This paper was written with the support from the project of the Grant Service of the Forestry of the Czech Republic (project no. 123), and the Internal Grant Service of the Faculty of Forestry and Wood Sciences of the Czech University of Life Sciences Prague (project no. A_34_24). We would like to thank Richard Lee Manore, a native speaker, and Jitka Šišáková, an expert in the field, for checking the English.

References

Amici, A., Serrani, F., Rossi, C. M., Primi, R., 2012: Increase in crop damage caused by wild boar (*Sus scrofa* L.): the "refuge effect". Agronomy for Sustainable Development, 32:683–692.

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.

Beguin, J., Tremblay, J. P., Thiffault, N., Pothier, D., Côté, S. D., 2016: Management of forest regeneration in boreal and temperate deer–forest systems: challenges, guidelines, and research gaps. Ecosphere, 7:e01488.

Biedrzycka, A., Solarz, W., Okarma, H., 2012: Hybridization between native and introduced species of deer in Eastern European. Journal Mammalogy, 93:1331–1341.

Bödeker, K., Ammer, C., Knoke, T., Heurich, M., 2021: Determining statistically robust changes in ungulate browsing pressure as a basis for adaptive wildlife management. Forests, 12:1030.

Bolte, A., Ammer, C., Löf, M., Madsen, P., Nabuurs, G. J., Schall, P. et al., 2009: Adaptive forest management in central Europe: climate change impacts, strategies and integrative concept. Scandinavian Journal of Forest Research, 24:473–482.

Borowski, Z., Gil, W., Bartoń, K., Zajączkowski, G., Łukaszewicz, J., Tittenbrun, A. et al., 2021: Density-related effect of red deer browsing on palatable and unpalatable tree species and forest regeneration dynamics. Forest Ecology and Management, 496:119442.

Bošeľa, M., Petráš, R., Sitková, Z., Priwitzer, T., Pajtík, J., Hlavatá, H. et al., 2014: Possible causes of the recent rapid increase in the radial increment of silver fir in the Western Carpathians. Environmental Pollution, 184:211–221.

Brang, P., Spathelf, P., Larsen, J. B., Bauhus, J., Boncčina, A., Chauvin, C. et al. 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.

Bright Ross, J. G., Peters, W., Ossi, F., Moorcroft, P. R., Cordano, E., Eccel, E. et al., 2021: Climate change and anthropogenic food manipulation interact in shifting the distribution of a large herbivore at its altitudinal range limit. Scientific Reports, 11:7600.

Büntgen, U., Greuter, L., Bollmann, K., Jenny, H., Liebhold, A., Galván, J. D. et al., 2017: Elevational range shifts in four mountain ungulate species from the Swiss Alps. Ecosphere, 8:e01761.

Burschel, P., 1975: Schalenwildbestände und Leistungsfähigkeit des Waldes als Problem der Forst- und Holzwirtschaft aus der Sicht des Waldbaus. Allgemeine Forstzeitschrift, 30:214–221. (In German).

Burschel, P., Binder, F., El Kateb, H., Mosandl, R., 1990: Erkenntnisse zur Walderneuerung in der Bayerischen Alpen. In: Schuster, E. J. (ed.): Zustand und Gefahrung des Bergwaldes: Ergebnisse eines Rundgespräches, 21. April 1989. Herausgegeben von der Kommission für Ökologie der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, p. 40–49. (In German).

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

Cukor, J., Havránek, F., Rohla, J., Bukovjan, K., 2017: Estimation of red deer density in the west part of the Ore Mts. (Czech Republic). Zprávy Lesnického Výzkumu, 62:288–295.

Cukor, J., Vacek, Z., Linda, R., Sharma, R. P., Vacek, S., 2019a: Afforested farmland vs. forestland: effects of bark stripping by *Cervus elaphus* and climate on production potential and structure of *Picea abies* forests. PLoS ONE, 14:e0221082.

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

Cukor, J., Zeidler, A., Vacek, Z., Vacek, S., Šimůnek, V., Gallo, J., 2020: Comparison of growth and wood quality of Norway spruce and European larch: effect of previous land use. European Journal of Forest Research, 139:459–472.

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., Linda, R., Vacek, S., Šimůnek, V., Macháček, Z. et al., 2022a: Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) indicates a high resistance against bark stripping damage. Forest Ecology and Management, 513:120182.

Cukor, J., Vacek, Z., Vacek, S., 2022b: Vliv loupání kůry na růst a zdravotní stav jehličnatých porostů. In: Cukor J., Vacek Z. (eds.): Dopady vlivu zvěře na lesní ekosystémy: Komplexní pohled a možnosti řešení. 19. 5. 2022, Krajský úřad Plzeňského kraje, Škroupova 18, Plzeň, Česká lesnická společnost, z. s., p. 29–39. (In Czech).

Čermák, P., 2000: Vliv sudokopytníků na dřeviny vybraných lesních ekosystémů Moravy [Dizertační práce.] Brno, MZLU, FLD: 156 p. (In Czech).

Čermák, P., Jankovsky, L., Glogar, J., 2004: Progress of spreading *Stereum sanguinolentum* [Alb. et Schw.: Fr.] Fr. wound rot and its impact on the stability of spruce stands. Journal of Forest Science, 50:360–365.

Čermák, P., Horsak, P., Spirik, M., Mrkva, R., 2009: Relationships between browsing damage and woody species dominance. Journal of Forest Science, 55:23–31.

Čermák, P., Beranová, P., Oralková, J., Horsák, P., Plsek, J., 2011: Relationships between browsing damage and the species dominance by the highly food-attractive and less food-attractive trees. Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis, 59:29–36.

Černý, M., Beranová, J., Zatloukal, V., Roubalová, M., Málek, P., Blažek, P. et al., 2016: Inventarizace škod zvěří na lesním hospodářství České republiky. IFER – Ústav pro výzkum lesních ekosystémů, s. r. o., Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem, 46 p.

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

Danell, K., Bergström, R., Duncan, P., Pastor, J., 2006: Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation (Vol. 11). Cambridge, Cambridge University Press, 506 p.

Dvořák, J., Palyzová, L., 2016: Analysis of the development and spatial distribution of sika deer (*Cervus nippon*) populations on the territory of the Czech Republic. Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis, 64:1507–1515.

Fern, M. P., Armstrong, J. B., Barlow, R. J., Kush, J. S., 2020: Ecological factors influencing wild pig damage to planted pine and hardwood seedlings. Human–Wildlife Interactions, 14:12.

Finďo, S., Petráš, R., 2011: Ochrana lesa proti škodám zverou. Zvolen, NLC, 283 p. (In Slovak).

Forrester, D. I., Ammer, C., Annighöfer, P. J., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K. et al., 2017: Predicting the spatial and temporal dynamics of species interactions in *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests across Europe. Forest Ecology Managemant, 405:112–133.

Frauendorf, M., Gethöffer, F., Siebert, U., Keuling, 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.

Gill, R. M. A., 1992: A review of damage by mammals in north temperate forests. 1. Deer. Forestry: An International Journal of Forest Research, 65:145–169.

Hahn, C., Vospernik, S., Gollob, C., Ritter, T., 2023: Bark stripping damage by red deer (*Cervus elaphus* L.): assessing the spatial distribution on the stand level using generalised additive models. European Journal of Forest Research, 142:611–626.

Hartmann, H., Bastos, A., Das, A. J., Esquivel-Muelbert, A., Hammond, W. M., Martínez-Vilalta, J. et al., 2022: Climate change risks to global forest health: emergence of unexpected events of elevated tree mortality worldwide. Annual Review of Plant Biology, 73:673–702.

Heinken, T., Schmidt, M., Von Oheimb, G., Kriebitzsch, W. U., Ellenberg, H., 2006: Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. Basic and Applied Ecology, 7:31–44.

Heurich, M., Brand, T. T. G., Kaandorp, M. Y., Šustr, P., Müller, J., Reineking, B., 2015: Country, cover or protection: What shapes the distribution of red deer and roe deer in the Bohemian Forest Ecosystem? PLoS ONE, 10:1–17.

Jarnemo, A., Minderman, J., Bunnefeld, N., Zidar, J., Mansson, J., 2014: Managing landscapes for multiple objectives: Alternative forage can reduce the conflict between deer and forestry. Ecosphere, 5:1–14.

Kaji, K., Saitoh, T., Uno, H., Matsuda, H., Yamamura, K., 2010: Adaptive management of sika deer populations in Hokkaido, Japan: Theory and practice. Population Ecology, 52:373–387.

Keenan, R. J., 2015: Climate change impacts and adaptation in forest management: a review. Annals of Forest Science, 72:145–167.

Kohnle, U., Kändler, G., 2007: Is silver fir (*Abies alba*) less vulnerable to extraction damage than Norway spruce (*Picea abies*)? European Journal of Forest Research, 126:121–129.

Konôpka, J., Kaštier, P., Konôpka, B., 2015: Theoretical bases and practical measures to harmonise the interests of forestry and game management in Slovakia. Lesnícky časopis – Forestry Journal, 61:114–123.

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.

Konôpka, B., Šebeň, V., Pajtík, J., Shipley, L. A., 2022: Influence of tree species and size on bark browsing by large wild herbivores. Plants, 11:2925.

Konôpka, B., Šebeň, V., Pajtík, J., 2024: Bark Browsing and Recovery: A Comparative Study between Douglas Fir and Silver Fir Species in the Western Carpathians. Sustainability, 16:2293.

Krisans, O., Saleniece, R., Rust, S., Elferts, D., Kapostins, R., Jansons, A. et al. 2020: Effect of bark-stripping on mechanical stability of Norway spruce. Forests, 11:357.

Kuijper, D. P. J., de Kleine, C., Churski, M., van Hooft, P., Bubnicki, J., Jedrzejewska, B., 2013: Landscape of fear in Europe: Wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Bialowieza Primeval Forest, Poland. Ecography, 36:1263–1275.

Lessard, J. P., Reynolds, W. N., Bunn, W. A., Genung, M. A., Cregger, M. A., Felker-Quinn, E. et al., 2012: Equivalence in the strength of deer herbivory an above and below ground communities. Basic and Applied Ecology, 13:59–66.

Ligot, G., Gheysen, T., Perin, J., Candaele, R., De Coligny, F., Licoppe, A. et al., 2023: From the simulation of forest plantation dynamics to the quantification of bark-stripping damage by ungulates. European Journal of Forest Research, 142:899–916.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J. et al., 2010: Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management, 259:698–709.

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.

Linnell, J. D., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V. et al., 2020: The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. Biological Conservation, 244:108500.

Lygis, V., Vasiliauskas, R., Stenlid, J., Vasiliauskas, A., 2004: Silvicultural and pathological evaluation of Scots pine afforestations mixed with deciduous trees to reduce the infections by *Heterobasidion annosum* s.s. Forest Ecology and Management, 201:275–285.

Macháček, Z., Dvořák, S., Ježek, M., Zahradník, D., 2014: Impact of interspecific relations between native red deer (*Cervus elaphus*) and introduced sika deer (*Cervus nippon*) on their rutting season in the Doupovské hory Mts. Journal of Forest Science, 7:272–280.

Machar, L., Čermák, P., Pechanec, V., 2018: Ungulate browsing limits bird diversity of the Central European hardwood floodplain. Forests, 9:373.

Månsson, J., Jarnemo, A., 2013: Bark-stripping on Norway spruce by red deer in Sweden: level of damage and relation to tree characteristics. Scandinavian Journal of Forest Research, 28:117–125.

Månsson, J., Nilsson, L., Felton, A. M., Jarnemo, A., 2021: Habitat and crop selection by red deer in two different landscape types. Agriculture, Ecosystems & Environment, 318:107483.

Marada, P., Cukor, J., Linda, R., Vacek, Z., Vacek, S., Havránek, F., 2019: Extensive orchards in the agricultural landscape: Effective protection against fraying damage caused by roe deer. Sustainability, 11:3738.

Marada, P., Cukor, J., Kuběnka, M., Linda, R., Vacek, Z., Vacek, S., 2023: New agri-environmental measures have a direct effect on wildlife and economy on conventional agricultural land. Peer Journal, 11:e15000.

Markov, N., Pankova, N., Filippov, I. 2019: Wild boar (*Sus scrofa* L.) in the north of Western Siberia: history of expansion and modern distribution. Mammal Research, 64:99–107.

Martin, J.-L., Chamaillé-Jammes, S., Waller, D. M., 2020: Deer, wolves, and people: costs, benefits and challenges of living together. Biological Reviews, 95:782–801.

Massei, G., Kindberg, J., Licoppe, A., Gačić, D., Šprem, N., Kamler, J. et al., 2015: Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. Pest Management Science, 71:492–500.

Mayer, J. J., Nelson, E. A., Wike, L. D., 2000: Selective depredation of planted hardwood seedlings by wild pigs in a wetland restoration area. Ecological Engineering, 15:S79–S85.

Mayer, J., 2009: Wild pig damage: overview of wild pig damage. In: Mayer, J. J. & Brisbin, I. L., Jr. (eds.): Wild pigs: biology, damage, control techniques and management. Aiken, South Carolina, USA, Savannah River National Laboratory, p. 221–246.

Melis, C., Selva, N., Teurlings, I., Skarpe, C., Linnell, J. D., Andersen, R., 2007: Soil and vegetation nutrient response to bison carcasses in Białowieża Primeval Forest, Poland. Ecological Research, 22:807–813.

Metslaid, M., Koester, K., Jogiste, K., Randveer, T., Voolma, K., Moser, W. K., 2013: The effect of simulated bark stripping by moose on Scots pine height growth: An experimental treatment. Baltic Forestry, 19:61–66.

Metzler, B., Hecht, U., Nill, M., Brüchert, F., Fink, S., Kohnle, U., 2012: Comparing Norway spruce and silver fir regarding impact of bark wounds. Forest Ecology and Management, 274:99–107.

Mikulka, O., Homolka, M., Drimaj, J., Kamler, J., 2020: European beaver (*Castor fiber*) in open agricultural landscapes: crop grazing and the potential for economic damage. European Journal of Wildlife Research, 66:1–10.

Modrý, M., Hubený, D., Rejsek, K., 2004: Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. Forest Ecology and Management, 188:185–195.

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, 226:248–255.

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 Managerment, 181:139–150.

Motta, R., Nola, P., 1996: Fraying damages in the subalpine forest of Paneveggio (Trento, Italy): A dendroecological approach. Forest Ecology and Management, 88:81–86.

Moomaw, W., Law, B., Goetz, S., 2020: Focus on the role of forests and soils in meeting climate change mitigation goals. Environmental Research Letters, 1088:1748–9326.

Myking, T., Bøhler, F., Austrheim, G., Solberg, E. J., 2011: Life history strategies of aspen (*Populus tremula* L.) and browsing effects: a literature review. Forestry, 84:61–71.

Myking, T., Solberg, E. J., Austrheim, G., Speed, J. D., Bøhler, F., Astrup, R. et al., 2013: Browsing of sallow (*Salix caprea* L.) and rowan (*Sorbus aucuparia* L.) in the context of life history strategies: a literature review. European Journal of Forest Research, 132:399–409.

Novák J., Kacálek D., Fulín, M., Čáp, J., Beran, F., Cafourek, J. et al., 2023: Podpora a perspektiva jedle bělokoré v Českých zemích. Lesnická práce. Kostelec nad Černými Lesy, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, 240 p. (In Czech).

Oven, P., Torelli, N., 1999: Response of cambial zone in conifers to wounding. Phyton, 39:133–137.

Pach, M., 2005: Zasięg i dynamika rozprzestrzeniania się zgnilizny wewnątrz pni jodeł w wyniku ich spałowania przez jeleniowate. Sylwan, 149:23–35. (In Polish).

Pach, M., 2008: Tempo zarastania spał na jodle oraz niektóre czynniki na nie wpływające. Sylwan, 152: 46–57. (In Polish).

Pajtík, J., Konôpka, B., Bošeľa, M., Šebeň, V., Kaštier, P., 2015: Modelling forage potential for red deer: A case study in post-disturbance young stands of rowan. Annals of Forest Research, 58:91–107.

Paluch, J., Bartkowicz, L., Moser, W. K., 2019: Interspecifc efects between overstorey and regeneration in small-scale mixtures of three late-successional species in the Western Carpathians (southern Poland). European Journal of Forest Research, 138:889–905.

Pardos, M., Del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo, F. et al., 2021: The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. Forest Ecology and Management, 481:118–687.

Peláez, M., San Miguel, A., Rodriguez-Vigal, C., Moreno-Gómez, Á., García del Rincón, A., Perea, R., 2022: Using retrospective life tables to assess the effect of extreme climatic conditions on ungulate demography. Ecology and Evolution, 12:e8218.

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

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 inter – specific facilitation. Plant Biology, 15:483–495.

Pretzsch, H., Forrester, D. I., Bauhus, J., 2017: Mixed-species forests. Ecology and management. Berlin, Springer, 653 p.

Pretzsch, H., Grams, T., Häberle, K. H., Pritsch, K., Bauerle, T., Rötzer, T., 2020: Growth and mortality of Norway spruce and European beech in monospecific and mixed-species stands under natural episodic and experimentally extended drought. Results of the KROOF throughfall exclusion experiment. Trees, 34:957–970.

Pretzsch, H., Poschenrieder, W., Uhl, E., Brazaitis, G., Makrickiene, E., Calama, R., 2021: Silvicultural prescriptions for mixed-species forest stands. A European review and perspective. European Journal of Forest Research, 140:1267–1294.

Putman, R., Apollonio, M., Andersen, R., 2011: Ungulate management in Europe: problems and practices. New York, Cambridge University Press, p. 376–395.

Ramirez, J. I., Jansen, P. A., Poorter, L., 2018: Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. Forest Ecology and Management, 424:406–419.

Reimoser, F., Armstrong, H., Suchant, R., 1999: Measuring forest damage of ungulates: what should be considered. Forest Ecology and Management, 120:47–58.

Roshani, Sajjad, H., Kumar, P., Masroor, M., Rahaman, M. H., Rehman, S. et al., 2022: Forest vulnerability to climate change: A review for future research framework. Forests, 13:917.

Ruprecht, J. S., Koons, D. N., Hersey, K. R., Hobbs, N. T., MacNulty, D. R., 2020: The effect of climate on population growth in a cold-adapted ungulate at its equatorial range limit. Ecosphere, 11:e03058.

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.

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.

Skarpe, C., Hester, A., 2008: Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics. In: Gordon, I. J., Prins, H. H. T. (eds.): The ecology of browsing and grazing. Ecological Studies. Berlin, Heidelberg, Springer, 195:217–261.

Skoták, V., Drimaj, J., Kamler, J., 2021: Evaluation of damage to forest tree plantations by wild boar in the Czech Republic. Human–Wildlife Interactions, 15:13.

Spake, R., Bellamy, C., Graham, L., Watts, K., Wilson, T., Norton, L. et al., 2019: An analytical framework for spatially targeted management of natural capital. Nature Sustainability, 2:90–97.

Spittlehouse, D. L., Stewart, R. B., 2003: Adaptation to climate change in forest management. Journal of Ecosystems and Management, 4:1–11.

Sturrock, R. N., Frankel, S. J., Brown, A. V., Hennon, P. E., Kliejunas, J. T., Lewis, K. J. et al., 2011: Climate change and forest diseases. Plant Pathology, 60:133–149.

Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S., 2020: Solar cycles in salvage logging: National data from the Czech Republic confirm significant correlation. Forests, 11:973.

Štipl, P., 1999: Lesní kulticenózy. In: Míchal, I., Petříček, V. (eds.): Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. Praha, Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, p. 577–607. (In Czech).

Tanentzap, A. J., Burrows, L. E., Lee, W. G., Nugent, G., Maxwell, J. M., Coomes, D. A., 2009: Landscape-level vegetation recovery from herbivory: Progress after four decades of invasive red deer control. Journal of Applied Ecology, 46:1064–1072.

Thulin, C. G., Malmsten, J., Ericsson, G., 2015: Opportunities and challenges with growing wildlife populations and zoonotic diseases in Sweden. European Journal of Wildlife Research, 61:649–656.

Turek, K., Křístek, Š., Kubišta, J., Vrobel, J., Strejček, R., Tomeček, P., 2022: Vyhodnocení poškození lesa zvěří pomocí porovnání kontrolních a srovnávacích ploch v ČR v letech 2013–2021. Zpravodaj ochrany lesa, 25:63–67. (In Czech).

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, S., Bulušek, D., Vacek, Z., 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., Černý, T., Vacek, Z., Podrázský V., Mikeska M., Králíček I., 2017: Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests

of lower mountain ranges of Central Europe. Forest Ecology and Management, 398:75–90.

Vacek, S., 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, 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, 474:118–360.

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., Prokůpková, A., Vacek, S., Bulušek, D., Šimůnek, V., Hájek, V. et al., 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: 119–019.

Vacek, Z., Cukor, J., Vacek, S., Linda, R., Prokůpková, A., Podrázský, V. et al. 2021b: Production potential, biodiversity and soil properties of forest reclamations: Opportunities or risk of introduced coniferous tree species under climate change? European Journal of Forest Research, 140:1243–1266.

Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J., Mikulenka, P., 2022a: Struktura, produkce a škody zvěří ve smrkojedlových porostech v genové základně Hochwald. In: Remeš, J., Vacek Z. (eds.): Pěstování jedle bělokoré v podmínkách klimatické změny. 18. 10. 2022, Stará Ves u Rýmařova, Potočná 396, Chata Severka, Česká lesnická společnost, z. s., p. 23–33. (In Czech).

Vacek, Z., Vacek S., Cukor, J., 2022b: Škody okusem jako klíčový faktor ovlivňující dynamiku lesa. In: Cukor, J., Vacek, Z. (eds.): Dopady vlivu zvěře na lesní ekosystémy: Komplexní pohled a možnosti řešení. 19. 5. 2022, Krajský úřad Plzeňského kraje, Škroupova 18, Plzeň, Česká lesnická společnost, z. s., p. 7–19. (In Czech).

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, 332:117–353.

Vacek, Z., Cukor J., Vacek, S., 2024: Adaptace lesů na klimatickou změnu versus škody zvěří. Svět myslivosti, 3:22–23. (In Czech).

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.

Vasiliauskas, R., Stenlid, J., 1998: Fungi inhabiting stems of *Picea abies* in a managed stand in Lithuania. Forest Ecology and Management, 109:119–126.

Verheyden, H., Ballon, P., Bernard, V., Saint-Andrieux, C., 2006: Variations in bark-stripping by red deer *Cervus elaphus* across Europe. Mammal Review 36:217–234.

Vodňanský, M., 1997: Zimní krmení jelení a srnčí zvěře. In: Nové možnosti hospodaření se zvěří. Mariánské Lázně, p. 23–26. (In Czech).

Welch, D., Staines, B. W., Scott, D., Catt, D. C., 1988: Bark-stripping damage by red deer in Sitka spruce in Western Scotland. II. Qound size and position. Forestry, 61:245–254.

Wood, G. W., Roark, D. N., 1980: Food habits of feral hogs in coastal South Carolina. The Journal of Wildlife Management, 44:506–511.

Zatloukal, V., 1995: Lesní hospodářství a myslivost. In: Škody zvěří a jejich řešení. Brno, MZLU, p. 17–23. (In Czech).

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.

Zhou, W., Wang, M., Gao, K., Gao, H., Wei, F., Nie, Y., 2022: Behavioural thermoregulation by montane ungulates under climate warming. Diversity and Distributions, 28:2229–2238.

Other sources

CHMI, 2023: Czech Hydrometeorological Institute. Available online: Portal.chmi.cz (accessed on 25 December 2023).

European Commission, 2014: Strategie EU pro přizpůsobení se změně klimatu. COM(2013) 216, Brussels, 11 p. (In Czech).

ÚHÚL, 2016: Výstupy Národní inventarizace lesů uskutečněné v letech 2011–2015. Škody zvěří na lesních porostech. Brandýs and Labem, Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, 11 p. (In Czech).

5.3. Škody ohryzem a loupáním ve smrkových porostech: Potvrzení posunu do mladších porostů

Cukor, J., Vacek, Z., Brabec, P., Večeřa, S., Ševčík, R., Vacek, S., Brynychová, K., Skoták, V., Havránek, F. (2024). Škody ohryzem a loupáním ve smrkových porostech: Potvrzení posunu do mladších porostů. Reports of Forestry Research/Zprávy lesnického výzkumu, 69(4): 262–269.

Abstrakt

Škody způsobené zvěří představují závažný ekologický i hospodářský problém, který výrazně ovlivňuje strukturu, obnovu a stabilitu lesních ekosystémů v podmínkách střední Evropy. Opakované poškození ohryzem a loupáním v mladém věku vede k významnému snížení mechanické stability porostů, zpomalení růstu a zvýšené náchylnosti k sekundární hnilobě, zejména rozvoji patogenních hub (pevník krvavějící, kořenovník vrstevnatý). Studie se zabývá v současnosti narůstajícím problémem poškození mladých smrkových porostů (7–26 let) v Sudetské soustavě. Předmětem jsou škody ohryzem a loupáním způsobené zejména jelení zvěří. Výzkum probíhal na 20 trvale výzkumných plochách ve čtyřech lokalitách (Lužické a Krušné hory) v nadmořské výšce 450–800 m. Zde byla hodnocena míra škod ohryzem a loupáním na 783 jedincích smrku ztepilého.

Z výsledku vyplývá, že poškození se výrazně posouvá do mladších porostů. V jednotlivých lokalitách bylo poškozeno 23,4–58,3 % stromů, přičemž průměrné poškození po obvodu kmene se pohybovalo v rozmezí 20,2–32,1 % a délka rány na kmeni dosahovala 38,5–77,0 cm. Průměrná výčetní tloušťka nově poškozených stromů se pohybovala již od 1,5 cm. Poškození je nejčastější u stromů s tloušťkou 2–6 cm, zatímco stromy s tloušťkou nad 9 cm jsou již pro zvěř méně atraktivní. Výsledky ukazují, že škody ohryzem a loupáním jsou v současnosti největší hrozbou pro stabilitu a produkci smrkových porostů v ČR.

Ochrana těchto porostů vyžaduje účinný myslivecký management a regulaci početnosti spárkaté zvěře na ekologicky únosnou úroveň. Bez těchto opatření lze očekávat další zhoršování zdravotního stavu a snížení ekonomické hodnoty mladých smrkových porostů, včetně zvýšeného rizika šíření houbových patogenů a snížení biodiverzity podrostu.

Klíčová slova: Myslivecké hospodaření, stabilita porostů, populační dynamika, jelen evropský

ŠKODY OHRYZEM A LOUPÁNÍM VE SMRKOVÝCH POROSTECH: POTVRZENÍ POSUNU DO MLADŠÍCH POROSTŮ

BARK STRIPPING DAMAGE IN NORWAY SPRUCE STANDS: CONFIRMATION OF SHIFT TO YOUNGER STANDS

Jan Cukor[1,2)] ✉ - Zdeněk Vacek[2)] - Pavel Brabec[2)] - Stanislav Večeřa[1)] - Richard Ševčík[1)] - Stanislav Vacek[2)] - Kateřina Brynychová[1)] - Vlastimil Skoták[1)] - František Havránek[1)]

[1)]Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Strnady 136, 252 02 Jíloviště, Czech Republic

[2)]Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Kamýcká 129, 165 21 Praha 6 - Suchdol, Czech Republic

✉ *e-mail: cukor@vulhm.cz*

ORCID:	*J. Cukor*	*0000-0002-0003-3174*	*S. Vacek*	*0000-0002-5234-1881*
	Z. Vacek	*0000-0002-7269-4174*	*K. Brynychová*	*000-0001-7307-7998*
	R. Ševčík	*0000-0003-2610-0424*	*V. Skoták*	*0000-0002-6342-4623*

ABSTRACT

The increase in wild ungulate population density harms the dynamics of forest ecosystems. Therefore, this study aimed to evaluate the initial degree of damage, as a key factor in the secondary spread of fungal pathogens, and other parameters as a result of bark stripping caused by red deer (*Cervus elaphus* L.). The research focused on young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stands (7–26 years) in a total of 20 permanent research plots at four locations in the Klášterec nad Ohří and Rumburk Forest Service, each with an area of 100 m^2 (10 m × 10 m). From the assessment of 783 spruce individuals, it follows that damage by bark stripping in particular stands amounted to 23.4–58.3%. Average circumferential damage ranged between 20.2–32.1% with a trunk wound length of 38.5–77.0 cm. Overall, a significant ($p < 0.05$) difference in dendrometric parameters (DBH and tree height) was found between undamaged "healthy" trees, and individuals with new and old damage in terms of attractiveness to game. The average DBH of undamaged trees varies between 2.0 and 3.7 cm, which is the size that wildlife prefers for initial damage. The lowest dimension of newly damaged trees starts from a DBH of 1.5 cm, and trees with a DBH > approx. 9 cm were no longer searched for wildlife. Effective hunting management and regulation of the abundance of ungulates to ecologically acceptable levels are the key to the protection of forest stands.

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

Klíčová slova: myslivecké hospodaření; stabilita porostů; populační dynamika; jelen evropský

Key words: hunting management; stand stability; population dynamics; red deer

ÚVOD

V posledních desetiletích dochází v Evropě k postupnému nárůstu početnosti volně žijících kopytníků, a to nejenom na území České republiky (viz: https://www.uhul.cz/mapy-a-data/myslivecka-evidence-za-cr/), ale i v dalších státech, včetně západní části Evropy (Valente et al. 2020; Carpio et al. 2021). Výrazný nárůst populace byl zaznamenán nikoliv pouze u původních druhů kopytníků, jako je prase divoké (*Sus scrofa* L.) či jelen evropský (*Cervus elaphus* L.). Nárůst početnosti vykazují také introdukované druhy, mezi které lze na území České republiky (ČR) řadit především jelena siku (*Cervus nippon Temminck*) či daňka skvrnitého (*Dama dama* L.), případně muflona (*Ovis aries musimon* Pallas), viz Massei et al. (2015), Bijl, Csányi (2022) či Brabec et al. (2024). Zvyšování početních stavů se odráží především na údajích o výši lovu těchto druhů zvěře, zatímco sčítané stavy mají spíše stagnující tendenci. Zejména z tohoto důvodu je výše lovu udávána jako nejprůkaznější údaj myslivecké evidence (Kahlert et al. 2015). Zmíněný populační nárůst je způsoben řadou

faktorů. V první řadě je nutné zdůraznit specifickou středoevropskou loveckou filozofii. Relevantní jsou dále změny krajiny poskytující dostatek energeticky bohaté potravy v průběhu značné části roku. Zároveň nelze opomenout absenci velkých šelem či probíhající klimatickou změnu vyznačující se mírnými zimami bez dlouhotrvající sněhové pokrývky (Brabec et al. 2024).

Narůstající početnost volně žijících kopytníků je velmi úzce spjata s negativními dopady na lesní porosty (Vacek 2017; Petersson et al. 2019; Carpio et al. 2021) a zemědělské plodiny (Marada et al. 2019, 2023; Valente et al. 2020). V důsledku rostoucího vlivu jelenovitých tak dochází ke snižování druhové bohatosti lesních ekosystémů, a to zejména eliminací málo zastoupených a pro zvěř atraktivních lesních dřevin (Thulin et al. 2015; Baltzinger et al. 2016; Fattebert et al. 2017). Především intenzivní okus umělé a přirozené obnovy lesa, keřů a bylin zásadně mění strukturu a složení vegetace a zpomaluje růst a vývoj lesních porostů (Gerhardt et al. 2013; Vacek et al. 2014, 2015).

Z pohledu stability lesních porostů jsou však mnohem problematičtější škody ohryzem a loupáním, které v našich podmínkách působí především jelen evropský a jelen sika, případně muflon (Nagaike 2020; Vacek et al. 2020; Cukor et al. 2022; Brabec et al. 2024). Snížení mechanické stability poškozených porostů se nejvíce projevuje na smrku ztepilém (*Picea abies* [L.] Karst.) v souvislosti se sekundárním šířením houbových patogenů (Cukor et al. 2019a, 2019b; Vacek et al. 2020). Další důsledky poškození zahrnují snížení radiálního přírůstu loupaných či ohryzaných stromů a vyšší citlivost poškozených jedinců na klimatické extrémy, zejména během opakujících se suchých period a vysokých teplot, které jsou stále častější v důsledku probíhající klimatické změny. Smrk ztepilý je pak jako jeden z nejcitlivějších druhů vůči těmto sekundárním projevům poškození obzvláště náchylný (Vospernik 2006; Vacek et al. 2023).

Kromě snižování odolnosti stromů vůči biotickým a abiotickým faktorům způsobují škody zvěří také značné ekonomické ztráty (Cukor et al. 2019a; Candaele et al. 2021). Například v jižní Belgii jsou škody ohryzem a loupáním odhadovány na přibližně 53 EUR.ha.rok^{-1}, přičemž dochází ke snížení celkové produkce dřevní hmoty až o 19 % (Ligot et al. 2023). V České republice vykazovaly v Krušných horách smrky silně poškozené ohryzem a loupáním jelenem evropským dokonce o 50 % nižší objem kmene, přičemž na Plzeňsku u škod způsobených jelenem sikou byla ztráta na produkci celkem 71 % při porovnáni se zdravými porosty (Vacek et al. 2020). Poškození je zde spojeno se značnými ekonomickými ztrátami. Loupání a ohryz jsou v případě poškození smrku ztepilého zpravidla spojeny s následnou hnilobou, zejména s rozvojem pevníku krvavějícího (*Stereum sanguinolentum* [Alb. & Schwein.]) a kořenovníku vrstevnatého (*Heterobasidion annosum* [Fr. Bref.]), čímž je poškozena nejcennější bazální část kmene (Čermák et al. 2004a; Cukor et al. 2019a; Vacek et al. 2020). Dle Čermáka et al. (2004a) je nevyšší finanční ztráta způsobená znehodnocením dřeva ohryzem a loupáním a následnou hnilobou v 5. věkové třídě ve výši cca 2560 EUR.ha^{-1}.

Sekundární následky loupání a ohryzu jsou úzce spjaty s dobou, kdy byly porosty poprvé poškozeny. Tento výzkum se proto zaměřuje na hodnocení míry poškození mladých smrkových porostů v důsledku loupání a ohryzu ve čtyřech zájmových lokalitách v Krušných a Lužických horách. Hlavním cílem je vyhodnotit rozsah poškození a další klíčové parametry s ohledem na růstovou fázi těchto smrkových porostů.

MATERIÁL A METODIKA

Zájmové území

Poškození mladých nesmíšených smrkových porostů (7–26 let) bylo hodnoceno ve dvou samostatných lokalitách v Sudetské soustavě (vždy ve dvou navazujících honitbách). První, širší hodnocená oblast se nacházela v Lužických horách, konkrétně v okolí České Kamenice (5 ploch; 50.8341625 N, 14.3844367 E) a obce Chřibská (5 ploch; 50.8274403 N, 14.5039131 E). Hodnocené porosty organizačně spadají pod LS Rumburk (LČR, s. p.). Nadmořská výška zkoumaných porostů se pohybovala v rozmezí 450–600 m n. m. Průměrná roční teplota je zde 8,1 °C a roční úhrn srážek dosahuje 770 mm (2000–2023). Druhá studovaná oblast se nacházela v Krušných horách pod správou LS Klášterec nad Ohří (LČR, s. p.). Konkrétně se výzkumné plochy nacházely v okolí obce Kalek v nadmořské výšce 750–800 m n. m. (5 ploch; 50.5841400 N, 13.3640814 E) a dále v okolí Vejprt (5 ploch; 50.4538197 N, 13.0382681 E), kde byly trvalé výzkumné plochy umístěny až do nadmořské výšky přibližně 850 m. Průměrná roční teplota se zde pohybuje okolo 6,6 °C, roční úhrn srážek je v průměru 760 mm (2000–2023).

V oblastech LS Rumburk i LS Klášterec nad Ohří se z druhů spárkaté zvěře vyskytuje především jelen evropský, srnec obecný (*Capreolus capreolus* L.) a prase divoké. Další druhy jelenovitých jsou zde spíše výjimečné, muflon se zde nevyskytuje. Z hlediska stanovištních poměrů převládal na všech lokalitách půdní typ kambizem. Z typologického hlediska se jedná o soubor lesních typů 5K – kyselá jedlová bučina (*Abieto-Fagetum acidophilum*), 5S – svěží jedlová bučina (*Abieto-Fagetum oligo-mesotrophicum*), 6K – kyselá smrková bučina (*Piceeto-Fagetum acidophilum*) a 6S – svěží smrková bučina (*Piceeto-Fagetum oligo-mesotrophicum*; Viewegh et al. 2003). Zkoumané porosty byly jednak založeny výsadbou, jednak pocházejí z přirozené obnovy.

Sběr dat

Ověření míry loupání a ohryzu bylo realizováno celkem na 20 trvalých výzkumných plochách o výměře 10 m × 10 m (100 m^2) v období srpen až září 2023. Vytyčené plochy jsou stabilizovány z důvodu dalších měření v následujících letech. Mezi zjišťované charakteristiky patřil obvod kmene v prsní výšce (přepočteno na výčetní tloušťku), který byl měřen obvodovým pásmem s přesností na 1 mm u všech jedinců o výšce nad 1,3 m. Výšky jednotlivých stromů byly měřeny desetimetrovou výškoměrnou latí (Haglöf, Sweden) s přesností na 1 cm. Škody působené zvěří (ohryz a loupání) byly hodnoceny metodikou (ÚHÚL 2007; Černý et al. 2009), která je používána Ústavem pro výzkum lesních ekosystémů, s. r. o. (IFER) se zohledněním místních podmínek. Loupání a ohryz způsobený zvěří byl měřen obvodovým pásmem v nejširším místě působené rány s přesností na 1 mm. V případě více takto způsobených ran (umístěných nad sebou) byl zaznamenán součet v nejširších místech poškození. Dále byla měřena délka poškození, umístění rány na kmeni od země a dále bylo rozlišováno, zda se jedná o nové (do 12 měsíců) či staré poškození (obr. 1). Hodnocení poškození proběhlo v měsíci srpnu 2023. S ohledem na zaznamenávání staršího poškození nebyl rozlišen ohryz vůči loupání z důvodu částečného zacelení starších ran.

Analýza dat

Základní parametry poškození ohryzem a loupáním byly v mladých smrkových porostech hodnoceny vždy sumárně pro každou zájmovou lokalitu, tedy pro cluster 5 trvalých výzkumných ploch. Variabilita dat byla znázorněna směrodatnou odchylkou (SD). Statistické analýzy dendrometrických parametrů (výčetní tloušťka a výška) byly mezi jednotlivými variantami poškození (zdravé stromy, nové poškození, sta-

ré poškození) zpracovány v softwaru Statistica 13 (StatSoft, USA) na hladině významnosti 95 %. Data byla nejprve testována Shapiro-Wilk testem normality a poté Bartlett rozptylovým testem. Při splnění obou požadavků byly rozdíly mezi zkoumanými parametry testovány jednocestnou analýzou rozptylu (ANOVA) a následně Tukeyho HSD testem. Pokud nebyla splněna normalita a rozptyl, byly zkoumané charakteristiky testovány neparametrickým Kruskal-Wallis testem. Vícenásobná srovnání po Kruskal-Wallis testu byla provedena pomocí metody, kterou popsali Siegel, Castellan Jr. (1988). Tloušťkové histogramy byly vytvořeny v programu Excel (Microsoft).

VÝSLEDKY

V případě České Kamenice (LS Rumburk) bylo zjištěno poškození u 69 z celkem 206 hodnocených jedinců stromového patra smrku ztepilého (33,5 %). Z hlediska výčetních tloušťek byl zjištěn signifikantní ($p < 0,05$) rozdíl mezi zdravými stromy a jedinci s novým i starým poškozením (tab. 1). Staré poškození se vyskytovalo u jedinců s průměrnou výčetní tloušťkou 4,6 cm (± 1,4 SD), zatímco nové poškození bylo dokumentováno na jedincích již o tloušťce 4,0 cm (± 1,3 SD). Nejnižší průměrná výčetní tloušťka nepoškozených jedinců činila pouze 2,0 cm ± 0,8 SD, tzn. tyto stromy dosahovaly v této době dimenzí, které jsou již z pohledu vzniku škod loupáním a ohryzem pro jelena evropského atraktivní. U průměrných výšek nebyl zjištěn signifikantní ($p > 0,05$) rozdíl mezi novými (3,7 m) a delší dobu poškozenými stromy (4,0 m) oproti stromům nepoškozeným (2,5 m). Obvodové poškození smrků se pohybovalo v rozmezí 26,2–32,1 % s průměrnou délkou poškození 52,6–56,3 cm.

Obdobné výsledky byly zjištěny v sousední lokalitě Chřibská. Zde bylo poškozeno 36 jedinců smrku ztepilého z celkového počtu 150 stromů (23,4 %), což je ze všech lokalit nejméně. Signifikantně nejnižší ($p < 0,05$) průměrná výčetní tloušťka (3,7 cm ± 1,5 SD) byla zjištěna u nepoškozených stromů. Nové poškození se vyskytovalo na stromech s výčetní tloušťkou 5,4 cm ± 0,9 SD, naopak staré poškození bylo zaznamenáno na jedincích s průměrnou výčetní tloušťkou 6,1 cm ± 1,2 SD. Průměrná výška zdravých stromů (3,5 m) byla signifikantně ($p < 0,05$) nižší o 1,1 m ve srovnání s jedinci se starým poškozením, resp. o 0,9 m oproti nově poškozeným stromům. Obvodové poškoze-

Obr. 1.
Starší poškození mladého jedince smrku ztepilého (vlevo), které může v případě většího rozsahu zapříčinit odumření terminální části kmene a nově vzniklé poškození stromu loupáním (vpravo); (foto: Jan Cukor)
Fig. 1.
Older damage to a young Norway spruce individual (left), which, in the case of a larger extent, can cause the death of the terminal part of the trunk and newly damaged tree individual caused by bark stripping (right) – (photo: Jan Cukor)

ní stromů smrku se pohybovalo v obdobném rozmezí 27,3–31,4 %, přičemž průměrná délka poškození byla nižší oproti lokalitě Česká Kamenice (32,2–41,0 cm).

Poškození bylo dále zjišťováno v širší lokalitě Krušných hor, konkrétně na LS Klášterec nad Ohří. Zde se jednalo v porovnání s LS Rumburk o porosty s mírně většími hodnotami výčetních tloušťek (tab. 1). V případě první lokality Kalek byla průměrná výčetní tloušťka čerstvě poškozených jedinců 5,7 cm ± 1,7 SD. Starší poškození bylo zjištěno na stromech s výčetní tloušťkou 6,7 cm ± 2,2 SD. Opět signifikantně nejnižší průměrná výčetní tloušťka byla zjištěna u nepoškozených jedinců s 2,9 cm ± 1,5 SD. Na výzkumných plochách bylo celkem poškozeno 119 stromů z jejich celkového počtu 228, což ukazuje na míru poškození 52,2 %. Na této lokalitě bylo ze všech sledovaných honiteb zjištěno nejvyšší obvodové poškození u nového ohryzu a loupání (45,1 %) a také nejvýše položené nasazení poškození na kmeni od země (108,2 cm). Délka poškození se pohybovala v rozmezí 44,0–56,3 cm.

V případě lokality Vejprty byla zaznamenána nejvyšší míra poškození (58,3 %). Poškozeno zde bylo 116 stromů z celkového počtu 199 jedinců. Na druhou stranu zde byl zjištěn nejmenší rozsah obvodového poškození (20,2–24,0 %) a nejnižší umístění středu poškození nad zemí (74,0–90,0 cm). Nové poškození bylo zjištěno u stromů s průměrnou výčetní tloušťkou 5,5 cm ± 0,8 SD a staré poškození se vyskytovalo na jedincích s tloušťkou 5,7 cm ± 1,4 SD. Mezi starým a novým poškozením tedy nebyly zjištěny signifikantní rozdíly ($p > 0,05$). Zdravé stromy měly na této lokalitě průměrnou výčetní tloušťku 3,5 cm ± 1,0 SD.

Z obr. 2 pak vyplývá, že jedinci smrku ztepilého na lokalitě Česká Kamenice byli nově a běžně poškozovány již v tloušťkové třídě 1–2 cm, přičemž nejnižší poškozený jedinec dosahoval výšky pouze 1,7 m a výčetní tloušťky 1,5 cm. Nejvyšší četnost nového poškození zde byla zjištěna ve třetí tloušťkové třídě 2–3 cm. Na ostatních lokalitách bylo nové poškození ohryzem a loupáním zaznamenáno od 2, resp. 3 cm ve výčetní tloušťce. V lokalitě Chřibská a Vejprty byly nejčastěji nově poškozovány tloušťkové třídy 5–6 cm a na lokalitě Kalek třídy 4–5 cm. S narůstající tloušťkou se pravděpodobnost výskytu poškození výrazně zvyšuje, přičemž v tloušťkových třídách nad 7 cm se v průměru napříč sledovanými plochami nacházelo pouze 22,5 % nepoškozených jedinců smrku.

DISKUSE

Smrk ztepilý, nejvýznamnější hospodářská dřevina v ČR, je obecně považován za dřevinu velmi náchylnou k poškození ohryzem a loupáním (Gill 1992; Verheyden et al. 2006; Krisans et al. 2020). Dosavadní výzkumy popisují relativně široké věkové rozpětí, kdy jsou smrkové porosty na tento typ poškození velmi citlivé. Výskyt poškození závisí na mnoha faktorech, včetně populační hustoty jelena evropského a dalších druhů spárkaté zvěře, které tuto formu poškození způsobují. Důležitou roli však hraje také druhové a věkové složení lesních porostů, charakteristiky okolní krajiny či pěstební management (Konôpka et al. 2022; Brabec et al. 2024). Obecně uváděné rozpětí věku poškozovaných stromů se pohybuje v rozmezí od 10 do 45 let. Klíčovým faktorem je však výčetní tloušťka kmene, která ovlivňuje preferenci zvěře. Historické studie naznačují, že v mladších porostech bývají preferovány stromy s větší výčetní tloušťkou. Jak porost stárne a výčetní tloušťka narůstá, dochází postupně k poškozování stromů s nižší vý-

Tab. 1.
Charakteristiky poškození smrku ztepilého na 20 trvalých výzkumných plochách v roce 2023 v Lužických horách a Krušných horách; statistické rozdíly jsou znázorněny rozdílnými písmeny a, b
Characteristics of damage to Norway spruce in 20 permanent research plots in 2023 in the Lužické hory Mts. and Krušné hory Mts.; different letters a, b indicate significant differences

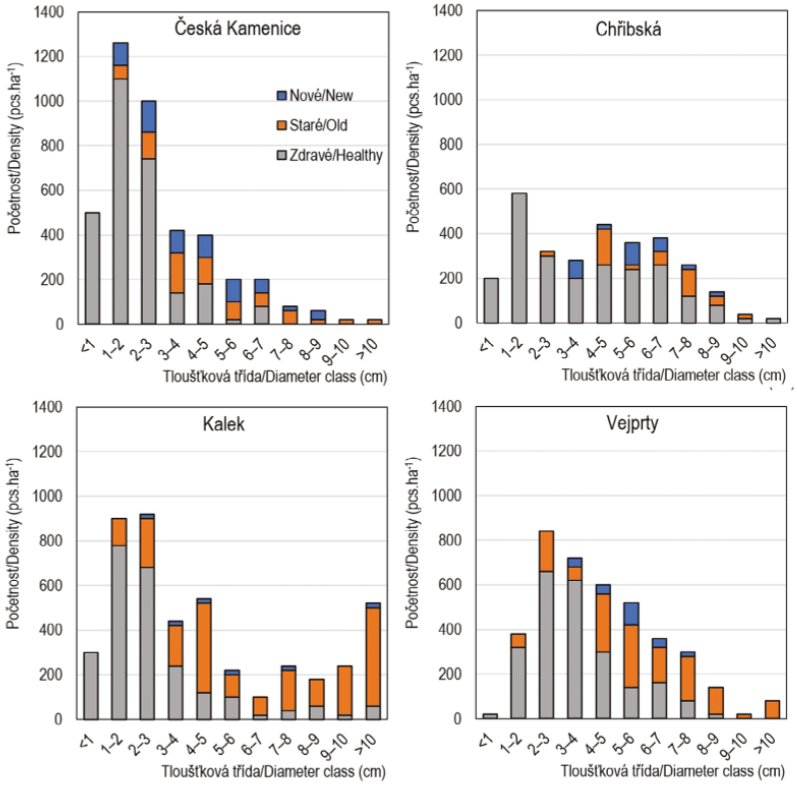
Charakteristika/ Characteristic	Výč. tl./ DBH (mm)	Výška/Height (cm)	Poškoz. obvodu/ Circuit damage (%)	Výška poškoz./ Damage height (cm)	Délka poškoz./ Damage length (cm)
Česká Kamenice v Lužických horách					
Zdravé[1]	20,3±8,0[a]	249,3±99,6[a]	///	///	///
Staré poškoz.[2]	46,1±14,4[b]	402,4±121,2[b]	26,2±13,7	99,1±24,2	56,3±34,5
Nové poškoz.[3]	40,8±12,6[ab]	373,6±105,4[b]	32,1±7,1	86,3±20,9	52,6±21,3
Chřibská v Lužických horách					
Zdravé[1]	37,2±15,4[a]	347,2±142,4[a]	///	///	///
Staré poškoz.[2]	61,1±11,8[b]	456,5±87,1[b]	27,3±10,7	97,0±27,5	41,0±22,6
Nové poškoz.[3]	53,7±9,0[ab]	438,7±83,6[b]	31,4±8,3	101,3±13,3	32,2±23,7
Kalek v Krušných horách					
Zdravé[1]	28,7±15,0[a]	312,5±155,5[a]	///	///	///
Staré poškoz.[2]	67,3±22,2[b]	525,1±195,8[b]	21,0±20,6	100,3±27,8	56,3±34,3
Nové poškoz.[3]	57,0±17,4[ab]	457,0±152,7[ab]	45,1±8,9	108,2±23,9	44,0±30,2
Vejprty v Krušných horách					
Zdravé[1]	35,2±9,6[a]	290,7±98,2[a]	///	///	///
Staré poškoz.[2]	57,0±14,4[b]	411,5±130,4[b]	20,2±8,1	74,0±32,0	38,5±25,4
Nové poškoz.[3]	54,7±7,8[b]	381,0±76,0[b]	24,0±3,5	90,0±15,8	77,0±18,2

Captions: [1]Healthy, [2]Old damage, [3]New damage

četní tloušťkou (Gill 1992). Tento trend byl potvrzen i v námi studovaných lokalitách LS Rumburk a LS Klášterec nad Ohří, kde průměrná výčetní tloušťka poškozených stromů činila cca 5 cm, zatímco u nepoškozených jedinců se pohybovala mezi 2–3 cm, což naznačuje, že tyto stromy mohou být poškozeny později.

Z analýzy výsledků vyplynulo, že poškození ohryzem a loupáním se na 20 trvalých výzkumných plochách posouvá do mladších porostů s průměrným věkem kolem deseti let, což odpovídá spodní hranici vnímavosti porostů vůči negativnímu působení jelenovitých z hlediska rizika vzniku tohoto poškození (Gill 1992; Cukor et al. 2019a). Na lokalitě Česká Kamenice byli nově poškozováni jedinci již s výčetní tloušťkou od 1,5 cm a výškou 1,7 m. Nejčetnější výskyt nového poškození se pak nacházel v tloušťkových třídách od 2 do 6 cm, přičemž poškozování ohryzem a loupáním ustávalo s výčetní tloušťkou nad 9 cm. Tento fakt hraje stěžejní roli z hlediska ochrany lesa, případného odplocování porostů a pohledu na jejich zajištěnost. Průměrné obvodové poškození se na zkoumaných lokalitách pohybovalo v rozmezí 20,2–32,1 % s délkou rány na kmeni 38,5–77,0 cm. Obdobné výsledky udává dříve publikovaný výzkum z oblasti Krušných hor a Plzeňska, kde se obvodové poškození pohybovalo u starších porostů (cca 42–49 let) v rozmezí 27,8–32,0 % s délkou poškození 39,0–73,7 cm (Vacek et al. 2020). Proto se po odstranění oplocení jeví z pěstebního hlediska jako bezpodmínečně nutná individuální ochrana kostry smrkových porostů.

Sekundárním rizikem je kolonizace takto poškozených stromů houbovými patogeny, které mohou napadnout dřevní hmotu a způsobit deformace kmenů (Čermák et al. 2004b; Čermák, Strejček 2007). Například pevník krvavějící často kolonizuje kmeny již v prvním roce po odstranění kůry, přičemž pro vstup patogenů postačí poškození o velikosti 50 cm² (Vasiliauskas, Stenlid 1998; Lygis et al. 2004). Poškození mladších stromů tedy zvyšuje riziko vzniku hniloby, což je alarmující vzhledem k dalšímu vývoji těchto porostů. Rozmezí teplot ideálních pro infekci houbovými patogeny (-8,3 až 5,0 °C) odpovídá průměrné teplotě v ČR v mimovegetačním období, která činí 1,7 °C



Obr. 2.
Tloušťkové rozdělení smrku ztepilého na jednotlivých lokalitách diferencovaně dle poškození zvěří (stromy zdravé, stromy s novým poškozením, stromy se starým poškozením)
Fig. 2.
Diameter distribution of Norway spruce at particular locations differentiated according to game damage (healthy trees, newly damaged and old damaged)

(CHMI 2024). Z tohoto důvodu je problematický především vznik zimního ohryzu kůry. Následkem opakovaného poškození v mladém věku porostů může kmenová hniloba v poškozených jedincích prorůstat až do výšky 6 metrů již ve věku cca 40 let (Cukor et al. 2019a; Vacek et al. 2020).

Poškození mladých smrkových porostů tak představuje závažný problém v podmínkách sledovaných lokalit, přičemž poškození ohryzem a loupáním zde dosahovalo 23,4–58,3 %. V průměru o 10,3 % byly zjištěny nesignifikantně ($p > 0,05$) vyšší škody u porostů založených uměle (46,0 %) oproti porostům vzniklých z přirozené obnovy (35,8 %). Výraznější rozdíly mezi mírou poškození však hrála hustota porostu a myslivecký management v zájmové lokalitě. S ohledem na stáří porostů, ve kterých bylo terénní šetření realizováno je však zřejmé, že k poškození bude docházet i v dalších letech. Například na LS Stříbro dosahovalo poškození starších smrkových porostů jelenem sikou dokonce 92,7 % v růstové fázi tyčovin až slabých kmenovin – tedy porostů ve stáří 40–45 let (Cukor et al. 2019a). Možnou ochranu stromů lze zajistit mechanicky, chemicky nebo dalšími biologickými metodami (Marada et al. 2019; Candaele et al. 2021; Ligot et al. 2023). Jedním z možných a v minulosti používaných opatření je cílené zraňování kmene. Tento typ ochrany stromů je založen na mechanicko-biologickém principu, při kterém dochází k mechanickému narušení kůry jehličnatých stromů, což vede ke zdrsnění a současně k zasmolení takto ošetřených kmenů. Díky tomu se na kmeni postupně vytvoří hrubší borka, která snižuje jeho další atraktivitu pro zvěř (Brabec et al. 2024). Z managementových metod ochrany je možné využít výsadbu či podporu přimíšených pionýrských dřevin jako je jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia* L.) a vrba jíva (*Salix caprea* L.), které mohou vytvářet důležité potravní zdroje pro velké býložravce, redukovat škody na cílových dřevinách a podporovat biodiverzitu lesních ekosystémů (Konôpka et al. 2023). Nicméně nejvýznamnější ochranou lesních porostů zůstává účinný myslivecký management a regulace početnosti spárkaté zvěře na ekologicky únosnou úroveň (Vacek 2017; Konôpka et al. 2024).

ZÁVĚR

Výzkum zaměřený na poškození mladých porostů smrku ztepilého ohryzem a loupáním odhalil výraznou míru poškození, která v lokalitě LS Klášterec nad Ohří přesahovala 50 %. Tento vysoký stupeň poškození je obzvlášť znepokojivý vzhledem k nízkému průměrnému věku hodnocených porostů. V takto raném stadiu vývoje stromů představuje rozsáhlé poškození značné riziko pro dlouhodobé zdraví porostů, jelikož zvyšuje pravděpodobnost brzkého šíření kmenových hnilob a negativně ovlivňuje mechanickou stabilitu porostu z hlediska působení dalších abiotických i biotických činitelů. Šíření houbových patogenů může postupně vést ke znehodnocení dřevní hmoty a ke snížení radiálního přírůstu postižených jedinců, což významně ovlivní jejich produkční potenciál, včetně sekvestrace uhlíku v kontextu klimatické změny, avšak samozřejmě i ekonomickou hodnotu, která je důležitá pro trvale udržitelné hospodaření. Kromě přímého poškození stromů ohryzem a loupáním se ukázalo, že se výčetní tloušťka dosud nepoškozených stromů pohybuje mezi 2 až 3 cm. Tento rozsah jelení zvěř preferuje při iniciálním poškozování. Pro snížení a omezení vzniku škod je vedle možných lesnických opatření klíčová zejména redukce populační hustoty jelena evropského, což zajistí dlouhodobou stabilitu a obnovu porostů smrku ztepilého.

Poděkování:

Příspěvek vznikl v rámci projektu „Stanovení vlivu zvěře a míry poškození na lesní porosty na základě růstových analýz hlavních hospodářských dřevin“ (č. projektu 123), podpořeného Grantovou službou státního podniku Lesy České republiky.

LITERATURA

Baltzinger M., Mårell A., Archaux F., Pérot T., Leterme F., Deconchat M. 2016. Overabundant ungulates in French Sologne? Increasing red deer and wild boar pressure may not threaten woodland birds in mature forest stands. Basic and Applied Ecology, 17: 552–563. DOI: 10.1016/j.baae.2016.04.005

Bijl H., Csányi S. 2022. Fallow deer (*Dama dama*) population and harvest changes in Europe since the early 1980s. Sustainability, 14: 12198. DOI: 10.3390/su141912198

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: 207–221. DOI: 10.2478/forj-2024-0016

Candaele R., Lejeune P., Licoppe A., Malengreaux C., Brostaux Y., Morelle K., Latte N. 2021. Mitigation of bark stripping on spruce: the need for red deer population control. European Journal of Forest Research, 140: 227–240. DOI: 10.1007/s10342-020-01326-z

Carpio A.J., Apollonio M., Acevedo P. 2021. Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. Mammal Review, 51: 95–108. DOI: 10.1111/mam.12221

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. DOI: 10.3390/f10040320

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

Cukor J., Vacek Z., Linda R., Vacek S., Šimůnek V., Macháček Z., Brichta J., Prokůpková A. 2022. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) demonstrates a high resistance against bark stripping damage. Forest Ecology and Management, 513: 120182. DOI: 10.1016/j.foreco.2022.120182

Čermák P., Glogar J., Jankovský L. 2004a. Damage by deer barking and browsing and subsequent rots in Norway spruce stands of Forest Range Mořkov, Forest District Frenštát p. R. (the Beskids Protected Landscape Area). Journal of Forest Science, 50: 24–30. DOI: 10.17221/4597-JFS

Čermák P., Jankovský L., Glogar J. 2004b. Progress of spreading *Stereum sanguinolentum* (Alb. et Schw.: Fr.) Fr. wound rot and its impact on the stability of spruce stands. Journal of Forest Science, 50: 360–365. DOI: 10.17221/4662-JFS

Čermák P., Strejček M. 2007. Stem decay by *Stereum sanguinolentum* after red deer damage in the Českomoravská vrchovina Highlands. Journal of Forest Science, 53: 567–572. DOI: 10.17221/2164-JFS

Černý M., Cienciala E., Russ R. 2009. Metodika terénního šetření v systému inventarizace krajiny CzechTerra. Praha, IFER – Ústav pro výzkum lesních ekosystémů: 70 s.

Fattebert J., Baubet E., Slotow R., Fischer C. 2017. Landscape effects on wild boar home range size under contrasting harvest regimes in a human-dominated agro-ecosystem. European Journal of Wildlife Research, 63: 32. DOI: 10.1007/s10344-017-1090-9

Gerhardt P., Arnold J. M., Hackländer K., Hochbichler E. 2013. Determinants of deer impact in European forests – A systematic literature analysis. Forest Ecology and Management, 310: 173–186. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.08.030

Gill R.M.A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. Forestry, 65: 145–169. DOI: 10.1093/forestry/65.2.145

Kahlert J., Fox A.D., Heldbjerg H., Asferg T., Sunde P. 2015. Functional responses of human hunters to their prey-why harvest statistics may not always reflect changes in prey population abundance. Wildlife Biology, 21: 294–302. DOI: 10.2981/wlb.00106

Konôpka B., Šebeň V., Pajtík J, Shipley L.A. 2022. Influence of tree species and size on bark browsing by large wild herbivores. Plants, 11: 2925. DOI: 10.3390/plants11212925

Konôpka B., Šebeň V., Pajtík J. 2023. What have we learnt from the stand level estimates on stem bark browsing by large wild herbivores? Central European Forestry Journal, 69: 21–30. DOI: 10.2478/forj-2023-0004

Konôpka B., Šebeň V., Pajtík J. 2024. Bark browsing and recovery: A comparative study between Douglas fir and silver fir species in the Western Carpathians. Sustainability, 16: 2293. DOI: 10.3390/su16062293

Krisans O., Saleniece R., Rust S., Elferts D., Kapostins R., Jansons A., Matisons R. 2020. Effect of bark-stripping on mechanical stability of Norway Spruce. Forests, 11: 357. DOI: 10.3390/f11030357

Ligot G., Gheysen T., Perin J., Candaele R., De Coligny F., Licoppe A., Lejeune P. 2023. From the simulation of forest plantation dynamics to the quantification of bark-stripping damage by ungulates. European Journal of Forest Research, 142: 899–916. DOI: 10.21203/rs.3.rs-2496946/v1

Lygis V., Vasiliauskas R., Stenlid J., Vasiliauskas A. 2004. Silvicultural and pathological evaluation of Scots pine afforestations mixed with deciduous trees to reduce the infections by *Heterobasidion annosum* s.s. Forest Ecology and Management, 201: 275–285. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.07.013

Marada P., Cukor J., Linda R., Vacek Z., Vacek S., Havránek F. 2019. Extensive orchards in the agricultural landscape: Effective protection against fraying damage caused by roe deer. Sustainability, 11: 3738. DOI: 10.3390/su11133738

Marada P., Cukor J., Kuběnka M., Linda R., Vacek Z., Vacek S. 2023. New agri-environmental measures have a direct effect on wildlife and economy on conventional agricultural land. PeerJ, 11: e15000. DOI: 10.7717/peerj.15000

Massei G., Kindberg J., Licoppe A., Gačić D., Šprem N., Kamler J., Baubet E., Hohmann U., Monaco A., Ozoliņš J., Cellina S., Podgórski T., Fonseca C., Markov N., Pokorny B., Rosell C., Náhlik A. 2015. Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. Pest Management Science, 71: 492–500. DOI: 10.1002/ps.3965

Nagaike T. 2020. Bark stripping by deer was more intensive on new recruits than on advanced regenerants in a subalpine forest. Forests, 11: 490. DOI: 10.3390/f11050490

Petersson L.K., Milberg P., Bergstedt J., Dahlgren J., Felton A.M., Götmark F., Salk C., Löf M. 2019. Changing land use and increasing abundance of deer cause natural regeneration failure of oaks: Six decades of landscape-scale evidence. Forest Ecology and Management, 444: 299–307. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.04.037

Siegel S., Castellan Jr. N.J. 1988. Nonparametric statistics: for the behavioral sciences. 2nd ed. New York, NY, Mcgraw-Hill Book Company: 399 s.

Thulin C.G., Malmsten J., Ericsson G. 2015. Opportunities and challenges with growing wildlife populations and zoonotic diseases in Sweden. European Journal of Wildlife Research, 61: 649–656. DOI: 10.1007/s10344-015-0945-1

ÚHÚL 2007. Národní inventarizace lesů v ČR 2001–2004. Úvod, metody, výsledky. Brandýs nad Labem, ÚHÚL Brandýs nad Labem: 222 s.

Vacek S., Vacek Z., Bulušek D., Bílek L., Schwarz O., Simon J., Štícha V. 2015. The role of shelterwood cutting and protection against game browsing for the regeneration of silver fir. Austrian Journal of Forest Science, 132: 81–102.

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. DOI: 10.3390/f5112929

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., Cukor J., Linda R., Vacek S., Šimůnek V., Brichta J., Gallo 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. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118360

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. DOI: 10.1016/j.jenvman.2023.117353

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. DOI: 10.1111/mam.12202

Vasiliauskas R., Stenlid J. 1998. Spread of *Stereum sanguinolentum* vegetative compatibility groups within a stand and within stems of *Picea abies*. Silva Fennica, 32: 301–309. DOI: 10.14214/sf.672

Verheyden H., Ballon P., Bernard V., Saint-Andrieux C. 2006. Variations in bark-stripping by red deer *Cervus elaphus* across Europe. Mammal Review, 36: 217–234. DOI: 10.1111/j.1365-2907.2006.00085.x

Viewegh J., Kusbach A., Mikeska M. 2003. Czech forest ecosystem classification. Journal of Forest Science, 49: 74–82. DOI: 10.17221/4682-JFS

Vospernik S. 2006. Probability of bark stripping damage by red deer (*Cervus elaphus*) in Austria. Silva Fennica, 40: 589. DOI: 10.14214/sf.316

Jiné zdroje:

CHMI. 2024. Czech Hydrometeorological Institute. 2024. Meteorological historical data. Dostupné na/Available on:. https://www.chmi.cz/?l=en

ÚHÚL. Myslivecká evidence za ČR. Dostupné na/Available on: https://www.uhul.cz/mapy-a-data/myslivecka-evidence-za-cr/

BARK STRIPPING DAMAGE IN NORWAY SPRUCE STANDS: CONFIRMATION OF SHIFT TO YOUNGER STANDS

SUMMARY

In recent decades, a steep increase in the population of wild ungulates has been documented in Europe. This trend has been observed not only in the Czech Republic but also in other European countries, including Western. This increase encompasses native species like wild boar (*Sus scrofa* L.) and red deer (*Cervus elaphus* L.), as well as non-native species such as sika deer (*Cervus nippon* Temminck) and fallow deer (*Dama dama* L.). Elevated hunting bag data, often considered as the most reliable records from hunting statistics suggests that these populations increase is led by numerous factors. Most important are landscape changes providing abundant, energy-rich food sources, the absence of large predators, Central European hunting philosophies, and mild winters due to ongoing climate change. However, this population growth has led to substantial negative impacts on forest stands. Here, ungulates are significantly reducing forest biodiversity by targeting less common, more attractive tree species. Damage from intense browsing pressure slows down forest regeneration. Moreover, bark stripping severely affects forest mechanical stability, particularly in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.), which becomes vulnerable to fungal pathogens and adverse climatic stressors. Consequently, the damage results in both ecological and significant economic losses.

Therefore, this study investigates the effect of red deer bark-stripping on pure young Norway spruce stands, specifically focusing on the initial degree of damage in facilitating fungal pathogen spread and affecting forest stability. Other measured characteristics included circumferential damage, length of damage or height location of damage within the vertical trunk profile. The research, conducted across four locations within the Klášterec nad Ohří and Rumburk Forest Services, assessed damage in 20 permanent plots of 10 m × 10 m within 7–26-year-old stands. The altitude of the areas of interest varies between 450–850 m a. s. l. From the typology perspective, these habitats are the Acidic category and Nutrient-medium category.

Out of 783 evaluated Norway spruce trees, bark-stripping damage varied from 23.4% to 58.3% across the plots. The circumferential damage on the trunk caused by the game was in the range of 20.2% and 32.1% (Tab. 1). The trunk wound lengths of affected spruce trees reached 38.5–77.0 cm, and the height of the centre of the wound from the ground was in the range between 74.0 and 108.2 cm.

Significant differences ($p < 0.05$) were identified in dendrometric parameters, such as diameter at breast height (DBH) and tree height, among trees categorized as undamaged "healthy" trees, newly damaged, and previously damaged trees (Fig. 1). Notably, wildlife was observed to target trees within a specific DBH range for bark-stripping, with damage starting on trees with a DBH from 1,5 cm and ceasing on trees with a DBH above approximately 9 cm (Fig. 2). The average DBH of undamaged spruce trees varies between 2.0 and 3.7 cm, which is the size that wildlife prefers for initial damage (Tab. 1).

The study reinforces the importance of regulated hunting and population management of wild ungulates to minimize the ecological and economic impacts on forest ecosystems. Bark stripping not only reduces timber production but also compromises forest resilience, particularly under climate change pressures. These results underline the urgent need for effective management strategies to protect the Norway spruce stands critical to regional forestry.

Zasláno/Received: 28. 10. 2024

Přijato do tisku/Accepted: 17. 11. 2024

View publication stats

5.4. Potenciál smíšených lesů *Picea abies* (L.) Karst. a *Pinus sylvestris* L. v nížinných oblastech středních Čech

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

Abstrakt

Tato studie hodnotí produkční potenciál, strukturu, diverzitu a růstové reakce na klimatické faktory u smíšených porostů smrku ztepilého (*Picea abies*) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*) v nížinných oblastech středních Čech (nadmořská výška 430–480 m). Výzkum byl proveden na pěti trvalých výzkumných plochách s různým podílem obou zmíněných dřevin. Jednalo se o porosty monokulturní či v poměru 25:75, 50:50, 75:25, zde byly odebrány dendrochronologické vzorky a také zde byly zjištěny prostorové analýzy struktury porostů. Cílem bylo určit vliv druhového smíšení na stabilitu, produkci a adaptabilitu lesních ekosystémů v kontextu klimatické změny.

Smíšené porosty vykázaly o 29,8 % vyšší produkci, a to až 479 m³/ha oproti monokulturám. Průměrný roční přírůst činil 3,35–5,04 m³/ha/ rok, přičemž nejvyšší hodnoty byly zaznamenány u varianty s 75 % podílem borovice. Směsi dosáhly výrazně vyšší vertikální i horizontální diferenciaci (komplexní ukazatel prostní diverzity = 4,66–5,96) oproti monotónním monokulturám (B = 2,57–3,33). Náhodné rozmístění stromů a střední míra diferenciace výšek a průměrů kmenů podpořily heterogenitu prostředí.

Smrk vykázal vyšší radiální přírůst (3,34 mm/rok) než borovice (2,06 mm/rok), ale s větší variabilitou. Teploty v červenci aktuálního roku měly zásadní vliv na růst obou druhů, zatímco srážky byly méně významné. U borovice byl zaznamenán negativní rok 1976 spojený s extrémním suchem, zatímco u smrku nebyl zaznamenán. Prodloužení vegetační sezóny a vyšší teploty v období 1962–2021 vedly k posílení vazby mezi růstem a letními teplotami. Oba druhy vykazovaly vysokou autokorelaci růstu (ar = 0,63–0,69), což signalizuje setrvačnost reakce na stresové faktory.

Smíšené porosty smrku a borovice představují perspektivní model lesního hospodaření v nížinných oblastech, kombinující vyšší produkční potenciál, odolnost vůči klimatickým extrémům a zvýšenou biodiverzitu. Klíčovým předpokladem je volba vhodného poměru dřevin

a prostorového uspořádání. Studie doporučuje preferovat směsi s 50–75 % podílem borovice, které vykazují optimální poměr mezi stabilitou a produkcí. Dále je doporučeno preferovat aplikaci přírodě blízkých způsobů hospodaření a taktéž podporovat tvorbu druhově, vertikálně a věkově strukturovaných porostů.

Klíčová slova: Klimatická změna, dendrochronologie, smrk ztepilý, produkce, borovice lesní

Original Paper *Journal of Forest Science, 69, 2023 (11): 470–484*

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

Potential of mixed *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus sylvestris* L. forests in lowland areas of Central Bohemia

Pavel Brabec, Jakub Brichta, Zdeněk Vacek, Stanislav Vacek, Václav Šimůnek, Vojtěch Hájek*

Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Prague, Czech Republic

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

Citation: Brabec P., Brichta J., Vacek Z., Vacek S., Šimůnek V., Hájek V. (2023): Potential of mixed *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus sylvestris* L. forests in lowland areas of Central Bohemia. J. For. Sci., 69: 470–484.

Abstract: Mixed forests play a key role in terms of stability, production potential, and adaptation to climate change. In addition, the studied Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) belong to the most economically important tree species in Europe. The objectives were to determine the effect of the species composition of these two tree genera on the production, structure, diversity, and growth of mixed stands at lower elevations in the Czech Republic. Based on dendroecological samples, research was also carried out on the influence of climatic factors and climate change on the radial growth of these trees of interest. Mixed forests showed higher timber production by 29.8% compared to spruce and pine monocultures. The production of mature stands ranged from 328 to 479 $m^3 \cdot ha^{-1}$. Spruce achieved higher radial growth, but its growth variability was higher than that of pine. Compared to precipitation, temperatures had a greater influence on the radial growth of both tree species, especially in the growing season. In terms of diversity, mixed stands achieved significantly higher structural differentiation and overall diversity compared to monospecific variants. Mixed stands can achieve higher production potential, diversity, and especially resistance to climatic extremes in the lowland regions of the Czech Republic. The differences between mixed stands and monocultures, i.e. the effect of tree species mixing, depend on the appropriate proportions of tree species and their spatial pattern.

Keywords: climate change; dendrochronology; Norway spruce; productivity; Scots pine

Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) are the most economically important tree species in Europe (Eckenwalder 2009; Krakau et al. 2013; O'Reilly-Wapstra et al. 2014; Sevik, Topacoglu 2015; Caudullo et al. 2016; Brichta et al. 2023). From the point of view of their prosperity in the conditions of global climate change (Vacek et al. 2016, 2023; Usoltsev et al. 2022), their origin (Taeger et al. 2013; Leštianska et al. 2023), the habitat, and stand conditions are important (Mikulenka et al. 2020; Gallo et al. 2021; Kovalevskii et al. 2022). Due to their high production, Norway spruce and Scots pine were planted in different habitat conditions, including outside their natural distribution (Mikeska et al. 2008; Poleno et al. 2009; Caudullo et al. 2016; Durant et al. 2016) where they are often affected by various disturbances (Caudullo et al. 2016; Hlásny et al. 2019, 2021; Šimůnek et al. 2020; Sydorenko et al. 2021). It is primarily true of richer habitats of Scots pine (Mikeska et al. 2008; Brichta et al. 2023), and in the case of Norway spruce, not lower than in the 5th forest vegetation zone unless the habitats are affected by water (Vacek et al. 2007; Poleno et al. 2009).

Supported by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, and the Ministry of Agriculture of the Czech Republic (No. QK21010198).

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

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

Currently, as a result of global climate change, the main threat to spruce and pine stands is primarily drought and, in connection with that, attacks by insect pests (especially bark beetles *Ips typographus*, *Ips acuminatus*, *Ips sexdentatus*, *Pityogenes chalcographus*), and fungal pathogens such as *Heterobasidion* spp., *Fomes* spp., and *Armillaria* spp., etc. (Komonen et al. 2011; Gao et al. 2017; Buras et al. 2018; Barta et al. 2019; Čermák et al. 2019; Holuša et al. 2019; Knížek et al. 2021). It is precisely periods of climatic stress that negatively affect the photosynthetic activity of Norway spruce and Scots pine, and there is an increase in defoliation and a decrease in radial growth (Flexas, Medrano 2002; Reddy et al. 2004; Vacek et al. 2023). Rising air temperatures, together with low water availability, are responsible for several other diseases and also for the reduced defense capacity of trees against insect pests (Allen et al. 2015; Hlásny et al. 2019, 2021; Knížek et al. 2021; Haberstroh et al. 2022).

Drought is, therefore, a significant and frequent predisposing factor for forest decline and disturbances (Hlásný et al. 2021; Knížek et al. 2021). The resistance of the forest to drought depends primarily on the intensity of the drought but also on specific functional properties (Greenwood et al. 2017) and can also vary among individuals of the same species (Gazol et al. 2017; Camarero et al. 2018). Compared to Scots pine, Norway spruce is one of the most drought-sensitive European trees (van der Maaten-Theunissen et al. 2013; Hartl-Meier et al. 2014; Leuschner, Ellenberg 2017; Čermák et al. 2019), because it is a species demanding on rainwater or soil moisture and has a shallow root system (Horgan et al. 2003; Johnson, More 2006; OECD 2006; Farjon 2010). In contrast, Scots pine has a deep root system and can obtain water from significantly greater depths than Norway spruce (Praciak et al. 2013). For these reasons, it is advisable to grow spruce and pine in a two-story high forest (Poleno et al. 2009).

In connection with global climate change, the distribution areas of these tree species are also changing. Both Norway spruce and Scots pine are significantly retreating in the more southerly areas of their ranges and at lower altitudes, and, on the contrary, increasing their range at higher altitudes and in their northern locations (Benito Garzón et al. 2008; Reich, Oleksyn 2008; Matìas, Jump 2012; Hanewinkel 2013; Vacek et al. 2023). The management strategy of these stands is consequently changing in an attempt to increase their adaptability to climate change (Vacek et al. 2022). In spruce stands at lower elevations, their transformation into mixed stands corresponds in composition to stands close to nature (Hanewinkel, Pretzsch 2000; Spiecker et al. 2004; Teuffel et al. 2005; Souček, Tesař 2008; Poleno et al. 2009; Švec et al. 2015). In Scots pine stands, existing clearings and clearings created during stand regeneration are shrinking, and natural regeneration methods are increasingly applied as part of shelterwood methods of management (Bielak et al. 2014; Spathelf et al. 2015; Bílek et al. 2016; Drössler et al. 2018; Aleksandrowicz-Trzcińska et al. 2017, 2018; Brichta et al. 2020). The shelterwood method of natural regeneration is more favourable concerning the nature of microhabitats during the ongoing global climate change (Matías, Jump 2012; Aleksandrowicz-Trzcińska et al. 2014, 2017, 2018; Vítámvás et al. 2019; Brichta et al. 2020). In Scots pine stands in richer habitats, rebuilding is also occurring, from both economic and ecological points of view (Čížek et al. 1959; Souček et al. 2018). Considerable areas of these stands are potentially threatened by widespread damage of both abiotic and biotic nature, so it is imperative to look for suitable management alternatives using methods of close-to-nature silviculture (Plíva 2000; Průša 2001). Therefore, it is necessary to implement changes in the species composition aimed at structuring mixed stands with Scots pine, which will better fulfil all the required functions of the forest (Andrzejczyk 2006; Bielak et al. 2014). Mixed stands with varying degrees of structuring ensure higher stability and diversity (Bauhus et al. 2017; Vacek et al. 2021b). The replacement of existing monocultures with mixed stands fulfils the goals of the current forestry policy (Poleno et al. 2009; Novák et al. 2017). In addition, mixed stands, in comparison to monocultures, can achieve higher production potential and carbon sequestration in the context of climate change mitigation (del Río et al. 2016; Pretzsch, Schutze 2016; Vacek et al. 2023). Modifying the species composition towards species mixtures with a higher potential to mitigate the negative effect of climate change is one of the basic silvicultural measures (Fürst et al. 2007; Podrázský, Remeš 2010; Remeš et al. 2020).

This research aims to evaluate the degree of stability and the possibility of adaptability of stands of Norway spruce and Scots pine in the lower areas of Central Bohemia. The specific objectives are to determine (*i*) the production potential of mixed spruce stands, (*ii*) the structure and diversity of the

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

studied stands, and (*iii*) the effect of precipitation, temperature, and climate change on the radial growth of Scots pine and Norway spruce.

MATERIAL AND METHODS

Study area and natural conditions. The area of interest is managed by the Forests of the Czech Republic, a state enterprise (Lesy ČR, s.p.), and is part of the Konopiště forest enterprise and the Říčany forest district. The forest block has a size of 3.2 km^2 (GPS: 49°58'29'N, 14°43'05'E). The altitude of the studied area ranged from 430 m a.s.l. to 480 m a.s.l. with a characteristic flat relief in the 3rd and 4th forest vegetation zone (Remeš, Kozel 2006). From a typological point of view, these are mainly groups of forest types 3K – *Querceto-Fagetum acidophilum* and 4P – *Querceto-Abietum variohumidum acidophilum* (Viewegh et al. 2003). The predominant soil types are cambisol, pseudogley, and luvisol, with long-term considerable soil acidification (Podrázský et al. 2005; Podrázský, Remeš 2007). The average temperature of the area of interest is 7.5 °C, the total annual precipitation is 600 mm, less than 400 mm in the growing season, and the length of the growing season is about 150 days (Švec et al. 2015). According to the Forest Management Plan, the age of the upper tree layer of the investigated forest stands is in the range of 87–117 years. The investigated mature stands are mixed and made up of two main tree species – Norway spruce and Scots pine. Other admixed tree species are silver fir (*Abies alba* Mill.) and Douglas fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco].

Forest management. These are close-to-nature forest stands during the conversion to the shelterwood system, with the application of selection principles, which has been continuous since 1993. The reason for the change in forest management was mainly due to frequent wind damage to spruce or breakage of pine caused by wet snow, under the former clear-cut regimen. The spruce and pine stands that had been destroyed in the past were not reconstructed but were left to develop spontaneously, which allowed natural regeneration to occur, creating large differences in height and thickness between the surviving trees. These sites are now managed according to selection principles, making maximum use of natural regeneration. Artificial regeneration is used only to introduce native tree species that almost disappeared from the area under the previous management. The main criterion for harvesting specific trees is their target diameter (diameter at breast height – *DBH*), not the age of the stand (Remeš, Kozel 2006).

Data collection. The study area was conducted on five rectangular plots of 25 m × 50 m (the size of one plot was 1 250 m^2) in 2022. The permanent research plots (PRPs) were divided into five variants by species composition: (*i*) 92.5–100% pine (pine 100%), (*ii*) 75 ± 7.5% pine and 25 ± 7.5% spruce (pine 75%), (*iii*) 50 ± 7.5% pine and 50 ± 7.5% spruce (pine 50%), (*iv*) 25 ± 7.5% pine and 75 ± 7.5% spruce (pine 25%), and (*v*) 92.5–100% spruce (spruce 100%), see Vacek et al. (2021b). FieldMap technology (EMU; IFER, Czech Republic) recorded the positions of individual trees with *DBH* ≥ 7 cm, and their crown projection was measured in four directions. Boundary trees with more than half of their *DBH* lying inside a PRP were counted in. The *DBH* was measured with a Mantax Blue caliper (Haglöf, Sweden) with an accuracy of 1 mm, and the height of the individual trees and the height of the live crown with a Vertex laser hypsometer (Haglöf, Sweden) with an accuracy of 0.1 m.

For the analysis of radial growth, core samples were obtained from the trees with a Pressler auger (Haglöf, Sweden) at the height of 1.3 m in the direction north/south. From each tree species, 30 samples of Norway spruce and 30 of Scots pine from the dominant and co-dominant trees according to the Kraft classification (Kraft 1884) were randomly [RNG function, MS Excel (Version 365, 2023)] taken as the significant growth response (compared to subdominant and suppressed trees; Remeš et al. 2015). All these selected trees only come from the upper tree story with a registration value of *DBH* over 30 cm. The annual increments of the tree rings were then measured with an accuracy of 0.01 mm using an Olympus binocular microscope (SZ51; Olympus, Japan) on a LINTAB measuring table (6d; Rinntech, Germany) and recorded in TsapWin software (Version Professional 4.82b2, 2022). Climate data were taken from the nearest Czech Hydrometeorological Institute (CHMI) station, Ondřejov (49°54'36'N, 14°46'48'E) for the period 1962–2021.

Data analyses. The basic structure, diversity, and production characteristics of the tree layer were calculated by the SIBYLA Triquetra software (Version 10.0 alpha, 2015) using a tree-level and spatially explicit data set (Fabrika, Ďurský 2005) based on our measurements. All collected dendrometric parameters of individual trees (see the Data collection section) were used as input data (tree spe-

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

cies, coordinates, height, *DBH*, crown width, live crown base, and age). The crown width was derived from the measured area of the crown projection. The PointPro program (Version 2.2, 2010) (Zahradník, Puš, ČZU) was used to calculate the characteristics of the horizontal layout of the trees on PRPs using the Clark and Evans (1954) aggregation index. The tree volume was calculated by the volume equations published in Petráš and Pajtík (1991). Crown closure (Crookston, Stage 1999) and the relative stand density index (Reineke 1933) were then calculated from the measured stand density indicators. The relative *SDI* (stand density index) 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 ha if the mean quadratic diameter of the stand component is equal to 25 cm (Reineke 1933). The maximum *SDI* value was derived from the model of yield tables (Halaj 1987). Standard deviations (SD) were calculated for the mean quadratic *DBH* and mean height. Tree biomass was derived according to Petráš et al. (1985), Petráš and Pajtík (1991), and Ledermann and Neumann (2005). The biomass of the roots was calculated using a model by Drexhage and Colin (2001). The content in trees was determined following the research of Bublinec (1994) using the unit content of elements in 10 mg·kg^{-1} of dry matter.

Structural diversity was evaluated based on the horizontal structure (Clark, Evans 1954), the vertical structure using the Arten-profile index (Pretzsch 2006) and vertical diversity index (Jaehne, Dohrenbusch 1997), the structural differentiation of the stand using the indices of diameter and height differentiation (Füldner 1995), and crown differentiation (Jaehne, Dohrenbusch 1997). The Arten-profile index was calculated using the basal area of tree species in individual stand layers. Diameter and height differentiations are related to the ratio between the larger and the smaller diameter/height of all nearest neighboring trees. Finally, the stand diversity index was calculated in connection with complex biodiversity (Jaehne, Dohrenbusch 1997). Total diversity is composed of the following components: 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 (Table 1). Detailed information about the calculation of the used indices can be found in Vorčák et al. (2006) and Vacek et al. (2020).

Tree-ring increment series were individually crossdated (to remove errors caused by missing tree rings) using statistical tests in the PAST application (Version 4.5, 2008) (Knibbe 2007) and subsequently subjected to a visual inspection according to Yamaguchi (1991). If a missing tree ring was revealed,

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

Criterion	Quantifiers	Label	Reference	Evaluation
Horizontal structure	aggregation index	R (C&Ei)	Clark, 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 diversity	S (J&Di)	Jaehne, 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 differentiation	TM_d (Fi)	Füldner (1995)	range 0–1, low $TM < 0.3$, very high differentiation $TM > 0.7$
	height differentiation	TM_h (Fi)		
	crown differentiation	K (J&Di)	Jaehne, 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, Dohrenbusch (1997)	monotonous structure $B < 4$, uneven structure $B = 6–8$, very diverse structure $B > 9$

C&Ei – Clark and Evans index; Fi – Füldner index; J&Di – Jaehne and Dohrenbusch index; Pri – Pretzsch index

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

a tree ring of 0.01 mm in width was inserted in its place. Residual chronologies and detrended average tree ring series were calculated in the ARSTAN program (Version 49v1a, 2017) (Cook, Holmes 1984). Firstly, negative exponential spline and subsequently, 0.67n spline were used for age detrending (Grissino-Mayer et al. 1992). The analysis of negative pointer years was carried out, as shown in Schweingruber (1996) and Desplanque et al. (1999). For each tree, the pointer year was tested as an extremely narrow tree ring that does not reach 40% of the increment average from the four preceding years. The occurrence of the negative year was proved if such a strong reduction in increment occurred in at least 20% of trees on the plot. To express the relationship between climate characteristics (monthly average temperatures and the sum of precipitation in particular years) and radial growth, the DendroClim software (Version 1.0, 2002) was used (Biondi, Waikul 2004).

The dendrochronological indicators were calculated in R software (Version 4.2.1, 2022) with the dplR package instructions (Bunn, Mikko 2018). The expressed population signal (*EPS*) was calculated to indicate the reliability of the chronology (Fritts 1976). The *EPS* dendrochronological data set results for every research plot were *EPS* > 0.85 to preserve a strong climatic signal in the used chronology. The signal-to-noise ratio (*SNR*) indicator was calculated, representing the strength of the chronology. Finally, the *R-bar* (inter-series correlations) and *ar*1 (first-order autocorrelation) was computed (Fritts 1976) for pine and spruce. The differences between individual tree species in terms of radial growth were tested in STATISTICA 13 (Version 13.4.0, 2018) using analysis of variance (ANOVA) and Tukey's HSD (honestly significant difference) test. The variability of radial growth was indicated by the standard deviation.

RESULTS

Production potential. Production characteristics of forest stands on permanent research plots differentiated by the species composition are shown in Table 2. The number of trees ranged from 256 trees·ha^{-1} in spruce monoculture to 512 trees·ha^{-1} in a stand with an equal proportion of spruce and pine (in this variant, the highest basal area was also reached – 39.0 m^2·ha^{-1}). Similarly, the stand density index of monospecific stands reached values 0.44–0.54 compared to higher numbers (0.60–0.71) in the case of mixed forests. Stand volume was in the range of 351–479 m^3·ha^{-1}, while mixed stands reached up to 29.8% higher production compared to monocultures. The mean annual increment ranged from 3.35 to 5.04 m^3·ha^{-1}·y^{-1}. Likewise, tree biomass and carbon sequestration were more advantageous in mixed stands.

Structure and diversity. No differences were found in the horizontal structure between the individual plots, while the spatial pattern was random in all cases (Table 3). All other variants show considerable differences in structural indices favoring mixed stands over monocultures. The highest rich vertical structure was observed in the case of variant spruce 75 : 25 pine compared to the lowest for pure spruce stands. Height, diameter, and crown structural differentiation were low in monocultures and moderate in mixed forest stands, especially in variants with a 50% representation of spruce and pine. Regarding overall diversity, monocultures reached a complex *B* index in the range of 2.573–3.329 and mixed forests 4.661–5.960.

Table 2. Production characteristics of the stand on permanent research plots differentiated by the species composition (variants) in 2022

Variant	*DBH* (cm)	*h* (m)	*v* (m^3)	*N* (trees·ha^{-1})	*G* (m^2·ha^{-1})	*V* (m^3·ha^{-1})	*HDR* –	*SDI* –	*CC* (%)	*MAI* (m^3·ha^{-1}·y^{-1})	*BIO* (t·ha^{-1})	C_{BIO} (t·ha^{-1})
Pine 100%	38.7	25.09	1.369	256	30.0	351	64.8	0.54	74.9	3.73	262	137
Pine 75%	34.6	24.82	1.150	416	38.9	479	71.7	0.71	81.6	5.04	356	187
Pine 50%	31.2	21.87	0.859	512	39.0	440	70.1	0.68	67.6	4.58	315	165
Pine 25%	34.5	22.10	1.002	400	37.1	401	64.1	0.60	61.7	4.18	276	144
Spruce 100%	34.1	28.48	1.077	304	27.7	328	83.5	0.44	75.7	3.35	211	110

BIO – tree biomass; C_{BIO} – carbon sequestration in tree biomass; *CC* – canopy closure; *DBH* – mean quadratic diameter at breast height; *G* – basal area; *h* – mean height; *HDR* – slenderness coefficient; *MAI* – mean annual increment; *N* – number of trees per hectare; *SDI* – relative stand density index (stocking); *v* – mean tree volume; *V* – stand volume

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

Table 3. Indicators of stand biodiversity on permanent research plots by species composition (variants) in 2022

Variant	*R* (C&Ei)	*A* (Pri)	*S* (J&Di)	TM_d (Fi)	TM_h (Fi)	*K* (J&Di)	*B* (J&Di)
Pine 100%	0.907	0.537	0.364	0.256	0.125	0.744	3.329
Pine 75%	0.948	0.404	0.732	0.280	0.287	1.358	5.631
Pine 50%	0.964	0.682	0.676	0.417	0.322	1.387	5.960
Pine 25%	0.989	0.706	0.749	0.393	0.308	1.051	4.661
Spruce 100%	1.021	0.244	0.266	0.270	0.103	0.495	2.573

A (Pri) – Arten-profile index (Pretzsch); *B* (J&Di) – stand diversity index (Jaehne and Dohrenbusch); *K* (J&Di) – crown differentiation (Jaehne and Dohrenbusch); *R* (C&Ei) – aggregation index (Clark and Evans); *S* (J&Di) – vertical diversity (Jaehne and Dohrenbusch); TM_d (Fi) – index of diameter differentiation (Füldner); TM_h (Fi) – index of height differentiation (Füldner)

Table 4. Characteristics of tree-ring chronologies for Scots pine and Norway spruce

Tree species	No. trees	Mean *RW* (mm)	Mean min–max (mm)	Age min–max	*ar*1	*R-bar*	*EPS*	*SNR*
Scots pine	30	2.06 ± 1.08	1.09–3.32	77–92	0.69	0.83	0.90	9.38
Norway spruce	30	3.34 ± 1.45	1.36–4.08	73–104	0.63	0.85	0.92	11.02

Age min–max – age range of youngest and oldest sample tree; *ar*1 – first-order autocorrelation; *EPS* – expressed population signal; mean min–max – mean ring-width range in mm from smallest to biggest tree; mean *RW* – mean ring width in mm; No. trees – number of trees; *R-bar* – inter-series correlation; *SNR* – signal-to-noise ratio

Radial growth and climate. Characteristics of tree-ring chronologies for Scots pine and Norway spruce in Table 4 showed that spruce revealed a significantly ($P < 0.05$) higher radial increment compared to pine (by 38.3%). Scores of *EPS* and *SNR* were also higher for spruce in both cases. On the other hand, pine showed lower radial growth variability. Higher variability of growth, including its dynamics in spruce is shown in Figure 1. This figure also demonstrates that the only negative

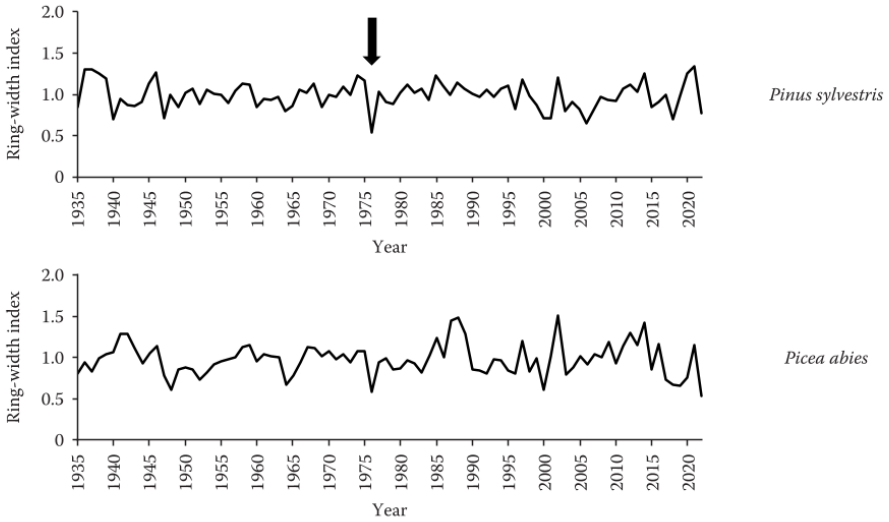


Figure 1. Standardised mean chronology of Scots pine and Norway spruce in 1935–2022 after removing the age trend expressed by the tree-ring index

Negative pointer years are highlighted with a black arrow.

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

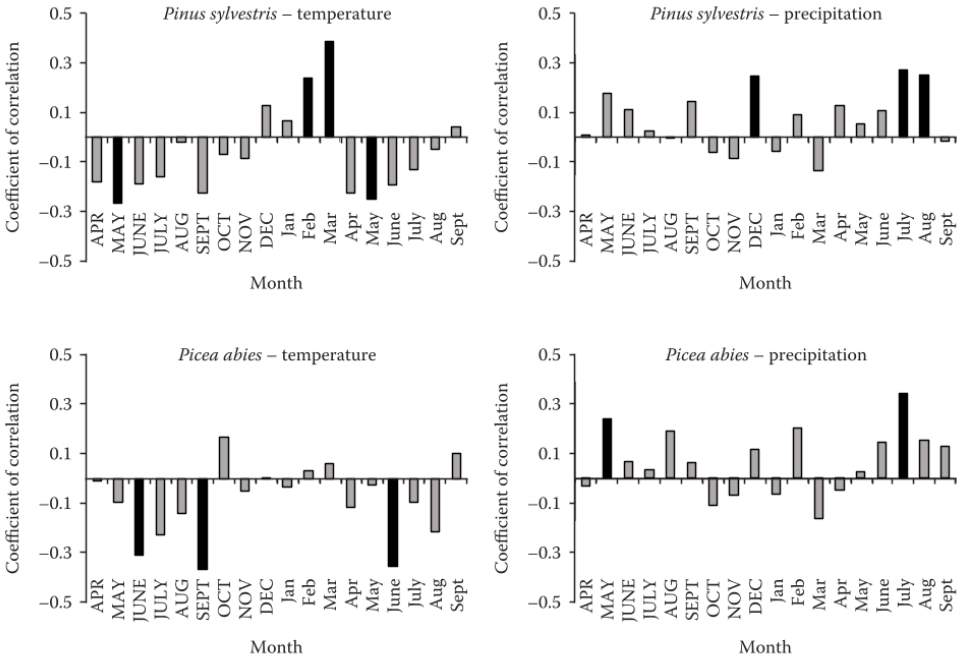


Figure 2. Coefficients of correlation of the regional residual index tree-ring width chronologies of Scots pine and Norway spruce with monthly average air temperature and monthly precipitation differentiated according to tree species

The period from April of the preceding year (capital letters) to September of the current year (lower-case letters) between 1962 and 2021 was used for all correlation analyses presented. Correlation values are highlighted only if a significance level corresponding to $P < 0.05$ was reached.

pointer year characterised by extremely low growth was detected in pine for the year 1976. In that year, the extremely low temperature in March (–0.7 °C, historical mean 2.6 °C) and long-term drought in June (20 mm, mean 84 mm) was measured. The negative pointer year (NPY) was not found in the case of spruce.

Figure 2 illustrates the effect of climate factors on radial growth by coefficients of correlation of the regional residual index tree-ring width chronologies of Scots pine and Norway spruce with monthly average air temperature and monthly precipitation. Generally, pine was more sensitive to climatic factors compared to spruce. Compared to precipitation, temperatures had a greater influence on the radial growth of both tree species, especially in the growing season. The principal month affecting the radial growth was July of the current year for both tree species.

DISCUSSION

Currently, forests are exposed to various disturbances, which are profoundly influenced by climate (Abdullah et al. 2019). Consequently, small- and large-scale natural forest disturbances or, at the least, a significant decline in tree growth is occurring, both at high elevations (Albrich et al. 2020) and at lower elevations (D'Andrea et al. 2019), where, moreover, a recent retreat or gradual mortality of once stable tree species is evident (Tangwa et al. 2022). Climate change is expected to affect the susceptibility of forests to calamities and also to affect the frequency, intensity, duration, and timing of various disturbances, particularly at lower elevations (Stanturf et al. 2014). Lack of precipitation and, as a consequence, more frequent and longer-lasting droughts will be an increasing risk to the growth, ecological stability, and vitality of forest

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

ecosystems under global climate change (Seidl et al. 2011; Dyderski et al. 2018). This may often include the bare forest existence due to a significant increase in disturbances, especially in spruce and pine monocultures (Vacek et al. 2023). According to data from the Forest Protection Service [Lesní ochranná služba (Lubojacký, Knížek 2021)], the total infestation of Norway spruce by bark beetle in the Czech Republic in 2020 was at least 25 million m^3. Hundreds of thousands of cubic meters more are represented by their infestation of Scots pine. In general, coniferous forests in Czech lowlands appear not to be very promising in the context of climate change, precisely due to the extreme damage caused by abiotic and biotic factors, especially in the last decade (Hlásny et al. 2021; Liška et al. 2021). Some sources, however, point to the high adaptability of pine, specifically to climate change, e.g. in relation to the afforestation of agricultural or logging areas (Vacek et al. 2021a). Of course, both of the most economically exploited coniferous tree species in the Czech Republic are demonstrably subject to negative environmental factors, but in order to meet the requirements of the industry, it is necessary to also grow their stands in the lowlands, using pine with spruce for normal forest establishment. One of the ways to maintain pine and spruce in the lowlands is to mix them, with the potential benefit of increased production (Remeš, Kozel 2006; Bielak et al. 2014; Švec et al. 2015; Ruiz-Peinado et al. 2021).

Production potential. The production potential of forest stands is influenced by several factors, whether abiotic, biotic, or internal – genetic dispositions (Schweingruber 1996). The structure, growth, and production and very existence of the forest depends on these factors (Vacek et al. 2023). Specific habitat and stand conditions and management practices play a crucial role (Poleno et al. 2007). In general, stands under 50 years of age grow faster, and stands of higher age grow more slowly. Faster growth of forest tree species has been attributed to a range of factors such as increased nitrogen deposition (De Vries et al. 2014), increased CO_2 concentration (Soulé, Knapp 2006), the effect of climate change (Nemani et al. 2003; Čermák et al. 2019), or the influence of management measures (Poleno et al. 2009; Lindner et al. 2010).

On the site of interest described in this study, research has already been conducted by Remeš and Kozel (2006), who report a stock of broadly comparable production characteristics from spruce and pine stands in conversion with interspersed fir, oak, and beech. The range of stock was set at 366–378 $m^3 \cdot ha^{-1}$, i.e. the upper range of stock was 101 m^3 lower than in our study (which is 351–479 $m^3 \cdot ha^{-1}$). The production of mixed stands of pine and spruce is also described in studies by Pretzsch and Schütze (2016) or Ruiz-Peinado et al. (2021) in their research across Europe, where they concluded that it is such mixed stands that achieve a statistically significant increase in production compared to monocultures. Pretzsch and Biber (2016) have found up to a 35.9% increase in the production of mixed stands of pine and spruce with beech compared to monocultures. Their conclusions are confirmed by our work, in which we found that the variants from mixing 75% pine and 50% Scots pine are the most favorable in terms of stand stock and basal area. The production characteristics for Scots pine under given habitat and stand conditions in the Czech Republic are comparable to Vacek et al. (2016) and Čihák and Vejpustková (2021). Similar production characteristics of Scots pine and Norway spruce from the Říčany Forest District are reported by Bílek et al. (2013), depending on the nature-friendly management methods and the conversion process. While the number of trees in our case ranged from 256 $trees \cdot ha^{-1}$ in a spruce monoculture to 512 $trees \cdot ha^{-1}$ in a stand with an equal proportion of spruce and pine, Bílek et al. (2013) set the range at 288–476 $trees \cdot ha^{-1}$. The same was true for stock (273–346 $m^3 \cdot ha^{-1}$) and basal area (24.2–27.6 $m^2 \cdot ha^{-1}$). For stands under conversion to a selection forest, Saniga and Szanyi (1998) reported a range of 270–725 $trees \cdot ha^{-1}$, and Réh (1978) reported a similar range of 348–985 $trees \cdot ha^{-1}$. The aforementioned differences in the production characteristics of the conversion stands can be justified by how conversion to a selective forest was initiated. In our case, it was introduced after a partial disruption of the forest stands (Remeš, Kozel 2006), while in the works of Saniga and Szanyi (1998) and Réh (1878), for example, the models are based on the assumption of a homogeneous closed stand.

Structure and diversity. Similar to our case, a predominantly random horizontal structure and only slightly clustered structure was found in other stands at Klokočná (Vacek et al. 2007). This also applied to a height and diameter structural differentiation, which was low in monocultures and

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

medium in mixed forest stands. In terms of overall diversity, in our case, monocultures achieved a complex *B* index of structural variability ranging from 2.573–3.329 (monotonous structure) and mixed forests from 4.661–5.960 (uniform structure). In other stands at Klokočná, the monocultures showed uniform to irregular structure, and the mixed stands showed heterogeneous structure (Vacek et al. 2007). Similar results were also found at School Forestry Enterprise Kostelec nad Černými lesy during the conversion of spruce stands to selective forest (Remeš 2006). Here, the horizontal structure of the stands was random to slightly regular. Also, the height and diameter structural differentiation was low, and the structural variability was also monotonous.

Gallo et al. (2020) attribute differences in the structure and diversity of pine stands in Spain and the Czech Republic to different forest management practices. On the other hand, Bílek et al. (2016), comparing different pine stands in the Czech Republic and Poland, document relatively little difference in the structure of stands managed with close-to-nature principles and unmanaged stands. Vacek et al. (2017, 2020), contrastingly, note a pronouncedly irregular to rich structure of relict mixed pine stands, which in this context, is due to two main factors of heterogeneous stand structure – natural gap formation and the existence of natural regeneration. Therefore, these findings confirm that the management method also has a substantial influence on stand diversity, so in our case, management according to selection principles positively influences the heterogeneity of the environment.

Radial growth and climate. A negative year was found for pine at Klokočná, with minimal growth in 1976 due to low precipitation during the growing season (especially in June). In comparable habitat and stand conditions in the Týniště region, this was the case in 1975 and 1980 (Vacek 2016). At our study site, a positive effect of average monthly temperature on radial growth was found in February and March of the current year and a negative effect in May of both the current and previous year. In the Týniště region, under similar habitat and stand conditions, the relationship between temperature and radial growth was statistically positive in March of the current year and positive for precipitation in November and December of the previous year, and in February to April and June of the current year (Vacek et al. 2016).

In contrast to the Klokočná site we monitored, a significant negative year with minimum growth was found for spruce in a nearby stand in comparable habitat and stand conditions at Kostelec nad Černými lesy in 1977, i.e. the year after the minimum increment of Scots pine. The average tree ring width in spruce at this site was 2.31 mm (Brabec et al. 2023), while at the Klokočná site, we monitored it at 3.34 mm. At Klokočná, temperature had a greater effect on the radial growth of both tree species compared to precipitation, especially during the growing season. One of the crucial months influencing radial growth for both species was July of the current year, which is consistent with several conclusions from various studies, with diverse habitat conditions in different forest stands (Rybníček et al. 2010; Remeš et al. 2015; Sidor et al. 2015). In contrast, in a nearby spruce stand near Kostelec nad Černými lesy, there was no statistically significant correlation of mean diameter increment with monthly temperatures. For monthly precipitation in relation to radial growth, a statistically conclusive positive correlation was found in June and July of the previous year and a negative correlation in August of the current year (Brabec et al. 2023).

Drought, in particular, has thus emerged as a determinant of radial growth and vigor of Scots pine and Norway spruce under conditions of advancing climate change (Augustaitis et al. 2007; Bogino et al. 2009; Putalová et al. 2019; Lubojacký, Knížek 2021; Brichta et al. 2023). Moreover, trees damaged by browsing and bark stripping, which is very common in spruce compared to pine, suffer more from lack of precipitation and reduced growth (Cukor et al. 2019a, b; 2022). Especially in response to drought, perhaps it is the use of selection principles that will ultimately allow for greater plasticity and mitigation of negative impacts related to climate change in this context (Vacek et al. 2016).

CONCLUSION

In the context of the climatic fluctuations of the last decades and the increasing adaptability of forest stands under Central European conditions, it is increasingly necessary to reflect on silvicultural options for the essential commercial tree species. In many places, Scots pine and Norway spruce are beginning to fail when managed traditionally, but this does not mean that these two now semi-fragile species cannot be combined into mixed stands.

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

Based on our results, we conclude that mixed stands of Scots pine and Norway spruce are not only significantly more resilient to various environmental factors, have a diverse structure and biodiversity, and offer opportunities for mixing with other tree species but are also significantly more productive and have higher carbon sequestration compared to monocultures. This is, of course, also linked to the economic benefits of mixed forests in terms of higher profits, long-term sustainability, and reduced production uncertainty. These benefits can also be enhanced by interspersing other tree species due to the higher heterogeneity of such stands. However, given the wide range of both species, it is necessary to continue research into these forms of mixing, with as large a sample of study sites as possible, evenly across the range of pine and spruce. In conclusion, however, it should be stressed that within the framework of the different ecological requirements of the species present, mixed forests must not be managed as monocultures.

Acknowledgment: Acknowledgment belongs to the Czech Hydrometeorological Institute for providing the climatic data set. Also, we would like to thank Jitka Šišáková, an expert in the field, and Richard Lee Manore, a native speaker, for checking English.

REFERENCES

Abdullah H., Skidmore A.K., Darvishzadeh R., Heurich M. (2019): Sentinel-2 accurately maps green attack stage of European spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) compared with Landsat-8. Remote Sensing in Ecology and Conservation, 5: 87–106.

Albrich K., Rammer W., Seidl R. (2020): Climate change causes critical transitions and irreversible alterations of mountain forests. Global Change Biology, 26: 4013–4027.

Aleksandrowicz-Trzcińska M., Drozdowski S., Brzeziecki B., Rutkowska P., Jabłońska B. (2014): Effects of different methods of site preparation on natural regeneration of *Pinus sylvestris* in Eastern Poland. Dendrobiology, 71: 73–81.

Aleksandrowicz-Trzcińska M., Drozdowski S., Wołczyk Z., Bielak K., Żybura 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: 1–17.

Aleksandrowicz-Trzcińska M., Drozdowski S., Studnicki M., Żybura H. (2018): Effects of site preparation methods on the establishment and natural-regeneration traits of Scots pines (*Pinus sylvestris* L.) in northeastern Poland. Forests, 9: 717.

Allen C.D., Breshears D.D., McDowell N.G. (2015): On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. Ecosphere, 6: 1–55.

Andrzejczyk T. (2006): Rębnia przerębowa w drzewostanach sosnowych. Sylwan, 150: 52–60. (in Polish)

Augustaitis A., Augustaitiene I., Deltuvas R. (2007): Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) crown defoliation in relation to the acid deposition and meteorology in Lithuania. Water, Air, and Soil Pollution, 182: 335–348.

Barta M., Lalik M., Rell S., Kunca A., Horáková M.K., Mudrončenková S., Galko J. (2019): Hypocrealean fungi associated with *Hylobius abietis* in Slovakia, their virulence against weevil adults and effect on feeding damage in laboratory. Forests, 10: 634.

Bauhus J., Forrester D.I., Gardiner B., Jactel H., Vallejo R., Pretzsch H. (2017): Ecological stability of mixed-species forests. In: Pretzsch H., Forrester D., Bauhus J. (eds): Mixed-Species Forests: Ecology and Management. Berlin, Springer: 337–382.

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: 573–589.

Bílek L., Remeš J., Švec O., Zahradník D. (2013): On the way to continuous cover forest at middle elevations – The question of forest structure and specific site characteristics. Journal of Forest Science, 59: 391–397.

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: 24–34.

Biondi F., Waikul K. (2004): Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologies. Computers and Geosciences, 30: 303–311.

Bogino S., Fernández Nieto M.J., Bravo F. (2009): Climate effect on radial growth of *Pinus sylvestris* at its southern and western distribution limits. Silva Fennica, 43: 609–623.

Brabec P., Vacek Z., Vacek S., Štefančík I., Cukor J., Weatherall A., Gallo J., Slávik M., Sitková Z., Putalová T. (2023): Growth-climate responses of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. versus *Picea abies* (L.) Karst. in the British Isles and Central Europe. Central European Forestry Journal, 69: 167–178.

Brichta J., Bílek L., Linda R., Vítámvás J. (2020): Does shelterwood regeneration on natural Scots pine sites under changing environmental conditions represent a viable alternative to traditional clear-cut management? Central European Forestry Journal, 66: 104–115.

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

Brichta J., Vacek S., Vacek Z., Cukor J., Mikeska M., Bílek L., Šimůnek V., Gallo J., Brabec P. (2023): Importance and potential of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in 21st century. European Forestry Journal, 69: 3–20.

Bublinec E. (1994): Koncentrácia, akumulácia a kolobeh prvkov v bukovom a smrekovom ekosystéme. Bratislava, VEDA: 85. (in Slovak)

Bunn A., Mikko K. (2018): Chronology Building in dplR. Vienna, R Foundation for Statistical Computing: 13.

Buras A., Schunk C., Zeiträg C., Herrmann C., Kaiser L., Lemme H., Straub C., Taeger S., Gößwein S., Klemmt H., Menzel A. (2018): Are Scots pine forest edges particularly prone to drought-induced mortality? Environmental Research Letters, 13: 025001.

Camarero J.J., Gazol A., Sangüesa-Barreda G., Cantero A., Sánchez-Salguero R., Sánchez-Miranda A., Granda E., Serra-Maluquer X., Ibáñez R. (2018): Forest growth responses to drought at short- and long-term scales in Spain: Squeezing the stress memory from tree rings. Frontiers in Ecology and Evolution, 6: 9.

Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. (2016): *Picea abies* 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, Publications Office of the European Union: 114–116.

Čermák P., Kolář T., Žid T., Trnka M., Rybníček M. (2019): Norway spruce responses to drought forcing in areas affected by forest decline. Forest Systems, 28: e016.

Čihák T., Vejpustková M. (2021): Produkční charakteristiky borovice lesní v České republice na základě informací z druhého cyklu Národní inventarizace lesů (2011–2015). Zprávy lesnického výzkumu, 66: 126–137. (in Czech)

Čížek J., Kratochvíl F., Peřina V. (1959): Přeměny monokultur. Praha, SZN: 191. (in Czech)

Clark P.J., Evans F.C. (1954): Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35: 445–453.

Cook E.R., Holmes R.L. (1984): Program ARSTAN user manual. Tucson, Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona: 15.

Crookston N.L., Stage A.R. (1999): Percent Canopy Cover and Stand Structure Statistics from the Forest Vegetation Simulator. Ogden, Rocky Mountain Research Station: 11.

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: e0221082.

Cukor J., Vacek Z., Linda R., Vacek S., Šimůnek V., Macháček Z., Brichta J., Prokůpková A. (2022): Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) demonstrates a high resistance against bark stripping damage. Forest Ecology and Management, 513: 120182.

D'Andrea G., Šimůnek V., Pericolo O., Vacek Z., Vacek S., Corleto R., Olejár L., Ripullone F. (2023): Growth response of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in central Bohemia (Czech Republic) to climate change. Forests, 14: 1215.

De Vries W., Dobbertin M.H., Solberg S., Van Dobben H.F., Schaub M. (2014): Impacts of acid deposition, ozone exposure and weather conditions on forest ecosystems in Europe: An overview. Plant and Soil, 380: 1–45.

del Río M., Pretzsch H., Alberdi I., Bielak K., Bravo F., Brunner A., Condés S., Ducey M.J., Fonseca T., von Lüpke N. et al. (2016): Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: Review and perspectives. European Journal of Forest Research, 135: 23–49.

Desplanque C., Rolland C., Schweingruber F.H. (1999): Influence of species and abiotic factors on extreme tree ring modulation. Trees., 13: 218–227.

Drexhage M., Colin F. (2001): Estimating root system biomass from breast-height diameters. Forestry, 74: 491–497.

Drössler L., Agestam E., Bielak K., Dudzinska M., Koricheva J., Liziniewicz M., Löf M., Mason B., Pretzsch H., Valkonen S., Wellhausen K. (2018): Over-and underyielding in time and space in experiments with mixed stands of Scots pine and Norway spruce. Forests, 9: 495.

Durant D.T., de Rigo D., Caudullo G. (2016): *Pinus sylvestris* 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, Publications Office of the European Union: 114–116.

Dyderski M.K., Paz S., Frelich L.E., Jagodziński A.M. (2018): How much does climate change threaten European forest tree species distributions? Global Change Biology, 24: 1150–1163.

Eckenwalder J.E. (2009): Conifers of the World: The Complete Reference. Portland, Timber Press: 720.

Fabrika M., Ďurský J. (2005): Algorithms and software solution of thinning models for SIBYLA growth simulator. Journal of Forensic Sciences, 51: 431–445.

Farjon A. (2010): A Handbook of the World's Conifers. Leiden, Brill: 1111.

Flexas J., Medrano H. (2002): Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. Annals of Botany, 89: 183–189.

Fritts H.C. (1976): Tree Rings and Climate. London, Academic Press: 567.

Füldner K. (1995): Strukturbeschreibung in Mischbeständen. Forstarchiv, 66: 235–606. (in German)

Fürst C., Vacik H., Lorz C., Makeschin F., Podrázský V., Janeček V. (2007): Meeting the challenges of process-

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

oriented forest management. Forest Ecology and Management, 248: 1–5.

Gallo J., Bílek L., Šimůnek V., Roig S., Fernández J.A.B. (2020): Uneven-aged silviculture of Scots pine in Bohemia and Central Spain: Comparison study of stand reaction to transition and long-term selection management. Journal of Forest Science, 66: 22–35.

Gallo J., Vacek Z., Vacek S. (2021): Quarter of a century of forest fertilization and liming research at the Department of Silviculture in Prague, Czech Republic. Central European Forestry Journal, 67: 123–134.

Gao Y., Markkanen T., Aurela M., Mammarella I., Thum T., Tsuruta A., Yang H., Aalto T. (2017): Response of water use efficiency to summer drought in a boreal Scots pine forest in Finland. Biogeosciences, 14: 4409–4422.

Gazol A., Camarero J.J., Anderegg W.R.L., Vicente-Serrano S.M. (2017): Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. Global Ecology and Biogeography, 26: 166–176.

Greenwood S., Ruiz-Benito P., Martínez-Vilalta J., Lioret F., Kitzberge T., Alle C.D., Fensham R., Laughlin D.C., Kattge J., Bönisch G., Kraft N.J.B., Jump A.S. (2017): Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. Ecology Letters, 20: 539–553.

Grissino-Mayer H.D., Holmes R.L., Fritts H.C. (1992): International Tree-Ring Data Bank Program Library: User's Manual. Tuscon, Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona: 106.

Haberstroh S., Werner C., Grün M., Kreuzwieser J., Seifert T., Schindler D., Christen A. (2022): Central European 2018 hot drought shifts Scots pine forest to its tipping point. Plant Biology, 7: 1186–1197.

Halaj J., Grék J., Pánek F., Petráš R., Řehák J. (1987): Rastové tabuľky hlavných drevín ČSSR. Bratislava, Príroda: 361. (in Slovak)

Hanewinkel M., Pretzsch H. (2000): Modelling the conversion from even-aged to uneven-aged stands of Norway spruce (*Picea abies* L. KARST.) with a distance-dependent growth simulator. Forest Ecology and Management, 134: 55–70.

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

Hartl-Meier C., Zang C., Büntgen U., Esper J., Rothe A., Göttlein A., Dirnböck T., Treydte K. (2014): Uniform climate sensitivity in tree-ring stable isotopes across species and sites in a mid-latitude temperate forest. Tree Physiology, 35: 4–15.

Hlásny T., Krokene P., Liebhold A., Montagné-Huck C., Müller J., Qin H., Raffa K., Schelhaas M.-J., Seidl R., Svoboda M., Viiri H. (2019): Living with Bark Beetles: Impacts, Outlook and Management Options. From Science to Policy 8. Joensuu, European Forest Institute: 50.

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.

Holuša J., Foit J., Knížek M., Schovánková J., Lukášová K., Vanická H., Trombík J., Kula E. (2019): The bark beetles *Orthotomicus laricis* and *Orthotomicus longicollis* are not pests in Central Europe: A case study from the Czech Republic. Bulletin of Insectology, 72: 253–260.

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. Dublin, National Council for Forest Research and Development (COFORD): 255.

Jaehne S.C., Dohrenbusch A. (1997): Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 116: 333–345. (in German)

Jansson M., Fors H., Lindgren T., Wiström B. (2013): Perceived personal safety in relation to urban woodland vegetation – A review. Urban Forestry & Urban Greening, 12: 127–133.

Johnson O., More D. (2006): Collins Tree Guide. London, Collins: 464.

Knibbe B. (2007): PAST4: Personal Analysis System for Treering Research, Version 4.2. Vienna, SCIEM: 161.

Knížek M., Liška J., Véle A., Zahradník P., Lubojacký J. (2021): Ochrana borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) před podkorním a dřevokazným hmyzem. Certifikovaná metodika, Lesnický průvodce 9/2021. Strnady, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti: 120. (in Czech)

Komonen A., Schroeder L.M., Weslien J. (2011): *Ips typographus* population development after a severe storm in a nature reserve in southern Sweden. Journal of Applied Entomology, 135: 132–141.

Kovalevskii S.B., Krol A., Myroniuk V., Kovalevskyi S.S., Vysotska N., Khromulyak O., Yurchenko V. (2022): Growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands on soils with close bedding of crystalline parent rocks in Central Polissya, Ukraine. Central European Forestry Journal, 68: 72–77.

Kraft G. (1884): Beiträgezur zur lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben. Hannover, Klindworth: 147. (in German)

Krakau U.K. Liesebach M., Aronen T., Lelu-Walter M.A., Schneck V. (2013): Scots Pine (*Pinus Sylvestris* L.). Managing forest ecosystems. In: Pâques L.E. (ed.): Forest Tree Breeding in Europe: Current State-of-the-Art and Perspectives. Dordrecht, Springer: 267–323.

Ledermann T., Neumann M. (2005): Ergebnisse vorläufiger Untersuchungen zur Erstellung von Biomassefunktionen aus Daten alter Dauerversuchsflächen. In: Deutscher

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

Verband Forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Ertragskunde, Beiträge zur Jahrestagung 2005, Freising, May 9–11, 2005: 143–152. (in German)

Leštianska A., Fleischer Jr P., Merganičová K., Fleischer Sr P., Nalevanková P., Střelcová K. (2023): Effect of provenance and environmental factors on tree growth and tree water status of Norway spruce. Forests, 14: 156.

Leuschner C., Ellenberg H. (2017): Ecology of Central European Forests: Vegetation Ecology of Central Europe, Volume 1. Berlin, Springer: 972.

Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., Garciagonzalo J., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolström M., Marchetti M., Lexer M. (2010): Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management, 259: 698–709.

Liška J., Knížek M., Véle A. (2021): Evaluation of insect pest occurrence in areas of calamitous mortality of Scots pine. Central European Forestry Journal, 67: 85–90.

Lubojacký J., Knížek M. (2021): Podkorní hmyz. In: Knížek M., Liška J. (eds): Výskyt lesních škodlivých činitelů v roce 2020 a jejich očekávaný stav v roce 2021. Zpravodaj ochrany lesa – Supplementum 2021. Strnady, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti: 22–36. (in Czech)

Matías L., Jump A.S. (2012): Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: The case of *Pinus sylvestris*. Forest Ecology and Management, 282: 10–22.

Mikeska M., Vacek S., Prausová R., Simon J., Minx T., Podrázský V., Malík V., Kobliha J., Anděl P., Matějka K. (2008): Typologické vymezení, struktura a management přirozených borů a borových doubrav v ČR. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 450. (in Czech)

Mikulenka P., Prokůpková A., Vacek Z., Vacek S., Bulušek D., Simon J., Šimůnek V., Hájek V. (2020): Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* Mill. vs. *Picea abies* (L.) Karst. Central European Forestry Journal, 66: 23–36.

Nemani R.R., Keeling C.D., Hashimoto H., Jolly W.M., Piper S.C., Tucker C.J., Myneni R.B., Running S.W. (2003): Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. Science, 300: 1560–1563.

Novák J., Dušek D., Kacálek D., Slodičák M., Souček J. (2017): Pěstební postupy pro borové porosity 1. a 2. lesního vegetačního stupně. Strnady, Lesnický průvodce: 28. (in Czech)

O'Reilly-Wapstra J.M., Moore B.D., Brewer M., Beaton J., Sim D., Wiggins N.L., Iason G.R. (2014): *Pinus sylvestris* sapling growth and recovery from mammalian browsing. Forest Ecology and Management, 325: 18–25.

OECD (2006): Safety Assessment of Transgenic Organisms: OECD Consensus Documents, Vol. 2. Paris, OECD Publishing: 448.

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

Petráš R., Košút M., Oszlányi J. (1985): Listová biomasa stromov smreka, borovice a buka. Lesnícky časopis, 31: 121–135. (in Slovak)

Plíva K. (2000): Trvale udržitelné obhospodařování lesů podle souborů lesních typů. Brandýs nad Labem, ÚHÚL: 200. (in Czech)

Podrázský V., 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: 118–122. (in Czech)

Podrázský V., Remeš J. (2010): Effects of the species composition change on the humus form state in the forest stands on the territory of the University Training Forest at Kostelec nad Černými lesy. Zprávy lesnického výzkumu, 55: 71–77.

Podrázský V., Remeš J., Kratochvíl J. (2005): Vývoj půdního chemizmu ve smrkových lesních ekosystémech na území ŠLP Kostelec nad Černými lesy. Zprávy lesnického výzkumu, 50: 198–201. (in Czech)

Poleno Z., Vacek S., Podrázský V., Remeš J., Mikeska M., Kobliha J., Bílek L. (2007): Pěstování lesů II. Teoretická východiska pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 464. (in Czech)

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: 952. (in Czech)

Praciak A., Pasiecznik N., Sheil D., van Heist M., Sassen M., Sousa Correia C., Dixon C., Fyson G.E., Rushforth K., Teeling C. (2013): The CABI Encyclopedia of Forest Trees. Wallingford, CABI: 536.

Pretzsch H. (2006): Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. Allgemeine Forst Zeitschrift für Waldwirtschaft und Umweltvorsorge, 61: 1158–1159. (in German)

Pretzsch H., Biber P. (2016): Tree species mixing can increase maximum stand density. Canadian Journal of Forest Research, 46: 1179–1193.

Pretzsch H., Schütze G. (2016): Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. European Journal of Forest Research, 135: 1–22.

Průša E. (2001): Pěstování lesů na typologických základech. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 594. (in Czech)

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

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

Reddy A.R., Chaitanya K.V., Vivekanandan M. (2004): Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. Journal of Plant Physiology, 161: 1189–1202.

Réh J. (1978): Technika pestovania lesa vo výbernej sústave hospodárenia. In: Vyskot M. et al.: Pěstění lesů. Praha, SZN: 360–412. (in Slovak)

Reich P.B., Oleksyn J. (2008): Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. Ecology Letters, 11: 588–597.

Reineke L.H. (1933): Perfecting a stand density index for even-aged forests. Journal of Agricultural Research, 46: 627–638.

Remeš J. (2006): Transformation of even-aged spruce stands at the School Forest Enterprise Kostelec nad Černými lesy: Structure and final cutting of mature stand. Journal of Forest Science, 52: 158–171.

Remeš J., Kozel J. (2006): Structure, growth and increment of the stands in the course of stand transformation in the Klokočná Forest Range. Journal of Forest Science, 52: 573–546.

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 Forensic Sciences, 61: 456–464.

Remeš J., Pulkrab K., Bílek L., Podrázský V. (2020): Economic and production effect of tree species change as a result of adaptation to climate change. Forests, 11: 431.

Ruiz-Peinado R., Pretzsch H., Löf M., Heym M., Bielak K., Aldea J., Barbieto I., Brazaitis G., Drössler L., Godvod K. et al. (2021): Mixing effects on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) productivity along a climatic gradient across Europe. Forest Ecology and Management, 482: 118834.

Rybníček M., Čermák P., Žid T., Kolář T. (2010): Radial growth and health condition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in relation to climate (Silesian Beskids, Czech Republic). Geochronometria, 36: 9–16.

Saniga M., Szanyi O. (1998): Modely výberkových lesov vo vybraných lesných typoch a geografických celkoch Slovenska. Vedecké štúdie TU vo Zvolene, 4/1998/A. Zvolen, Technická univerzita Zvolen: 48. (in Slovak)

Schweingruber F.H. (1996): Tree Rings and Environment Dendroecology. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research: 609.

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

Sevik H., Topacoglu O. (2015): Variation and inheritance pattern in cone and seed characteristics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) for evaluation of genetic diversity. Journal of Environmental Biology, 36: 1125.

Sidor C.G., Popa I., Vlad R., Cherubini P. (2015): Different tree-ring responses of Norway spruce to air temperature across an altitudinal gradient in the Eastern Carpathians (Romania). Trees, 29: 985–997.

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

Souček J., Tesař V. (2008): Metodika přestavby smrkových monokultur na stanovištích přirozených smíšených porostů: Certifikovaná metodika. Lesnický průvodce, 4: 37. (in Czech)

Souček J., Špulák O., Dušek D. (2018): Metodika přeměny a přestavby borových monokultur na stanovištích přirozených smíšených porostů: Certifikovaná metodika. Lesnický průvodce, 15: 35. (in Czech)

Soulé P.T., Knapp P.A. (2006): Radial growth rate increases in naturally occurring ponderosa pine trees: A late-20th century CO_2 fertilization effect? New Phytologist, 171: 379–390.

Spathelf P., Ammer C. (2015): Forest management of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in northern Germany – A brief review of the history and current trends. Forstarchiv, 86: 59–66.

Spiecker H., Hansen J., Klimo E., Skovsgaard J.P., Streba H., Teuffel K.V. (2004): Norway spruce conversion – Options and consequences. European Forest Institute Research Report 18. Leiden, Brill: 269.

Stanturf J.A., Palik B.J., Dumroese R K. (2014): Contemporary forest restoration: A review emphasizing function. Forest Ecology and Management, 331: 292–323.

Švec O., Bílek L., Remeš J., Vacek Z. (2015): Analysis of operational approach during forest transformation in Klokočná Range, Central Bohemia. Journal of Forest Science, 61: 148–155.

Sydorenko S., Voron V., Koval I., Sydorenko S., Rumiantsev M., Hurzhii R. (2021): Postfire tree mortality and fire resistance patterns in pine forests of Ukraine. Central European Forestry Journal, 67: 21–29.

Taeger S., Zang C., Liesebach M., Schneck V., Menzel A. (2013): Impact of climate and drought events on the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenances. Forest Ecology and Management, 307: 30–42.

Tangwa E., Pechanec V., Brus J., Vyvlecka P. (2022): Spatial shifts in species richness in response to climate and environmental change: An adaption of the EUROMOVE model in the Czech Republic. Diversity, 14: 235.

Teuffel K., Baumgarten M., Hanewinkel M., Sauter U.H., Spiecker H., von Wilpert K. (2005): Waldumbau: Für eine zukunftsorientierte Waldwirtschaft. Berlin, Springer: 422. (in German)

Usoltsev V.A., Merganičová K., Konôpka B., Tsepordey I.S. (2022): The principle of space-for-time substitution in predicting *Picea* spp. biomass change under climate shifts. Central European Forestry Journal, 68: 174–189.

https://doi.org/10.17221/76/2023-JFS

Vacek S., Simon J., Remeš J., Podrázský V., Minx T., Mikeska M., Malík V., Jankopvský L., Turčáni M., Jakuš R., Schwarz O., Kozel J., Valenta M., Lička L., Hlásný T., Zúbrík M., Krejčí F., Třešňák J., Hofmeister Š. (2007): Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 447. (in Czech)

Vacek S., Vacek Z., Bílek L., Simon J., Remeš J., Hůnová I. (2016): Structure, regeneration and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands with respect to changing climate and environmental pollution. Silva Fennica, 50: 1564.

Vacek Z., Vacek S., Eşen D., Yildiz O., Král J., Gallo J. (2020): 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., Linda R., Cukor J., Vacek S., Šimůnek V., Gallo J., Vančura K. (2021a): Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), the suitable pioneer species for afforestation of reclamation sites? Forest Ecology and Management, 485: 118951.

Vacek Z., Prokůpková A., Vacek S., Bulušek D., Šimůnek V., Hájek V., Králíček I. (2021b): Mixed vs. monospecific mountain forests in response to climate change: Structural and growth perspectives of Norway spruce and European beech. Forest Ecology and Management, 488: 119019.

Vacek Z., Vacek S., Cukor J. (2023): European forests under global climate change: Review of tree growth processes, crises and management strategies. Journal of Environmental Management, 332: 117353.

van der Maaten-Theunissen M., van der Maaten E., Kahle H.-P. (2013): Drought sensitivity of Norway spruce is higher than that of silver fir along an altitudinal gradient in southwestern Germany. Annals of Forest Science, 70: 185–193.

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

Vítámvás J., Bílek L., Ulbrichová I., Bažant V., Dreslerová J., Vacek Z. (2019): Vzcházení, přežívání a kořenový systém semenáčků borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) při různých intenzitách slunečního záření a závlahy. Zprávy lesnického výzkumu, 64: 102–110. (in Czech)

Vorčák J., Merganič J., Saniga M. (2006): Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. Journal of Forensic Sciences, 52: 399–409.

Yamaguchi D.K. (1991): A simple method for cross-dating increment cores from living trees. Canadian Journal of Forest Research, 21: 414–416.

Received: June 30, 2023
Accepted: August 18, 2023
Published online: November 13, 2023

5.5. Reakce růstu na změnu klimatu u smrku sitka (*Picea sitchensis* [Bong.] Carr.) versus smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst.) na Britských ostrovech a ve střední Evropě

Brabec, P., Vacek, Z., Vacek, S., Štefančík, I., Cukor, J., Weatherall, A., Gallo, J., Slávik, M., Sitková, Z., Putalová, T. (2023). Growth-climate responses of *Picea sitchensis* [Bong.] Carr. versus *Picea abies* [L.] Karst. in the British Isles and Central europe. Central European Forestry Journal, 69(3): 167–178.

Abstrakt

Introdukované dřeviny mohou představovat jednu z potenciálních strategií adaptace lesních porostů na probíhající klimatickou změnu, zejména v oblastech ohrožených narušením stability původních druhů. Studie analyzuje růstové dynamiky a klimatické vazby dvou klíčových jehličnanů – introdukovaného smrku sitka (*Picea sitchensis*) a domácího smrku ztepilého (*Picea abies*) – v odlišných geografických a klimatických podmínkách Britských ostrovů (Anglie) a střední Evropy (Česko, Slovensko). Na základě dendrochronologické analýzy bylo odebráno 150 vývrtů z porostů ve věku 52–62 let. Dále byly hodnoceny rozdíly v radiálním přírůstu, vliv teplot a srážek na růst a dále odolnost vůči extrémním klimatickým vlivům. Smrk sitka (dále jen sitka) vykazoval v průměru o 24,2 % vyšší radiální přírůst než smrk ztepilý. Kdy se svým maximem v Anglii se jednalo o (8,7 mm/rok u sitky oproti 7,0 mm/rok u smrku ztepilého). V kontinentálních podmínkách Česka a Slovenska byl přírůst obou druhů nižší, avšak sitka si udržel růstovou převahu 22–26 % oproti smrku ztepilému. První autoregresní koeficient (AR1) ukázal silnou závislost růstu na předchozím roce (0,695–0,831), zejména u smrku ztepilého, což indikuje vyšší citlivost k proměnlivé klimatické variabilitě.

Hlavním limitujícím faktorem pro oba druhy byl nedostatek srážek v předchozí vegetační sezóně, zejména v červenci. V Anglii se negativní vliv na přírůst projevil při extrémních mrazech při teplotě –7 °C. Zatímco ve střední Evropě negativním vlivem bylo období letního sucha. Teplotní korelace byly pozitivní u obou druhů, avšak vyšší odolnost sitky vůči teplotním výkyvům byla patrná v kontinentálních oblastech, kde smrk ztepilý vykazoval pokles přírůstu při teplotách nad 17 °C. Počet NPY (roků s poklesem přírůstu pod 40 % průměru) byl shodný pro oba druhy smrku. Jednalo se o 2 roky v Česku (1991, 2001) a Slovensku (1993, 2000), v Anglii nebyl NPY detekován. K výraznému poklesu však došlo v letech s kombinací nízkých srážek a teplotních extrémů (např. 2003, 2012–2013).

Sitka prokázal vyšší produkční potenciál a odolnost vůči klimatickým stresorům v oblastech s dostatkem srážek, a to zejména v oblasti Anglie. V kontinentální střední Evropě je jeho využití limitováno srážkovým deficitem, avšak na vhodných stanovištích (vlhké nížiny) může sitka přispět ke zvýšení diverzity porostů a zmírnění dopadů klimatické změny. Pro smrk ztepilý představují hlavní riziko častější epizody letního sucha, které vyžadují revizi pěstebních postupů směrem k vyššímu zastoupení dubu a buku.

Klíčová slova: Dendrochronologie, introdukované dřeviny, klimatická rezistence, radiální přírůst, srážkový deficit

Cent. Eur. For. J. 69 (2023) 167–178 sciendo DOI: 10.2478/forj-2022-0011

CENTRAL EUROPEAN Forestry Journal

ORIGINAL PAPER

Growth-climate responses of *Picea sitchensis* [Bong.] Carr. versus *Picea abies* [L.] Karst. in the British Isles and Central Europe

Pavel Brabec[1], Zdeněk Vacek[1,*], Stanislav Vacek[1], Igor Štefančík[2], Jan Cukor[1,3], Andrew Weatherall[4], Josef Gallo[1], Martin Slávik[2], Zuzana Sitková[2], Tereza Putalová[1]

[1] *Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, CZ-16521 Prague 6 – Suchdol, Czech Republic*
[2] *National Forest Centre, Forest Research Institute Zvolen, T. G. Masaryka 2175/22, SK-96001 Zvolen, Slovak Republic*
[3] *Forestry and Game Management Research Institute, v.v.i., Strnady 136, CZ-15202 Jíloviště, Czech Republic*
[4] *University of Cumbria, National School of Forestry, Fusehill Street, Carlisle, UK-CA1 2HH Cumbria, United Kingdom*

Abstract

Introduced tree species have become increasingly important in the context of the ongoing climate change. This paper focuses on the dendrochronology of the most widespread introduced tree species in the British Isles – Sitka spruce (*Picea sitchensis* [Bong.] Carr.) – in comparable soil conditions in England, Czechia, and Slovakia. The research aims to evaluate the growth dynamics and the influence of climatic factors on this tree species while comparing it with economically main tree species in Europe – Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). Based on the analysis of 150 increment cores, the radial growth of Sitka spruce was on average 24.2% higher than that of Norway spruce. The highest increments in 52 to 62-year-old stands were achieved in England by both Sitka spruce (8.7 mm) and Norway spruce (7.0 mm). In terms of negative pointer years (NPYs), there was no difference in the number of years with a significantly low increment between the two species at any site. The lowest effect of climatic factors on growth was found in Czechia, while the highest was in England. Higher resistance to climate was found for Sitka compared to Norway spruce. In general, the main limiting factor for the growth was the lack of precipitation in the previous year's vegetation season, or heavy frost in England. In Central Europe, due to low precipitation, Sitka spruce will not be a substantial introduced tree species in the future, but on suitable sites, it can achieve high production potential and play a significant role for increasing stand diversity in the face of climate change.

Key words: Sitka spruce; Norway spruce; ring-width index; temperature; precipitation

Editor: Bohdan Konôpka

1. Introduction

The introduction of new tree species in Europe dates back to the 17th century period of industrialization (Bolle 1887; Wein 1930; Kowarik & Säumel 2007). It was not until the 20th century that large-scale planting was implemented. Thus, forest plantations have gradually changed the distribution of tree species both within and outside their natural range (Spiecker 2004). Currently, 3.1%, i.e., 6.2 million ha, of Europe's forests are covered by non-native tree species, with the largest proportion in mid-western Europe, where they cover 8.9%, i.e., 2.2 million ha (Forest Europe 2020). In Czechia, introduced tree species occupy around 1.82% of the forest area, and introduced spruce species are, in aggregate, the most vital component of geographically non-native conifers (Podrázský & Prknová 2019).

Introduced spruce species occupy 9194 ha in Czechia, i.e., 0.49% of the forest area (Beran 2018). The most abundant species is blue spruce (*Picea pungens* Engelm.) which was used mainly in air-polluted mountain areas, especially in the Krušné hory Mts., Jizerské hory Mts., and Krkonoše Mts. (Vacek et al. 2003). In air-polluted areas, black spruce (*Picea mariana* [Mill.] Britton, Sterns & Poggenburg), Serbian spruce (*Picea omorika* [Pančić] Purk.), and, rarely, other spruce species such as Sitka spruce (*Picea sitchensis* [Bong.] Carr. – Funda et al. 2006 have been tested). The genus *Picea* spp., in particular Sitka spruce, and the most widespread in Europe – Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) – occur outside their

*Corresponding author. Zdeněk Vacek, e-mail: vacekz@fld.czu.cz
© 2022 Authors. This is an open access article under the CC BY 4.0 license.

natural range in Europe over an area of about 0.8 million ha (Forest Europe 2020). The proportion of introduced spruce species including Sitka spruce is gradually declining in Czechia due to the ongoing conversion of substitute species stands (Slodičák et al. 2005) and increasing political pressure for reduction of introduced tree species. The current proportion of Sitka spruce in Slovakia is negligible because this tree species is distributed especially in parks and is not managed like other commercial species. According to data from National Forest Center in Slovakia, introduced spruce species occupy less than 0.01% of the forest area (MARD 2021). On the other hand, Sitka spruce is widely distributed conifer species in England (Ludley et al. 2009). Current distribution exceeds 50% of coniferous woodland and therefore the Sitka spruce is the most important commercial tree species in England (Manso et al. 2022).

Sitka spruce is native to the west coast of North America, where it stretches along the Northern Pacific coast from Southern Alaska to Northern California (Harris 1990; Eckenwalder 2009; Praciak et al. 2013). It was introduced in Europe in the 1800s and is now cultivated in more than 16 countries worldwide (Peterken 2001; Halldórsson et al. 2003; Moore 2011; Lee et al. 2013; Deal al. 2014). It is a widely used tree species in Western Europe but under radically different climatic and soil conditions (Lines 1987; Bugała 2000; Moore 2011; Ogwu et al. 2012; Lee et al. 2013; Durrant et al. 2016). Under these conditions, Sitka spruce often markedly outperforms Norway spruce production (Rosvall et al. 2001; Bergh et al. 2005; Thompson & Harrington 2005). In particular, an oceanic climate with high precipitation of 1,000–3,000 mm and relatively mild winters (minima above −7 °C) at altitudes of up to 900 m a.s.l. is better suited for Sitka spruce (Lines 1987; Moore 2011) than for Norway spruce – which is a native montane species in the cool continental climate with an adequate soil water supply (Musil & Hamerník 2007; Farjon 2017).

In European forestry in the 19th and 20th centuries, there was an extensive introducing of fast-growing tree species (Poleno et al. 2007). Sitka spruce was also among the species planted in numerous experimental plantations in Europe, including Czechia and Slovakia. Presently, the most important non-native coniferous species in Europe for timber production include Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) and Sitka spruce (Podrázský et al. 2013a, 2016; Nygaard & Øyen 2017). While considerable attention has been paid to Douglas fir (Martiník & Kantor 2007; Kantor 2008; Kantor & Mareš 2009; Podrázský et al. 2013b, 2014; Mondek & Baláš 2019; Mondek et al. 2021; Zeidler et al. 2022), there are few studies dealing with Sitka, especially in Central Europe (Feliksik & Wilczynski 2008; Podrázský & Prknová eds. 2019). This is also true for other introduced tree species such as grand fir (*Abies grandis* [Douglas ex D. Don] Lindl. – Fulín et al. 2017, 2018), red oak (*Quercus rubra* L. – Miltner et al. 2017), Weymouth pine (*Pinus strobus* L. – Podrázský & Kupka 2011; Liao & Podrázský 2001), or black walnut (*Juglans nigra* L. – Hrib et al. 2017). More attention has focused on blue spruce, which has shown to have a rather negative effect on habitat conditions (Podrázský et al. 2005, 2006; Podrázský 2008) and is also threatened by the spruce bud blight (*Gemmamyces piceae* – Šefl et al. 2020). Regarding production and timber quality, we should look at the potential of black locust (*Robinia pseudoacacia* L. – Ábri et al. 2021a, 2021b; Honfy et al. 2021), European black pine (*Pinus nigra* J.F.A. – Ayan et al. 2021), and possibly also paulownia (Pástor et al. 2022).

For these reasons, the aim was to assess the effect of climate on the radial growth of Sitka spruce in comparable soil conditions in England, Czechia, and Slovakia. Dendroclimatological analysis of Sitka spruce stands was compared with that of Norway spruce, which is currently suffering from large-scale forest disintegration across Europe due to climate change and secondary pests (Šimůnek et al. 2020; Toth et al. 2020). The specific objectives of this study were to assess (i) basic growth characteristics of Sitka and Norway spruce, (ii) growth dynamics, including negative pointer years, and (iii) the influence of monthly air temperature and precipitation totals on the magnitude of radial growth of these species under the climatic conditions of non-continental Western Europe (England) and Central Europe (Czechia and Slovakia).

2. Material and methods

2.1. Study area

The subject of the study was Sitka and Norway spruce stands in the Lake District in North West England, near the town of Ambleside. In Czechia, we analyzed stands in Central Bohemia near the town of Kostelec nad Černými lesy. In Slovakia, stands in Central Slovakia near the town of Zvolen were researched (Fig. 1). All permanent research plots (PRPs) are located in the lowlands at altitudes ranging from 230–440 m a.s.l. The average annual temperature is balanced (8.1–8.4 °C), with annual precipitation ranging from 663 to 2,061 mm. In terms of Köppen's climatic classification (Köppen 1936), the area of interest belongs to two regions: Cfb – temperate oceanic climate (England and Czechia), and Dfb – warm-summer humid continental climate (Slovakia). The predominant soil type in all study areas is Cambisol. The studied PRPs 1–6 are pure spruce stands (Norway and Sitka spruce) of medium age with a relatively even horizontal structure and a significant horizontal canopy closure, which have been established by artificial regeneration. A detailed overview of the basic data on the PRPs is given in Table 1.

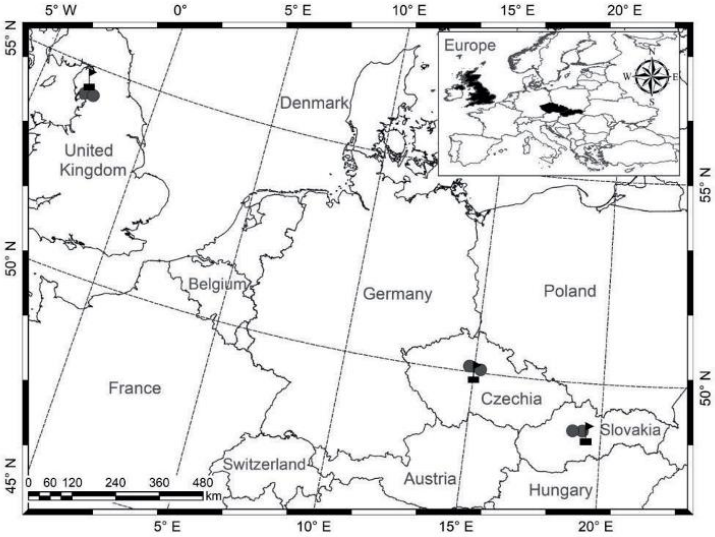


Fig. 1. Location of 6 research plots (•) with Sitka spruce and Norway spruce forest stands in England, Czechia and Slovakia, and three meteorological stations (⛹) used for dendrochronology analyses.

Table 1. Basic characteristics of research forest stands with Sitka spruce and Norway spruce (according to the Forest Management Plan).

Country	PRP	GPS	Altitude [m]	Expo.	Slope [°]	Veg. season [days]	Temper. [°C]	Precipitation [mm]	Forest site type[1]	Tree species	Age [year]	Stand volume [$m^3 ha^{-1}$]
England	1	54°16'43"N 2°55'40"W	230	E	4	247	8.4	2061	*Quercetum acidophilum*	Norway spruce	52	527
	2	54°16'42"N 2°55'39"W	230	E	4	247	8.4	2061	*Quercetum acidophilum*	Sitka spruce	52	618
Czechia	3	50°00'25"N 14°51'13"E	330	NE	3	158	8.1	663	*Querceto-Fagetum acidophilum*	Norway spruce	62	425
	4	50°00'22"N 14°51'09"E	340	NE	3	158	8.1	663	*Querceto-Fagetum acidophilum*	Sitka spruce	62	456
Slovakia	5	48°38'11"N 19°05'01"E	440	S	5	132	8.4	688	*Abieto-Fagetum acidophilum*	Norway spruce	59	468
	6	48°38'11"N 19°05'02"E	440	S	5	132	8.4	688	*Abieto-Fagetum acidophilum*	Sitka spruce	59	506

Notes: [1]forest site type *Quercetum acidophilum* (Acidic Oak), *Querceto-Fagetum acidophilum* (Acidic Oak-Beech) and *Abieto-Fagetum acidophilum* (Acidic Fir-Beech) represent potential plant associations of *Luzulo albidae-Quercetum petraeae* Hilitzer 1932, *Luzulo luzuloidis-Fagetum sylvaticae* Meusel 1937 and *Luzulo luzuloidis-Abietetum* Oberdorfer 1957.

2.2. Data collection

For the analysis of radial growth, core samples were obtained from the Sitka and Norway spruce trees with a Pressler auger (Haglöf, Sweden) at a height of 1.3 m in the direction up/down the slope in spring 2016. From each research plot, 25 samples from the co-dominant and dominant live trees – according to the Kraft classification (Kraft 1884) – were randomly (RNG function, Excel) selected as the significant growth response (compared to subdominant and suppressed trees; Remeš et al. 2015). A total of 150 core samples from spruce trees (75 of Sitka spruce and 75 of Norway spruce) were collected (148 samples analyzed). The annual increments of 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 the TsapWin software (Rinntech).

Measurements from meteorological stations were utilized to derive the effect of climate and stress factors on radial growth. Available data from the Ambleside station (100 m a.s.l.; WGS84 54°25'48"N, 2°57'36"W) for England, Sliač station (320 m a.s.l.; WGS84 48°38'8"N, 19°8'15"E) for Slovakia, and Ondřejov station (485 m a.s.l.; WGS84 49°54'24"N, 14°47'6"E) for Czechia were used for the analyses of the temperature and precipitation in the period of 1971–2015. The distance between the meteorological stations and research plots was in the range of 4–17 km. The development of temperature and precipitation was based on the data from temperature in individual months, the average annual temperature, the temperature in the vegetation season, annual total

precipitation, total precipitation in the vegetation season, total monthly precipitation, and extreme climatic events like long-term droughts or historical temperature maxima and fluctuations.

2.3. Data analyses

Tree-ring increment series of Sitka and Norway spruce were individually cross-dated to remove errors caused by missing tree rings using statistical tests in the PAST application (Knibbe 2007). These series were subsequently subjected to a visual inspection, according to Yamaguchi (1991). If a missing tree ring was revealed, a tree ring of 0.01 mm in width was inserted in its place. Individual curves from research plots were detrended, and an average tree-ring series was created in the ARSTAN program (Tree Ring Laboratory, USA). Negative exponential spline, and subsequently, 0.67 n spline was used for age detrending (Grissino-Mayer et al. 1992).

The first-order autocorrelation AR1 was calculated in package dplR in the R software (Bunn, 2008; R Core Team, 2019). The first-order autocorrelation assessed the relationship with the previous tree growth, or rather the connection between the radial increment in two consecutive years as a measure of the tree's physiological buffering capacity (Fritts 1976). The analysis of negative pointer years (NPYs) was performed by Schweingruber (1996) and Desplanque et al. (1999). For each tree, a pointer year was identified as an extremely narrow tree ring that did not reach 40% of the increment average from the preceding four 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 express the relationship between climate characteristics (monthly average air temperatures and sum of precipitation in particular years) and radial growth, the DendroClim software was used (Biondi & Waikul 2004).

3. Results

3.1. Radial growth of Sitka spruce and Norway spruce

The highest diameter increment was found in Sitka spruce in England (8.692 mm), whereas the lowest was in Norway spruce in Slovakia (2.800 mm; Table 2). Radial increment of Sitka spruce was 26.3% higher than that of Norway spruce in Czechia, 24.1% higher in England, and 22.3% higher in Slovakia. On average, this was 24.2% in favor of Sitka. The high first-order autocorrelation (AR1 0.695–0.831) suggests that radial growth was strongly influenced by previous year conditions for both species, particularly in Norway spruce. In terms of growth variability, higher fluctuations were found for Norway spruce in Czechia and Slovakia. In contrast, the opposite was true in England, where the largest difference was found between the two species studied.

3.2. Dynamics of radial growth

In terms of NPY, there was no difference in the number of years with significantly low radial increment between the two tree species at any site (Table 2). The highest number of NPY was found in both Central European countries. In England, no NPY was detected in Norway spruce. However, a large decrease in radial increment occurred in 1979, 1984, 1989–1990, 2006, and 2013–2015, when there was frequent ice damage to the spruce crowns and synergism of negative weather factors (Fig. 2). Consistently, no NPY was analyzed in Sitka spruce. Yet, a marked decrease in radial increment occurred in 1976, 1984, 1989–1990, 1995–1997, 2003, and 2006.

In Czechia, for Norway spruce, 1991 and 2001 were the NPY with minimal radial increment. The year 1991 was cold and also the driest between January–May (119 mm, average 234 mm) since 1971, preceded by the lowest annual precipitation in 1990. The year 2001 was characterized by extremely high temperatures outside the vegetation season (3.0 °C, average 1.7 °C). However, a marked decrease in radial increment occurred in 1977, 1992, 2000–2002, and 2010–2011, years with below-average precipitation in the vegetation season (Fig. 2). For Sitka, the identical NPY were analyzed – in 1991 and 2001. A marked decrease in radial increment also occurred in 1977, 1992, 2000–2002, and 2010–2011, similar to Norway spruce.

In Slovakia, NPY were demonstrated statistically in 1993 and 2000. The beginning of the vegetation season (March to May) in 1992 witnessed the lowest precipitation ever (54 mm, mean 161 mm). Precipitation in 2000 was also substantially below average, and in addition, it

Table 2. Characteristics of basic tree-ring chronologies of Sitka spruce and Norway spruce trees on permanent research plots differentiated according to country.

Country	PRP	Tree species	Cores [n]	Age min–max [years]	RW mean	RWI SD	AR1	Negative pointer years
England	1	Norway spruce	24	42–49	3.501	0.143	0.775	—
	2	Sitka spruce	24	44–49	4.346	0.181	0.768	—
Czechia	3	Norway spruce	25	48–60	2.378	0.258	0.831	1991, 2001
	4	Sitka spruce	25	45–61	3.003	0.220	0.805	1991, 2001
Slovakia	5	Norway spruce	25	41–50	2.800	0.178	0.709	1993, 2000
	6	Sitka spruce	25	42–51	3.425	0.171	0.695	2012, 2013

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, AR1 – first-order autocorrelation, negative pointer years – years with significantly extreme low radial growth.

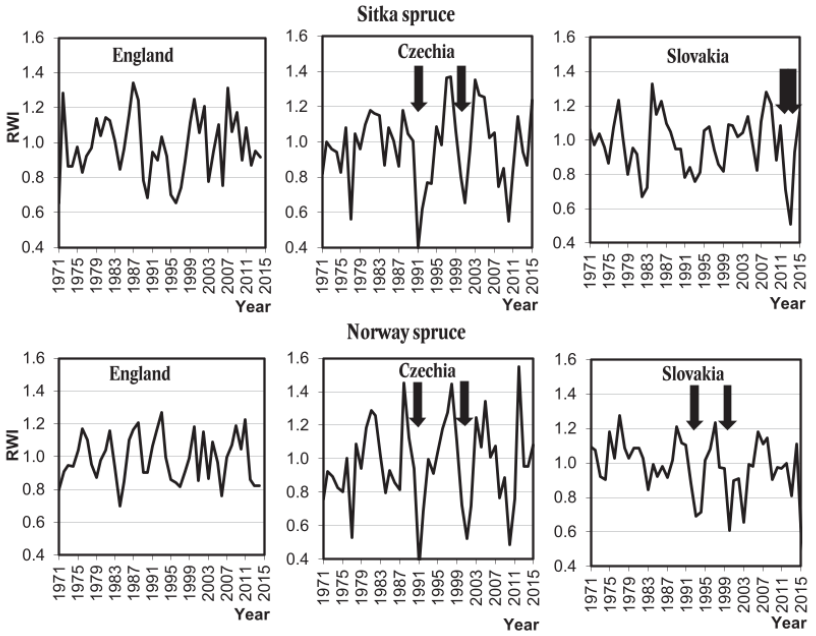


Fig. 2. Standardized mean chronology of Sitka spruce and Norway spruce in 1971–2015 after removing the age trend expressed by the tree-ring width index (RWI) and significant low radial growth expressed by negative pointer years (arrows).

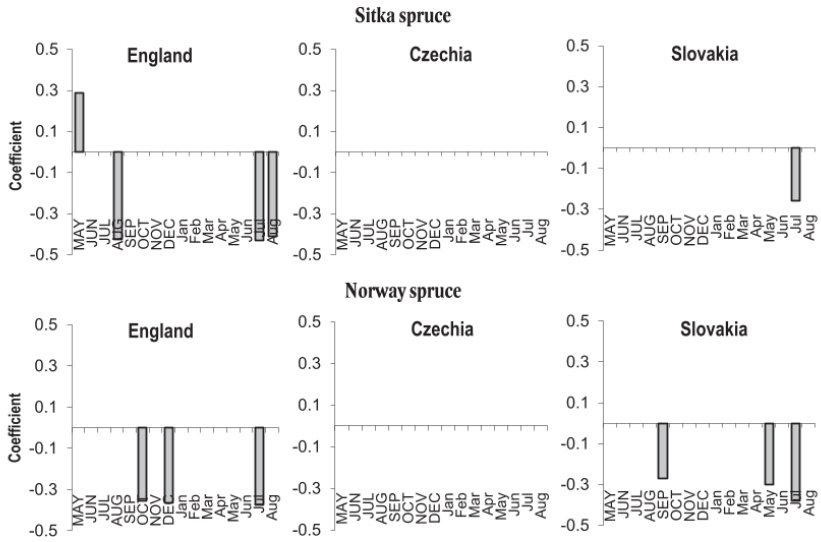


Fig. 3. Coefficients of correlation of the regional residual index tree-ring chronology of Sitka spruce and Norway spruce with monthly air temperatures from May of the previous year (capital letters) to August of the current year (lower-case letters) in the period 1971–2015; only statistically significant ($p < 0.05$) values are shown.

was the third warmest year historically (9.7 °C, average 8.5 °C). Furthermore, an insignificant decrease in increment occurred in 1994, 2003, and 2015, predominantly years with lower precipitation in the vegetation season (Fig. 2). For Sitka, it was 2012 and 2013, in regards to NPY. The year 2012 was marked by the warmest vegetation season on record (17.1 °C, average 15.2 °C) and below-average precipitation. Similarly, 2013 was extremely warm and variable in precipitation (historically the second-highest variability in monthly precipitation). However, the decrease in radial increment also occurred in 1982–1983, 1991–1994, 1999, and 2006.

3.3. Effect of climate on radial growth

In terms of the influence of climatic factors, precipitation had a more substantial effect (17 significant months) on radial spruce growth compared to temperature (11 months; Figs. 3 and 4). The lowest influence of climatic factors on diameter increment was found in the PRPs in Czechia, while the highest, in England. The greater resistance to climatic factors (precipitation and temperature) was found for Sitka compared to Norway spruce.

Respectively, monthly temperatures had a predominantly positive effect on the radial growth of both tree species, except in May of the previous year for Sitka PRP in England (Fig. 3). The influence of the previous current year was similar (5 versus 6 significant months). For precipitation, the crucial month (in terms of frequency of significant months) affecting growth is July of the current year. The highest correlation was found in this month for Sitka spruce in England ($r = -0.430$). In terms of precipitation, monthly precipitation had a significantly predominant positive effect on spruce growth, except for October and December of the previous year for Sitka spruce in PRP in Slovakia (Fig. 4). For precipitation, the previous year significantly (11 months) influenced the increment more than the current year (6 months). The most significant month that influenced tree growth was July of the current and previous year. Specifically, the highest correlation was found in June of the current year for Sitka in England ($r = 0.393$).

4. Discussion

4.1. Radial growth in Sitka spruce and Norway spruce

With increasing continentality and with similar soil (Cambisols), the conditions for the growth of Sitka spruce and Norway spruce are deteriorating. While in England, the average radial growth of Sitka spruce was 4.35 mm, it was 30.9% less in Czechia, and 21.2% less in Slovakia. For Norway spruce, it was 3.50 mm in England and 32.1% less in Czechia and 20.2% less in Slovakia. In England, Norway spruce reached only 80.6% of radial growth

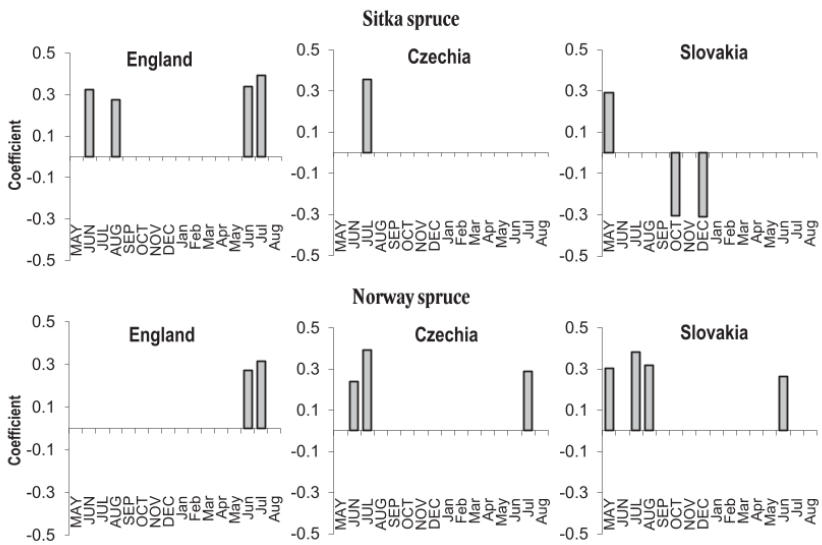


Fig. 4. Coefficients of correlation of the regional residual index tree-ring chronology of Sitka spruce and Norway spruce with a monthly sum of precipitation from May of the previous year (capital letters) to August of the current year (lower-case letters) in the period 1971–2015; only statistically significant ($p < 0.05$) values are shown.

of Sitka spruce, while it attained 79.2% in Czechia and 81.8% in Slovakia. Similar results are documented, for example, by MacDonald (1979). The production potential of Sitka spruce over Norway spruce corresponds to its range of introduction. When it was introduced in Europe in the 19th century, it found relatively suitable growing conditions in the British Isles and around the Baltic Sea (Brazier & Mobbs 1993; Deans & Milne 1999; Feliksik & Wilczynski 2008; Green et al. 2008; Beauchamp et al. 2013). In England, it is currently the most commonly planted commercial tree species (Forestry Commission 2014), grown in ca 40 to 50-year rotations (Fletcher & Faulkner 1972; McLean et al. 2016). Sitka spruce prefers temperate and humid oceanic climates with considerable precipitation during the vegetation season (Harlow et al. 1978; Thompson & Harrington 2005). In contrast, Norway spruce is one of the most common and economically important tree species in Northern and Central Europe (Musil & Hamerník 2007).

4.2. Effect of climate on radial growth

Interpreting correlations of radial increment of spruce with mean monthly temperatures and precipitation is relatively complicated, as the growth process is influenced by numerous factors such as windstorms, pathogens, drought, air pollution load, yellowing symptoms, damage by deer browsing and bark stripping (Giordano et al. 2013; Cukor et al. 2019a, 2019b; Vacek et al. 2019a, 2020; Mikulenka et al. 2020; Gallo et al. 2021). The positive effect of precipitation in July of the previous year and temperatures in July of the current year on radial increment can be explained by conditions during this period when a significant part of the radial increment is formed (Putalová et al. 2019). It is in line with the findings of Hlásny et al. (2017), who reported that spruce increment is influenced mainly by precipitation in June at lower altitudes and temperature at high altitudes. Our study of Norway spruce suggests that radial growth is significantly limited in lower-elevation PRPs in Czechia and Slovakia, particularly by the amount of precipitation in the vegetation season (particularly in July), in contrast to the PRPs in England, where precipitation totals even in the vegetation season were substantial. Temperatures, therefore, do not limit growth if there is sufficient water supply in the soil, which was rarely the case in the PRP in Czechia and Slovakia during the vegetation season. If water availability is reduced, stress, in the form of decreased increment will typically manifest itself one year later (Sander et al. 1995). Also, in our study, lack of precipitation in the previous year significantly affected tree growth increment compared to the current year. Similar results of the positive effect of temperature in June, July, and August on spruce growth have been found in foothill spruce forests in the Carpathian Mountains (Bednarz et al. 1999), in the Krkonoše Mts. (Král et al. 2015), Orlické hory Mts. (Rybníček et al. 2009; Vacek et al. 2015), Polish Tatra (Feliksik 1972), or in spruce stands in Norway (Andreassen et al. 2006). Conversely, the temperature during this period has a negative effect on spruce growth in the lowlands, as documented by studies from Central Bohemia (Vančura et al. 2020) or the Broumovsko Protected Landscape Area (Vacek et al. 2019b).

Our study of Sitka spruce suggests that the lack of precipitation during the vegetation season, combined with warm weather and winter frosts, are the main factors limiting its radial growth in Central Europe, in contrast to conditions in England. Moreover, in England, not a single NPY was discovered for both tree species, while in Czechia and Slovakia, two NPY were analyzed for each species. Vegetation season in Central Europe is considerably shorter than in England, which also significantly affects radial growth. In Western Europe, there is sufficient precipitation, but in places where the spruce canopy was damaged by frost, it was reflected in reduced radial growth in the years in question. Feliksik & Wilczynski (2008) also report that winter frosts and dry weather in summer are factors limiting radial increment of Sitka spruce in Poland along the Baltic coast. Bugała (2000) states that Sitka spruce is damaged by winter frosts and summer droughts in continental Europe. In general, spruce is more sensitive to high temperatures and intolerant of low relative humidity and air pollution loads than other tree species (Vacek & Lepš 1987; Král et al. 2015; Putalová et al. 2019).

4.3. Other aspects of Sitka spruce introduction

In recent years, there has been a great deal of debate about the impact of introduced tree species on ecosystem services and the landscape, both from the perspective of ecologists (Richardson & Rejmánek 2011; Van Wilgen et al. 2014; Pyšek et al. 2017) and foresters (Buriánek 2019; Podrázský et al. 2020). The context of the forest bioeconomy, including the entire consumption chain from forest production to the use of raw timber material in various ways, as well as the provision of ecosystem services, is also gaining importance (Di Franco et al. 2021; Endalew et al. 2021; Selivanov & Hlaváčková 2021). Sitka spruce is not an invasive tree species (Buriánek 2019). Its litterfall is comparable to that of Norway spruce (MacDonald 1979) and its more noticeable introduction in Europe is expected to occur mainly in coastal areas with sufficient precipitation (Moore et al. 2012; Worrell & Malcolm 1990a, 1990b). In Czechia, the introduction of Sitka spruce into forestry practice is not yet anticipated, from a legislative viewpoint (Beran & Šindelář 1996). However, concerning precipitation, on suitable sites, it can achieve high production potential and play a crucial role in increasing stand diversity in times of ongoing climate change. Moreover, the vari-

ability of increment, both in Czechia and Slovakia, was lower for Sitka spruce compared to Norway spruce, as was its resistance to climatic factors.

5. Conclusion

The evaluated spruce species (Norway spruce and Sitka spruce) at lower altitudes of Central Europe (Czechia and Slovakia) suffer from a precipitation deficit, especially in the summer months of the vegetation season – evidenced by its relatively low radial growth. Sitka spruce in particular suffers from winter drying damage. Contrastingly, in non-continental Western Europe (England), there is sufficient precipitation throughout the year for both spruce species to grow. Crown damage to both spruce species sometimes occurs during heavy frost. In particular, a mild winter without severe frosts suits Sitka spruce. Due to a favorable distribution of high precipitation and relatively mild and short winters, both spruce species show the best increment in England. So far, Sitka spruce has also grown better in Czechia and Slovakia than Norway spruce and is less responsive to adverse climatic conditions. This difference has been decreasing over the last 20 years and is likely to become even smaller as global climate change progresses. In conclusion, based on investigation of research plots in 3 European countries, the results indicates that Sitka spruce is tolerant to wet and poor habitats well, is more tolerant of wind and salty ocean air, and grows faster than Norway spruce, but it seems to be not recommended from an introduction point of view to grow it extensively in continental climates.

Acknowledgements

This study was supported by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences (IGA), the Ministry of Agriculture of the Czech Republic (No. QK22020045) and Slovak Research and Development Agency (No. APVV-17-0416). Z.S. received funding from the ERDF (No. ITMS 313011S735, CE LignoSilva). We also would like to acknowledge the Czech Hydrometeorological Institute and other interested meteorological institutions for providing the climatic data set. We would also like to thank Jitka Šišáková, an expert in the field, and Richard Lee Manore, a native speaker, for checking English.

References

Ábri, T., Keseru, Z., Rásó, J., Rédei, K., 2021a: Stand structure and growth of *Robinia pseudoacacia* 'Jaszkiséri' – 'Jaszkiséri' black locust. Journal of Forest Science, 67:489–497.

Ábri, T., Keseru, Z., Szab´o, F., Rédei, K., 2021b: Structure of black walnut (*Juglans nigra* L.) stands on sandy soils in Hungary. Journal of Forest Science, 67:298–305.

Ayan, S., Yucedag, C., Simovski, B., 2021: A major tool for afforestation of semi-arid and anthopogenic steppe areas in Turkey: *Pinis nigra* J. F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe. Journal of Forest Science, 67:449–463.

Andreassen, K., Solberg, S., Tveito, O. E., Lystad S. L., 2006: Regional differences in climatic responses of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) growth in Norway. Forest Ecology and Management, 222:211–221.

Beauchamp, K., Mencuccini, M., Perks, M., Garnier, B., 2013: The regulation of sapwood area, water transport and heartwood formation in Sitka spruce. Plant Ecology & Diversity, 6:45–56.

Bednarz, Z., Jaroszewicz, B., Ptak, J., Szwagrzyk, J., 1999: Dendrochronology of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in the Babia Góra National Park, Poland. Dendrochronologia, 16–17:45–55.

Beran, F., Šindelář, J., 1996: Perspektivy vybraných cizokrajných dřevin v lesním hospodářství ČR. Lesnictví – Forestry, 42:337–355. (In Czech).

Beran, F., 2018: Introdukované dřeviny v lesním hospodářství ČR – Přehled. In: Vacek, Z., Podrázský, V. (eds.): Introdukované dřeviny jako součást českého lesnictví, ČLS, Kostelec nad Černými lesy, Praha 2018:7–16. (In Czech).

Bergh, J., Linder, S., Bergström, J., 2005: Potential production of Norway spruce in Sweden. Forest Ecology and Management, 204:1–10.

Biondi, F., Waikul, K., 2004: Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. Computers and Geosciences, 30:303–311.

Bolle, C., 1887: Andeutungen über die Freiwillige Baum- und Strauchvegetation der Provinz Brandenburg; Verlag des Märkisches Provinzial-Museum: Berlin, Germany. (In German).

Brazier, J. D., Mobbs, I. D., 1993: The influence of planting distance on structural wood yields of unthinned Sitka spruce. Forestry, 66:333–352.

Bugała, W., 2000: Drzewa i krzewy (Trees and shrubs). Warszawa, Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, 614 p. (In Polish).

Bunn, A. G., 2008: A dendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia, 26:115–124.

Buriánek, V., 2019: Problematika invazních dřevin v Česku. – Přehled. In: Vacek, Z., Podrázský, V. (eds.): Introdukované dřeviny jako součást českého lesnictví, ČLS, Kostelec nad Černými lesy 2019. ČLS, Praha 2019:11–16. (In Czech).

Cukor, J., Vacek, Z., Linda, R., Sharma, R.P., Vacek, S., 2019a: Afforested farmland vs. forestland: Effects of bark stripping by *Cervus elaphus* and climate on production potential and structure of *Picea abies* forests. Plos One, PLoS ONE 14:e0221082.

Cukor, J., Vacek, Z., Linda, R., Vacek, S., Marada, P., Šimůnek, V. et al., 2019b: Effects of Bark Stripping on Timber Production and Structure of Norway

Spruce Forests in Relation to Climatic Factors. Forests, 10:320.

Deal, R. L., Hennon, P., O'Hanlon, R., D'Amore, D., 2014: Lessons from native spruce forests in Alaska: managing Sitka spruce plantations worldwide to benefit biodiversity and ecosystem services. Forestry, 87:193–208.

Deans, J. D., Milne, R., 1999: Effects of respacing on young Sitka spruce crops. Forestry, 72:47–57.

Desplanque, C., Rolland, C., Schweingruber, F. H., 1999: Influence of species and abiotic factors on extreme tree ring modulation. Trees, 13:218–227.

Di Franco, C. P., Lima, G., Schimmenti, E., Asciuto A., 2021: Methodological approaches to the valuation of forest ecosystem Services: An overview of recent international research trends. Journal of Forest Science, 67:307–317.

Durrant, T. H., Mauri, A., de Rigo, D., Caudullo, G., 2016: *Picea sitchensis* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. European Atlas of forest tree species. Luxembourg, Publ. Off. EU, e0137a1.

Eckenwalder, J. E., 2009: Conifers of the World: The Complete Reference. Timber Press, 744 p.

Endalew, B., Wondimagegnhu, B. A., Tassie, K., 2021: Willingness to pay for church forest conservation: a case study in northwestern Ethiopia. Journal of Forest Science, 67:105–116.

Farjon, A., 2017. *Picea abies*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T42318A71233492.

Feliksik, E., 1972: Studia dendrochronologiczne nad świerkiem (*Picea excelsa* L.). Część I. Badania nad świerkiem z Lasu Gąsienicowego w Tatrach. Acta Agraria et Silvestria, 12:39–70. (In Polish).

Feliksik, E., Wilczynski, S., 2008: Tree-ring chronology as a source of information on susceptibility of Sitka spruce to climatic conditions of Pomerania (northern Poland). Geochronometria, 30:79–82.

Fletcher, A. M., Faulkner, R., 1972: A plan for the improvement of Sitka spruce by breeding and selection. Forestry Commission Research and Development Paper No. 85, HMSO, London, 567 p.

Forest Europe, 2020: State of Europe's Forests 2020. In: Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe – Forest Europe Liaison Unit Bratislava, 392 p.

Forestry Commission, 2008: Forestry statistics 2014. Forestry Commission, Edinburgh.

Fritts, H. C, 1976: Tree rings and climate. Academic Press, London.

Fulín, M., Novotný, P., Podrázský, V., Beran, F., Dostál, J., Jehlička, J., 2017: Evaluation of the provenance plot "Hrubá Skála" (Northern Bohemia) with grand fir at the age of 36 years. Journal of Forest Science, 63:75–87.

Fulín, M., Podrázský, V., Baláš, M., 2018: Vliv jedle obrovské na stav lesních půd: případová studie. Zprávy lesnického výzkumu, 63:129–135. (In Czech).

Funda, T., Kobliha, J., Vacek, S., 2006: Vývoj a současný stav provenienčních výzkumných ploch smrku černého v oblasti Krušných hor. [Development and current state of black spruce provenance trials in the Ore Mts.]. In: Slodičák, M., Novák, J. (eds.): Lesnický výzkum v Krušných horách. Recenzovaný sborník z celostátní vědecké konference. Teplice 20. 4. 2006, Opočno, VÚLHM VS, p. 215–231.

Gallo, J., Vacek, Z., Vacek, S., 2021: Quarter of a century of forest fertilization and liming research at the Department of Silviculture in Prague, Czech Republic. Central European Forestry Journal, 67:123–134.

Giordano, L., Garbelotto, M., Nicolotti, G., Gonthier P., 2013: Characterization of fungal communities associated with the bark beetle *Ips typographus* varies depending on detection method, location, and beetle population levels. Mycol Progress, 12:127–140.

Green, S., Hendry, S. J., Redfern, D. B., 2008: Drought damage to pole-stage Sitka spruce and other conifers in north-east Scotland. Scottish Forestry, 62:10–18.

Grissino-Mayer, H. D., Holmes, R. L., Fritts, H. C., 1992: International tree-ring data bank program library: user´s manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tuscon, USA, Tuscon, p. 75–87.

Halldórsson, G., Benedikz, T., Eggertsson, O., Oddsdóttir, E.S., Óskarsson, H., 2003: The impact of the green spruce aphid *Elatobium abietinum* (Walker) on long-term growth of Sitka spruce in Iceland. Forest Ecology and Management, 181:281–287.

Harlow, W. M., Harrar, E. S., White, F. M., 1978: Texbook of Dendrology. Covering the Important Forest Trees of the United States and Canada. New York, McGraw-Hill Book Company, p. 134–136.

Harris, A.S., 1990: Sitka Spruce (*Picea sitchensis* [Bong.] Carr.), Agriculture Handbook 654, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C., p. 513–529.

Hlásny, T., Trombik, J., Bošeľa, M., Merganič, J., Marušák, R., Šebeň, V. et al., 2017: Climatic drivers of forest productivity in Central Europe. Agricultural and Forest Meteorology, 234:258–273.

Honfy, V., Ábri T., Juhász, L., Rásó, J., Keseru, Z., Rédei, K., 2021: A simple method for application of natural regeneration on black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) stands in Hungary. Journal of Forest Science, 67:66–70.

Hrib, M., Podrázský V., Matějka, K., Viewegh, J., 2017: Effect of black walnut (*Juglans nigra*) on the understorey vegetation – a case study of South Moravian Forests (Czech Republic). Journal of Forest Science, 63:136–148.

Kantor, P., 2008: Production potential of Douglas fir at mesotrophic sites of Křtiny Training Forest Enterprise, Journal of Forest Science 54: 321–332.

Kantor, P., Mareš, R., 2009: Production potential of Douglas fir in acid sites of Hůrky Training Forest

District, Secondary Forestry School in Písek. Journal of Forest Science, 55:312–322.

Knibbe, B., 2007: PAST4: personal analysis system for treering research, Version 4.2. SCIEM, Vienna, Austria, 161 p.

Kowarik, I., Säumel, I., 2007: Biological Flora of Central Europe: *Ailanthus altissima* [Mill.] Swingle. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 8:207–237.

Kraft, G., 1884: Beiträge zur lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben. Klindworth, Germany, 147 p. (In German).

Král, J., Vacek, S., Vacek, Z., Putalová, T., Bulušek, D., Štefančík, I., 2015: Structure, development and health status of spruce forests affected by air pollution in the western Krkonoše Mts. in 1979–2014. Lesnícky časopis – Forestry Journal, 61:175–187.

Lee, S., Thompson, D., Hansen, J. K., 2013: Forest Tree Breeding in Europe. L. E. Pâques, ed., Springer Netherlands, vol. 25 of Managing Forest Ecosystems, p. 177–227.

Liao, C. Y., Podrázský, V., 2001: Growth dynamics of individual tree basal area of Eastern White Pine in Kostelec nad Černými lesy region. Journal of Forest Science, 47:124–129.

Lines, R., 1987: Choice of seed origins for the main forest species in Britain. Forestry Commission Bulletin 66. HMSO, London.

Ludley, K. E., Jickells, S. M., Chamberlain, P. M., Whitaker, J., Robinson, C. H., 2009: Distribution of monoterpenes between organic resources in upper soil horizons under monocultures of *Picea abies*, *Picea sitchensis* and *Pinus sylvestris*. Soil Biology and Biochemistry, 41:1050–1059.

MacDonald, J. A. B., 1979: Norway or Sitka spruce? Forestry, 40:129–138.

Manso, R., Davidson, R., McLean, J. P., 2022: Diameter, height and volume increment single tree models for improved Sitka spruce in Great Britain. Forestry, 95:391–404.

MARD, 2021: Správa o lesnom hospodárstve v Slovenskej republike za rok 2020. Zelená správa. Ministry of Agriculture and Rural Development of the Slovak Republic, 71 p.

Martiník, A., Kantor, P., 2007: Branches and the assimilatory apparatus of full-grown trees of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) of a different coenotic position. Ekológia (Bratislava), 26:223–239.

McLean, J. P., Moore, J. R., Gardiner, B. A., Lee, S. J., Mochan, S. J., Jarvis, M. C., 2016: Variation of radial wood properties from genetically improved Sitka spruce in the UK. Forestry, 89:109–116.

Mikulenka, P., Prokůpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Simon, J. et al., 2020: Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* [Mill.] vs. *Picea abies* [L.] Karst. Central European Forestry Journal, 66:23–36.

Miltner, S., Podrázský, V., Baláš, M., Kupka, I., 2017: Vliv dubu červeného (*Quercus rubra* L.) na lesní stanoviště. Zprávy lesnického výzkumu, 62:109–115. (In Czech).

Mondek, J., Baláš M., 2019: Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) and its role in the Czech forests. Journal of Forest Science, 65:41–50.

Mondek J., Matějka, K., Gallo, J., Prokůpková, A., Hájek, V., 2021: *Picea abies* and *Pseudotsuga menziesii* radial growth in relation to climate: case study from South Bohemia. Austrian Journal of Forest Science, 138:209–244.

Moore, J., 2011: Wood properties and uses of Sitka spruce in Britain. Research Report – Forestry Commission, UK, 48 p.

Moore, J. R., Lyon, A. J., Lenhneke, S., 2012: Effects of rotation length on the grade recovery and wood properties of Sitka spruce structural timber grown in Great Britain. Annals of Forest Science, 69:353–362.

Musil, I., Hamerník, J., 2007: Jehličnaté dřeviny: přehled nahosemenných i výtrusných dřevin. Praha, Academia, 177 p. (In Czech).

Nygaard, P. H., Øyen, B. H., 2017: Spread of the Introduced Sitka Spruce (*Picea sitchensis*) in Coastal Norway. Forests, 8:24.

Ogwu, D. S., Nemesova, A., Lynch, T., Phillips, H., Hunter, A., Mac Siúrtáin, M., 2012: Site classification and growth models for Sitka spruce plantations in Ireland. Forest Ecology and Management, 283:56–65.

Pástor, M., Jankovič, J., Belko, M., Modranský, J., 2022: Evaluation of selected growth parameters of *Paulownia corevisa* plantation in the Danubian Lowland. Journal of Forest Science, 68:156–162.

Peterken, G. F., 2001: Ecological effects of introduced tree species in Britain. Forest Ecology and Management, 141:31–42.

Podrázský, V., Ulbrichová, I., Moser, W. K., 2005: Využití břízy a smrku pichlavého při obnově porostů na plochách s nenarušenou vrstvou nadložního humusu. Zprávy lesnického výzkumu, 50:75–77. (In Czech).

Podrázský, V., Remeš, J., Ulbrichová, I., 2006: Rychlost regenerace lesních půd v horských oblastech z hlediska kvantity nadložního humusu. Zprávy lesnického výzkumu, 51:230–234. (In Czech).

Podrázský, V., 2008: Tvorba povrchového humusu při zalesňování zemědělských ploch a po buldozerové přípravě v Krušných horách. Zprávy lesnického výzkumu, 53:258–263. (In Czech).

Podrázský, V., Kupka, I., 2011: Vliv borovice vejmutovky a metasekvoje čínské na stav nadložního humusu na stanovišti potočního luhu. Zprávy lesnického výzkumu, 56:14–19. (In Czech).

Podrázský, V., Čermák, R., Zahradník, D., Kouba, J., 2013a: Production of Douglas-fir in the Czech

Republic based on national forest inventory data. Journal of Forest Science, 59:398–404.

Podrázský, V., Zahradník, D., Pulkrab, K, Kubeček, J., Peña, J. F. B., 2013b: Hodnotová produkce douglasky tisolisté (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) na kyselých stanovištích Školního polesí Hůrky, Písecko. Zprávy lesnického výzkumu, 58:226–232. (In Czech).

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., Remeš, J., Sloup, R., Pulkrab, K., Novotná, S., 2016: Douglas-fir – partial substitution for declining conifer timber supply–review of Czech data. Wood Research, 61:525–530.

Podrázský, V., Prknová, H. (eds.), 2019: Silvicultural, production and environmental potential of the main introduced tree species in the Czech Republic. Česká zemědělská univerzita v Praze, Kostelec nad Černými Lesy, Lesnická práce, 185 p.

Podrázský, V., Vacek, Z., Vacek, S., Vítámvás, J., Gallo, J., Prokůpková, A. et al., 2020: Production potential and structural variability of pine stands in the Czech Republic: Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) vs. introduced pines – case study and problem review. Journal of Forest Science, 66:197–207.

Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Mikeska, M., Kobliha J. et al., 2007: Pěstování lesů II. Teoretická východiska pěstování lesů. [Silviculture II. Theoretical starting points of Silviculture]. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, 464 p. (In Czech).

Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Štefančík, I., Mikeska, M. et al., 2009: Pěstování lesů III. Praktické postupy pěstování lesů. [Silviculture III. Practical methods in silviculture]. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, 952 p. (In Czech).

Praciak, A. et al., 2013: The CABI Encyclopedia of Forest Trees. The CABI encyclopedia of forest trees. CABI Publishing, Oxfordshire, UK, 536 p.

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

Pyšek, P., Chytrý, M., Pergel, J., Sádlo, J. (eds.) 2017: Plant invasions in the Czech Republic. In: Flora and vegetation of the Czech Republic. Springer, Cham. Plant and vegetation, 14:339–399.

R Core Team, 2019: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

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.

Richardson, D. M., Rejmánek, M., 2011: Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. Diversity and Distributions, 17:788–809.

Rosvall, O., Jansson, G., Andersson, B., Ericsson, T., Karlsson, B., Sonesson, J. et al., 2001: Genetiska vinster i nuvarande och framtida fröplantager och klonblandningar. Redogörelse, 1. Skogforsk, Uppsala. (In Swedish).

Rybníček, M., Čermák, P., Kolář, T., Přemyslovská, E., Žid, T., 2009: Influence of temperatures and precipitation on radial increment of Orlické hory Mts. spruce stands at altitudes over 800 m asl. Journal of Forest Science, 55:257–263.

Sander, C., Eckstein, D., Kyncl, J., Dobrý, J., 1995: The growth of spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in the Krkonoše Mountains as indicated by ring width and wood density. Annals of Forest Science, 52:401–410.

Schweingruber, F. H., 1996: Tree Rings and Environment Dendroecology. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf, 609 p.

Selivanov, E., Hlaváčková, P., 2021: Methods for monetary valuation of ecosystem services: A scoping review. Journal of Forest Science, 67:499–511.

Slodičák, M. et al., 2005. Lesnické hospodaření v Jizerských horách. Hradec. Králové, Lesy České republiky; Jíloviště-Strnady, VÚLHM, 232 p. (In Czech).

Spiecker, H., 2004: Norway Spruce Conversion: Options and Consequences; European Forest Institute Research Report 18; Brill: Leiden, The Netherlands.

State of Europe's Forests 2007: The MCPFE report on sustainable forest management in Europe. Available online: http://foresteurope.org/wp-content/uploads/2016/08/FE-EN.pdf (accessed on 22 November 2015).

Šefl, J., Mottlová, V., Schořálková, I., 2020: Bud blight (*Gemmamyces piceae*) in the eastern part of the Krušné hory Mountains. Journal of Forest Science, 66:309–3017.

Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S., 2020: Solar cycles in salvage logging: National data from the Czech Republic confirm significant correlation. Forests, 119:973.

Thompson, D., Harrington, F., 2005: Sitka Spruce (*Picea sitchensis*). In: Jain, S. M., Gupta, P. K. (eds.): Protocol for Somatic Embryogenesis in woody Plants. Netherlands, Springer.

Toth, D., Maitah, M., Maitah, K., Jarolínová, V., 2020: The impacts of calamity logging on the development of spruce wood prices in Czech forestry. Forests, 11:283.

Vacek, S., Lepš, J., 1987: Changes in the horizontal structure in a spruce forest over a 9-year period of pollutant

exposure in the Krkonoše Mountains, Czechoslovakia. Forest Ecology and Management, 22:291–295.

Vacek, S., Zingari, P. C., Jeník, J., Simon, J., Smejkal, J. Vančura, K., 2003: Mountain forests of the Czech Republic. Prague: Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 320 p.

Vacek, S., Vacek, Z., Ulbrichová, I., Remeš, J., Podrázský, V., Vach, M. et al., 2019a: The Effects of Fertilization on the Health Status, Nutrition and Growth of Norway Spruce Forests with Yellowing Symptoms. Scandinavian Journal of Forest Research, 34:267–281.

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

Vacek, Z., Vacek, S., Prokůpková, A., Bulušek, D., Podrázský, V., Hůnová I. et al., 2020: Long-term effect of climate and air pollution on health status and growth of Norway spruce peaty forests in the Black Triangle region. Dendrobiology, 83:1–19.

Vančura, K., Prokůpková, A., Balušek, D., Šimůnek, V., Hájem, V., Králíček, I., 2020: Dynamics of mixed lowland forests in Central Bohemia over a 20-year period. Journal of Forest Science, 66:49–62.

Wein, K., 1930: Die erste Einführung nordamerikanischer Gehölze in Europa. Mitteilungen Deutsche Dendrologische Gesellschaft, 42:137–163. (In German).

Worrell, R., Malcolm, D. C., 1990a: Productivity of Sitka spruce in northern Britain 1. The effects of elevation and climate. Forestry, 63:105–118.

Worrell, R., Malcolm, D. C., 1990b: Productivity of Sitka spruce in northern Britain 2. Prediction from site factors. Forestry, 63:119–128.

Yamaguchi, D. K., 1991: A simple method for cross-dating increment cores from living trees. Canadian Journal of Forest Research, 21:414–416.

Zeidler, A., Borůvka, V., Černý, J., Baláš, M., 2022: Douglas-fir outperforms most commercial European softwoods. Industrial Crops and Products, 181:114828.

5.6. Možnost využití nepůvodních smrků jako náhrady smrku ztepilého v České republice: srovnání vlastností dřeva

Zeidler, A., Borůvka, V., Brabec, P., Tomczak, K., Bedřich, J., Vacek, Z., Cukor, J., Vacek, S. (2024). The possibility of using non-native spruces for Norway Spruce wood replacement—A case study from the Czech Republic. Forests, 15(2): 255.

Abstrakt

V důsledku klimatické změny dochází ve střední Evropě k rozsáhlému rozpadu porostů smrku ztepilého (*Picea abies*), a to zejména vlivem sucha, kůrovcových kalamit a zvýšené frekvence abiotických disturbancí. Tato studie hodnotí potenciál tří nepůvodních druhů smrku – smrku omorika (*Picea omorika*), smrku černého (*Picea mariana*) a smrku pichlavého (*Picea pungens*) – jako náhrady domácího smrku v podmínkách České republiky. Výzkum se zaměřil na klíčové vlastnosti dřeva: hustotu, modul pevnosti v ohybu (MOR) a modul pružnosti v ohybu (MOE).

Analýza 290 vzorků z 50letých porostů po lesnických rekultivacích (bývalá výsypka Antonín, severozápadní Česko). Na odebraných vzorcích bylo analyzováno, že při měření hustoty dřeva smrk omorika dosáhl nejvyšší hodnoty (525 $kg \cdot m^{-3}$), statisticky srovnatelné se smrkem ztepilým (517 $kg \cdot m^{-3}$). Smrk pichlavý (476 $kg \cdot m^{-3}$) a smrk černý (468 $kg \cdot m^{-3}$) vykázaly výrazně nižší hustotu dřevní hmoty.

Z hlediska MOR smrk ztepilý (84,6 MPa) překonal všechny nepůvodní druhy. Smrk omorika (69,2 MPa) vykazoval o 15 MPa nižší hodnoty, zatímco severoamerické druhy dosáhly pouze 54,8–57,2 MPa. Z hlediska MOE nejvyšší hodnoty opět vykázal smrk ztepilý (8764 MPa), následovaný smrkem omorika (6670 MPa). Smrk černý a pichlavý dosáhly pouze 4863–5107 MPa. Variabilita napříč průřezu kmenem všech druhů byla nízká (CV 5,3–9,7 %), bez výrazných trendů v radiálním profilu.

Smrk omorika je jediným druhem srovnatelným se smrkem ztepilým v hustotě dřeva a částečně i mechanických vlastnostech, což ho činí vhodným kandidátem pro obnovu lesů v kontextu klimatické změny. Severoamerické druhy nejsou vhodnou náhradou kvůli nižší kvalitě dřeva. Studie zdůrazňuje potřebu dalšího výzkumu odolnosti smrku omorika vůči abiotickým stresorům a škůdcům. Je doporučeno zvýšit podíl smrku omorika v lesních výsadbách na vhodných stanovištích (vlhké nížiny, střední polohy) a možné kombinování výsadeb směsí s původními listnáči (buk, dub) pro zvýšení stability porostů.

Klíčová slova: Smrk ztepilý, smrk černý, smrk pichlavý, smrk omorika, kvalita dřeva, klimatická změna

forests

MDPI

Article

The Possibility of Using Non-Native Spruces for Norway Spruce Wood Replacement—A Case Study from the Czech Republic

Aleš Zeidler [1], Vlastimil Borůvka [1], Pavel Brabec [1], Karol Tomczak [2,3,*], Jakub Bedřich [1], Zdeněk Vacek [1], Jan Cukor [1,4] and Stanislav Vacek [1]

1 Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 00 Prague, Czech Republic; zeidler@fld.czu.cz (A.Z.); boruvkav@fld.czu.cz (V.B.); brabecp@fld.czu.cz (P.B.); xbedj018@studenti.czu.cz (J.B.); vacekz@fld.czu.cz (Z.V.); cukor@fld.czu.cz (J.C.); vacekstanislav@fld.czu.cz (S.V.)
2 Łukasiewicz Research Network—Poznań Institute of Technology, 6 Ewarysta Estkowskiego St., 61-755 Poznan, Poland
3 Faculty of Forestry and Wood Technology, Poznań University of Life Sciences, Wojska Polskiego 71A, 60-625 Poznań, Poland
4 Forestry and Game Management Research Institute, v. v. i., Strnady 136, 252 02 Jíloviště, Czech Republic
* Correspondence: karol.tomczak@pit.lukasiewicz.gov.pl

Abstract: European forests are facing ongoing climate change, and certain tree species are being critically impacted. The Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) is one of the most sensitive species to climate fluctuations, a fact manifesting itself through massive dieback resulting in a lack of high-quality timber and timber market destabilization. Therefore, the possibility of wood substitution with non-native spruce species, namely, black spruce (*Picea mariana* (Mill.) Britt., Sterns, et Poggenburg), Serbian spruce (*Picea omorika* (Pančić) Purk.), and blue spruce (*Picea pungens* Engelm.), under the specific conditions of forest reclamations with great potential for future afforestation was tested. Wood density, modulus of rupture, and modulus of elasticity were used to evaluate wood quality in comparison with native Norway spruce. The results confirmed that only the Serbian spruce reached the quality of Norway spruce and even exceeded it in terms of wood density (*P. omorika* 525 kg·m^{-3} vs. *P. abies* 517 kg·m^{-3}) and exhibited comparable parameters with regard to other properties. The density of the other species was significantly lower for blue spruce (476 kg·m^{-3}) and black spruce (468 kg·m^{-3}). A similar trend was found for other wood parameters, which confirmed that Norway spruce quality was nearly comparable with that of Serbian spruce. On the other hand, black spruce and blue spruce did not match the quality of Norway spruce. The within-stem variability of the properties tested was low for all the spruce species examined. In conclusion, the Serbian spruce showed great potential for future usage in forest management and is one of the possible methods of Norway spruce replacement in times of unprecedented forest disturbances under the effects of global climate change.

Keywords: *Picea abies*; *Picea mariana*; *Picea pungens*; *Picea omorika*; wood quality; climate change

check for updates

Citation: Zeidler, A.; Borůvka, V.; Brabec, P.; Tomczak, K.; Bedřich, J.; Vacek, Z.; Cukor, J.; Vacek, S. The Possibility of Using Non-Native Spruces for Norway Spruce Wood Replacement—A Case Study from the Czech Republic. *Forests* **2024**, *15*, 255. https://doi.org/10.3390/f15020255

Academic Editor: Jesús Julio Camarero

Received: 27 December 2023
Revised: 14 January 2024
Accepted: 25 January 2024
Published: 29 January 2024

Copyright: © 2024 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

Climate change poses a significant threat to global ecosystems. Forests are extremely sensitive to such risks [1–3]. However, the long-term stability of forest stands is essential for sustainable wood production [4] as well as for ensuring non-productive functions, including biodiversity conservation, and especially climate change mitigation through carbon sequestration, wherein forest ecosystems play a crucial role [5–7]. After all, current forests serve as a vital carbon sink. Wood biomass sequesters approximately 26% of global fossil fuel emissions through the photosynthesis process of trees [4].

The cumulative effect of climate change consists not only of direct impacts, including escalating temperatures or lack of precipitation [8,9], but also increasing the risk of pests,

diseases, and wildfires destabilizing forest ecosystems [3,10]. Most notably, the emergence and spread of pests among forest species have been exacerbated by changing climatic conditions [1]. This fluctuating dynamic represents a significant challenge for maintaining the resilience of these ecosystems, especially in the case of the large-scale dieback of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Central Europe [11,12]. Therefore, the stabilization of forest ecosystems goes hand in hand with a sustainable and stable timber market and is one of the most important aims for forest management practices in future decades. Introduced tree species sourced from regions with analogous climatic conditions offer a promising solution [13]. By strategically incorporating resilient species with adequate production potential, the adaptive capacity of forests in the face of climate-induced stressors can be enhanced [14]. Among the potential replacements for the economically significant Norway spruce are non-native spruce species [3,15]—non-native in terms of other continents but also from southern parts of Europe, providing species more resistant to drought events.

One of the reasons for the current dieback of Norway spruce is that this species was planted outside its natural distribution range [16]. Still, the Norway spruce is one of the most important tree species in Europe, both ecologically and economically, representing around 25% of the European wood growing stock [17–19]. One of the main reasons for such a high proportion of Norway spruce in forest stands is its wood quality. Softwood timber, particularly from spruce, is widely used as constructional timber, unlike hardwoods, due to an exceptional quality coefficient (the ratio of strength to density). For timber to be used for wood construction, it must meet specific requirements. The available studies concerning timber grading show that spruce is an excellent raw material for construction. First, it has good resistance to load in terms of bending and sufficient stiffness [20–22]. Also, wood density ranks among the most important wood properties, as most mechanical properties are closely related to density. Density is a reliable quality indicator that provides significant information in terms of future wood processing [23]. Not only Norway spruce but also other spruce species, which are not naturally spread over Europe, provide satisfactory properties [24]. Although it is possible to find plantations or experimental plots with non-native spruces in Europe, the corresponding data on wood quality, compared to that for Norway spruce, are limited, especially for Serbian spruce (*Picea omorika* (Pančić) Purk.), black spruce (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns et Poggenb.), and blue spruce (*Picea pungens* Engelm.).

The Serbian spruce originated in Serbia and Bosnia and Herzegovina. It is taxonomically close to European spruce species. Despite Serbian spruce having been successfully introduced into Central and Northern Europe, it was unable to migrate on its own [25]. Serbian spruce wood is used mainly as a construction material. Serbian spruce trees are also planted as ornamental trees in cities thanks to their high resistance to air pollution [26]. Although it is a European native species, it has received little attention for its wood. There are limited studies of its wood properties from the areas of its native distribution. Petrović et al. [27] tested the wood density, modulus of rupture, and modulus of elasticity of Serbian spruce from native sites. Studies that have compared the wood quality of Serbian spruce to that of other softwoods are rare. Kommert [28] evaluated some of the physical and mechanical properties of Serbian spruce in Germany, i.e., outside the area of its natural distribution.

The black spruce is another introduced tree species that originates in northern parts of North America, ranging from the Northern USA to the tree line in Northern Canada. The black spruce adapts to low temperatures; however, it can survive in much higher temperatures in the summer months. These trees are also widely used to provide high-quality pulp and as Christmas trees [29]. In particular, in Canada, it ranks among the most important commercial softwoods, providing timber with high stiffness and strength [24]. This species is well researched in its native area in terms of its physical and mechanical properties [24,30–33], but studies from Europe comparing black spruce to native species are insufficient.

The blue spruce is a slow-growing spruce introduced to Europe from the Southwestern USA. Because of its brittle wood, it is not often used in construction. The blue spruce is also often used as a Christmas tree like the previously mentioned black spruce [29]. Although it was introduced to parks in Central Europe as early as the 19th century, nowadays, there are almost 9000 hectares of forests covered with blue spruce in the Czech Republic [34] offering wood that can be used for industrial purposes. However, the information on wood properties under European conditions is limited. Gryc et al. [35] tested the wood properties of blue spruce from an ornamental garden in Central Europe, but their data could not be objectively compared to trees from forest stands; therefore, the corresponding information is not helpful for industry.

The dominant Norway spruce mass will have to be replaced by other sources shortly due to massive diebacks caused by bark beetle outbreaks, drought events, and other climatic extremes connected with climate change [3,16]. Introduced spruce species that are more resilient to expected climate change are the primary choice to ensure a comparable quality of raw material for industry. However, there is a lack of comparative studies assessing wood quality in European conditions. Moreover, it is crucial to evaluate the aforementioned non-native species as an alternative wood source before extending into standard forest stands. Therefore, this paper aims to compare the high-quality wood of native Norway spruce to the non-native Serbian spruce, black spruce, and blue spruce from the perspective of physical and mechanical wood properties and thereby evaluate the usability of the material potential for industrial purposes. The primary objectives are the evaluation of crucial wood properties such as the (i) wood density, (ii) modulus of rupture, and (iii) modulus of elasticity of introduced spruce species compared to those of the native spruce.

2. Materials and Methods

2.1. Study Site

Research was performed on a permanent experimental plot used to test the growth and production potential of non-native tree species. The Antonín Forest Plantation in the northeastern part of Czechia (GPS: 50°10′20″ N, 12°37′45″ E), characterized by a post-coal-mining landscape, spans 165 ha with a maximum altitude of 444 m a.s.l. [36]. The soil-forming substrates determining the initial stages of pedogenesis are cypress clays and volcanic detrital series, including porcelanites (erdbrants), which determine the physical features of the soil and fundamental factors of soil chemistry. Presently, there is a differentiation of the soil profile that corresponds to the development of the soils into Cambisol [37,38]. Climate-wise, it falls under the "Cfb" Köppen-Geiger climate classification, with warm, dry summers and cold, dry winters [39]. The average annual temperature is 7.3 °C, with an average precipitation level of 607 mm from 1975 to 2021. Maximum precipitation occurs in July (105 mm), and the minimum occurs in October (55 mm). The vegetation period spans 220–227 days. The Antonín-Sokolov coal mine operated from 1881 to 1965, extracting 22.5 million metric tons of coal and 10.8 million cubic meters of overburden. Reclamation efforts led to the establishment of the Antonín Forest Plantation between 1969 and 1974. Over 220 tree and shrub species (including over 30 introduced species) were systematically planted. Forest management practices have involved targeted tree thinning and sanitary treatments, contributing to the ecological balance and health of the ecosystem [36].

To limit factors affecting tree growth and wood development, all studied spruce species were located at the same site, with identical growth conditions in terms of soil parameters and climate factors. Four spruce species were used to assess wood quality (Table 1): native Norway spruce (*Picea abies*), non-native (but European) Serbian spruce (*P. omorika*), and two North American spruces, black spruce (*P. mariana*) and blue spruce (*P. pungens*). The age of the tested trees was about 50 years.

Table 1. Overview of basic site and production parameters of spruce stands differentiated by spruce species in 2022.

Species	Altitude	Exposure	Slope	DBH	Height	Stem Volume	Tree Density	Basal Area	Stand Volume	Carbon Stock
				(cm)	(m)	(m^3)	(trees·ha^{-1})	(m^2·ha^{-1})	(m^3·ha^{-1})	(t·ha^{-1})
P. abies	432	-	0	14.3	13.8	0.122	1733	28.5	189	76.7
P. mariana	428	S	4	11.2	11.1	0.048	1733	17.0	83	40.3
P. omorika	433	-	0	19.9	14.0	0.186	1080	32.5	195	79.6
P. pungens	441	SE	6	14.8	10.9	0.089	1267	22.9	116	50.6

Notes: DBH—mean quadratic diameter at breast height (measured at 1.3 m above the ground); carbon stock—the content of carbon in spruce trees was calculated following the method in [40] using the unit content of elements in 10 mg·kg^{-1} of dry matter of tree biomass that was derived from the above-ground biomass (stem, branches, and needles) and below-ground biomass (roots and snags) from the models developed in [41].

2.2. Data Collection and Determination of Properties

Four sample trees from each species were cut on long-term research plots, and 2 m long sections from a basal part of the stem were collected to prepare test samples (specimens were obtained from a stem height of 0.2 to 2.2 m above the ground). To obtain the samples for individual tests, the procedure applied by Zeidler et al. [42], especially for evaluating the distribution of properties around the stem radius, was used. Samples with dimensions of 20 × 20 × 300 mm (tangential × radial × axial) were prepared to test basic physical and mechanical properties (Figure 1). In total, 290 samples were tested with respect to selected wood quality properties.

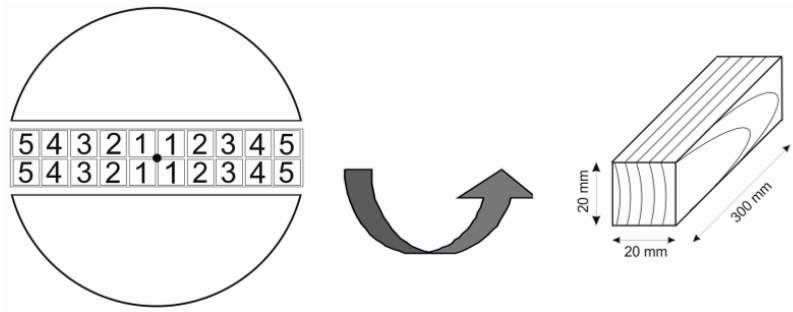


Figure 1. Schematic diagram of the log sampling of spruce trees [43] (numbers 1–5 denote the position of the samples in relation to the pith).

The test samples were exposed for a certain amount of time to an air temperature of 20 ± 2 °C and a relative humidity of 65 ± 5% in an air-conditioned environment to attain standardized equilibrium moisture content [44]. Once the equilibrium moisture content was reached, tests on the individual physical and mechanical properties were performed. For the physical properties, wood density was tested for 12% moisture content [45]. The mechanical properties were represented by the modulus of rupture [46] and the modulus of elasticity [47]. TIRAtest 2850 (Tira GmbH, Schalkau, Germany) universal testing machine was utilized to test both the modulus of rupture (MOR) and modulus of elasticity (MOE).

2.3. Statistical Analysis

Statistical analyses were performed using STATISTICA software (version 13.4.0.14, TIBCO Software, Palo Alto, CA, USA). The wood density, modulus of rupture, and modulus of elasticity were statistically compared between spruce species. Data were first tested using the Shapiro–Wilk normality test and then via the Bartlett variance test. When both requirements were met, the differences between the examined parameters were tested using an analysis of variance (ANOVA), followed by the Tukey HSD test (in all cases). This Tukey multiple range test was employed to reveal individual species differences and assess

the property distribution around the radius. Significantly different variants are marked with dissimilar characters (significance level $\alpha = 0.05$ was used). Relationships between tested properties were also evaluated using a linear regression model.

3. Results

3.1. Wood Density

The Serbian spruce was the type of spruce that attained the highest value for wood density from among all the tested species (525 kg·m^{-3}), followed by Norway spruce, with a density of 517 kg·m^{-3} (Table 2). The spruces originating from the North American region, namely, black and blue spruce, lagged in terms of density, with considerably lower values. Blue spruce achieved a value of 476 kg·m^{-3}, and black spruce showed the lowest value (468 kg·m^{-3}). From a statistical point of view, however, it is impossible to distinguish between the values achieved by Serbian and Norway spruce, so the species can thus be seen as equivalent in this regard. The same is true in the case of blue and black spruce, as these spruce species are very similar in terms of wood density and statistically indistinguishable. The variability in the properties was low for all the species, with coefficients of variation ranging from 5.3 to 9.7%.

Table 2. Spruce comparison regarding wood density assessed using basic statistical indicators (kg·m^{-3}); the significantly ($p < 0.05$) highest values are in bold; significantly different variants are marked with different letters.

	Mean	**Min.**	**Max.**	**SD**	**CV**	
Black spruce	468 [a]	406	533	28	5.9	*Test*
Norway spruce	**517** [b]	457	583	31	6.0	ANOVA
Serbian spruce	**525** [b]	427	646	51	9.7	*p-value*
Blue spruce	476 [a]	425	543	25	5.3	$p < 0.001$

Notes: SD—standard deviation; CV—coefficient of variation (%).

An attempt was made to find differences between species regarding trends, i.e., the changes in properties relating to increasing age. Figure 2 shows the trend for wood density in the stem for each spruce species in the direction from its center to the periphery. Apart from the differences in density values mentioned above, there is no significant difference in the density trends between species. Most likely due to the small diameter of the sample trees and the small number of positions in the radial profile, we could not confirm any pronounced trend in the distribution of properties. Although the wood density appears to decrease gradually with an increasing distance from the center of the stem, this trend is not statistically significant, except near the bark position (featuring a low number of test specimens).

3.2. Modulus of Rupture

Norway spruce dominates in terms of its bending strength compared to the non-native spruce species. With a value of 84.6 MPa, it considerably surpassed the other species in this regard (Table 3). The Serbian spruce had a value 15 MPa lower, with a bending strength of 69.2 MPa. The lowest value for bending strength was exhibited by the blue spruce (54.8 MPa). However, it was not statistically different from the black spruce, which achieved an only slightly higher value (57.2 MPa). Norway spruce is statistically significantly ($p < 0.001$) different from the Serbian spruce and the North American spruce species. The Serbian spruce is also significantly different ($p < 0.001$) from the black and blue spruce. Moreover, the Norway spruce is characterized by a low variability of properties compared to the remaining species.

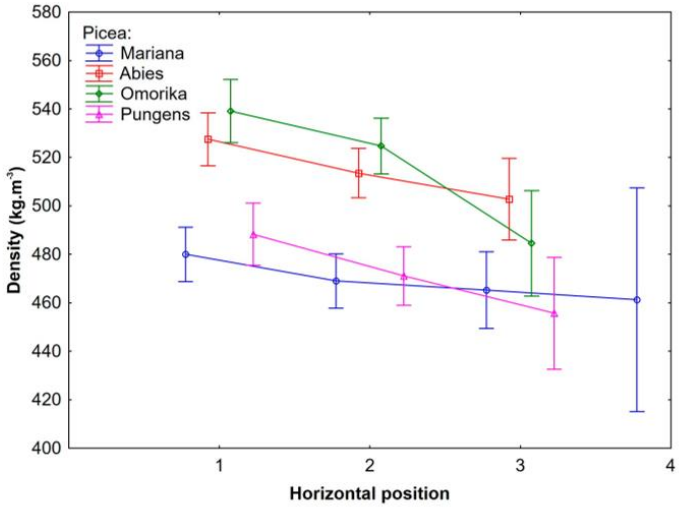


Figure 2. Wood density within-stem distribution. (x-axis: Figures denote the relative position of the test specimen with respect to the pith, i.e., 1 indicates a position near the pith, while 4 is a position close to the bark. The intervals represent standard deviations).

Table 3. Spruce comparison regarding modulus of rupture evaluated in reference to basic statistical indicators (MPa); the significantly ($p < 0.05$) highest values are in bold; significantly different variants are marked with different letters.

	Mean	Min.	Max.	SD	CV	
Black spruce	57.2 [a]	17.9	83.4	12.1	21.2	*Test*
Norway spruce	**84.6** [c]	56.4	106.6	8.8	10.4	ANOVA
Serbian spruce	69.2 [b]	33.6	114.1	16.4	23.8	*p-value*
Blue spruce	54.8 [a]	22.7	74.9	10.1	18.4	$p < 0.001$

SD—standard deviation; CV—coefficient of variation (%).

The distribution of the modulus of rupture in the trunk in the radial direction from the pith to the cambium is shown in Figure 3. There is no apparent trend difference between the evaluated spruce species. Although what is shown may appear to be an increasing trend, it is predominantly statistically insignificant. Thus, the effect of the position on the characteristic under consideration is not entirely clear.

3.3. Modulus of Elasticity

The modulus-of-elasticity results largely correspond to the results for the modulus of rupture, as these mechanical properties are closely correlated. Again, the superiority of Norway spruce (8764 MPa) for this characteristic was confirmed (Table 4). The second-highest value was attained by Serbian spruce (6670 MPa). The lowest value was reached by blue spruce (4863 MPa), which differed slightly from black spruce (5107 MPa). Norway spruce and Serbian spruce were both statistically significantly different ($p < 0.001$) from each other and the other species; the North American spruces could not be statistically distinguished from each other. Analogous to the bending strength results, the Norway spruce is notable for its low modulus-of-elasticity variability, which would be more consistent with the values for density variability than for bending.

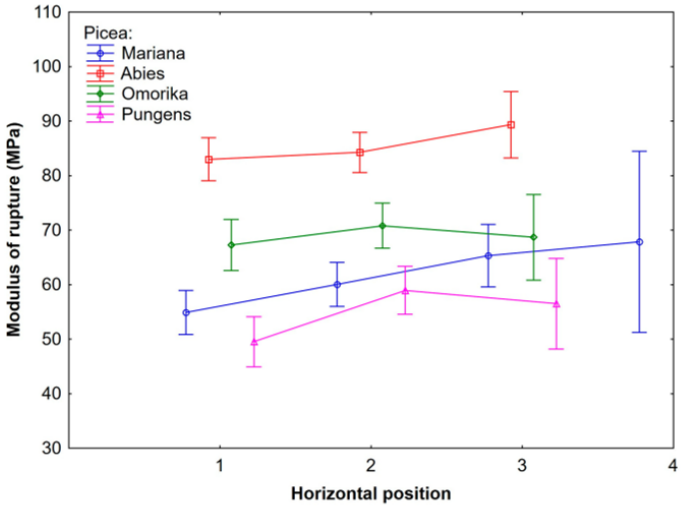


Figure 3. Modulus of rupture within-stem distribution. (x-axis: Figures denote a relative position of the test specimen with respect to the pith, i.e., 1 indicates a position near the pith, while 4 is a position close to the bark. The intervals represent standard deviations).

Table 4. Spruce comparison for modulus of elasticity in reference to basic statistical indicators (MPa); the significantly ($p < 0.05$) highest values are in bold; significantly different variants are marked with different letters.

	Mean	Min.	Max.	SD	CV	
Black spruce	5107 [a]	2667	8681	1548	30.3	*Test*
Norway spruce	**8764** [c]	5364	11053	1122	12.8	ANOVA
Serbian spruce	6670 [b]	3257	11090	1663	24.9	*p-value*
Blue spruce	4863 [a]	2718	7565	1193	24.5	$p < 0.001$

SD—standard deviation; CV—coefficient of variation (%).

The modulus of elasticity also does not differ significantly depending on the position in the trunk and wood quality and is therefore the same in all parts (Figure 4). This is true for all the species tested. The apparent increasing trend towards the bark is not statistically significant for all the tree species and all positions.

3.4. Relationships among Tested Properties

A certain degree of dependence was assumed between physical and mechanical properties. It is also largely valid for bending strength and modulus of elasticity. Knowing these relationships makes it much easier to predict the behavior of a material in applications. For the evaluated spruce species, the dependence of the modulus of rupture on density, the dependence of the modulus of elasticity on density, and the dependence of the modulus of rupture on the modulus of elasticity were tested. The correlation between the modulus of rupture and the modulus of elasticity was found to be the closest, with a coefficient of correlation r = 0.77 (Figure 5). The ability of density to explain the variability in the modulus of rupture was thus lower (r = 0.52). The lowest dependence on wood density was confirmed in the case of the modulus of elasticity (r = 0.45). When it comes to individual spruce species, Serbian spruce showed the highest degree of dependence for all the evaluated parameters.

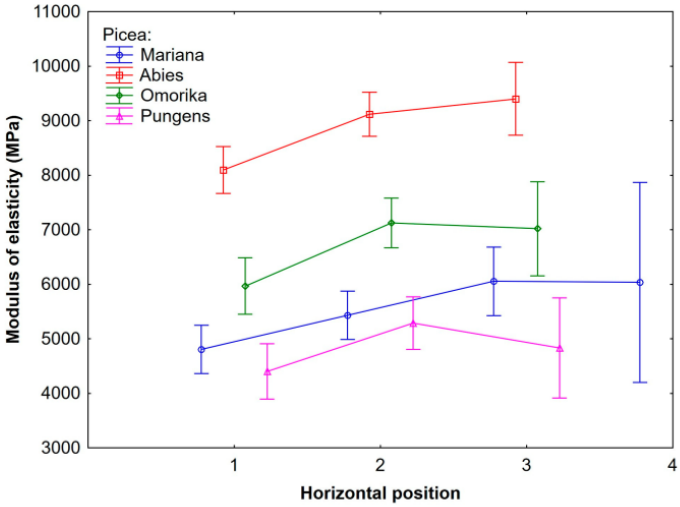


Figure 4. Modulus of elasticity within-stem distribution. (x-axis: Figures denote a relative position of the test specimen with respect to the pith, i.e., 1 indicates a position near the pith, while 4 is a position close to the bark. The intervals represent standard deviations).

Figure 5. Linear regression model for the tested spruces (r—coefficient of correlation, r^2—coefficient of determination).

4. Discussion

The Norway spruce is a widely used coniferous tree species in Europe, especially in the construction industry, in which it is used for structural purposes. However, its large-scale dieback places a question mark on the future use of its wood [11,48]. The main aim of this study was to answer the following research question: "Can the wood of any of

the introduced spruces in the Czech Republic replace the wood of native Norway spruce?" The wood properties of Norway spruce and their variability have been well studied and described [22,49].

Wood density is the most important property of wood: it not only influences the mechanical properties of wood but is also a crucial factor in determining its use and processing [23]. According to Wagenführ [50], the average wood density of Norway spruce is 470 kg·m^{-3}, while its MOR is 78 MPa, and its modulus of elasticity is 11,000 MPa. The results obtained in this study for Norway spruce are much higher. However, the wood of coniferous species is subject to considerable variability, depending on site, provenance, forest management, and other factors [20,51,52]. Although Bartoš et al. [53] studied the density of Norway spruce from former agricultural land at an age similar to that analyzed in this study, the presented results were also lower than those in our study. Moreover, disregarding the effect of several variables on wood density, most scientific works have reported lower wood density [51,54,55]. Similar values for the wood density of Norway spruce were not found in a literature review. A similar phenomenon was observed concerning the modulus of rupture value, where the trees evaluated in this study exhibited higher values compared to those reported in most of the literature. This difference, in most comparisons with the literature data, is not noticeable [49,55,56], but in some cases, the obtained results are two times greater [20]. Only Jelonek et al. [57], who compared the MOR values of healthy and decayed 95-year-old spruce wood from trees in North-Eastern Poland, obtained MOR values of healthy wood similar to those found in this study. On the other hand, in contrast to the previous two properties, values of MOE were lower than the assumptions. A low value of the modulus of elasticity was also reported by Šilinskas et al. [20] in spruce stands characterized by low tree density per hectare. In comparison, Jelonek et al. [57] reported a value of 10,679 MPA for healthy 95-year-old spruce wood in Poland, while Verkasalo and Leban [49] reported similar and even higher results in France—12,872 MPa. Here, the influence of the age of the sample trees, especially the presence of the juvenile wood zone, and the fact that this characteristic is not so closely correlated to density in contrast to most of the remaining mechanical properties [23,24], is likely to have had an effect.

In contrast to Norway spruce, the wood properties of Serbian spruce have not been widely studied. Besides being a native European species, it is not commonly used in the wood industry, mainly because of its limited distribution. Petrović et al. [27] carried out a complex study in the Balkan Peninsula involving Serbian spruce wood properties. The average wood density was 517 kg·m^{-3}, but depending on the original location, it varied between 508 and 534 kg·m^{-3}. The modulus of rupture varied between 84.00 and 95.82 MPa depending on the site and the height of the sample location in the log, while the modulus of elasticity ranged from 10,674 to 12,626 MPa. In comparison with the data provided by Petrović et al. [27], in this study, comparable results were obtained only in the case of wood density, in which all values of the tested mechanical properties were lower. On the other hand, the wood properties of Serbian spruce outside its natural range were studied by Kommert [28]. Their study was conducted in Saxony (Germany) and evaluated the effect of age and habitat on the wood properties of Serbian spruce. Depending on the location and age of the specimens, the wood density ranged from 420 to 510 kg·m^{-3}, which are lower results compared to the wood density values obtained in this study. However, in the case of the values of MOR, the results obtained by Kommert [28] are comparable with the results from this study.

The black spruce is a commercial tree species used by the wood industry in North America—its native range. Torquato et al. [24] reported a 430 kg·m^{-3} wood density of black spruce. Regarding mechanical properties, Alden [58] reported a value of 11,000 MPa for the modulus of elasticity and 74.5 MPa for the modulus of rupture. However, Tong et al. [31] obtained lower results, ranging between 8710 and 11,830 MPa for MOE and 38.11 and 52.48 MPa for MOR, depending on the tree diameter and forest management intensity. A similar observation regarding MOE values was made by Vincent et al. [32], who noticed

results ranging between 10,530 and 9630 MPa. In comparison to the results obtained in the native range of black spruce, the results found in this study, which was conducted in the Czech Republic (Central Europe), are comparable in regard to wood density and modulus of rupture, while the modulus of elasticity exhibited considerably lower values compared to the data from the literature review.

Compared to all the examined spruces in this study, blue spruce is one of the least important for the wood industry sector, even in its native range. In Europe, it occurs primarily in cities and gardens. Accordingly, there are no complex studies on blue spruce wood properties available in the literature. The only reported data on wood density—401.6 kg·m^{-3}—were acquired by Gryc et al. [35], who gathered wood samples from ornamental gardens. In this study, the data were collected from blue spruce stands and showed a higher wood density value than in the case of Gryc et al. [35]. The results obtained for blue spruce in this study are comparable with those obtained for black spruce.

Due to its nature and long-term formation, wood is considerably variable in terms of its structure and consequently its properties [59,60]. From the viewpoint of the wood-processing industry and applications, a different distribution of properties within a stem is the most consequential manifestation of variability. This is the reason why it has been the focus of research studies. The distribution of wood density, modulus of rupture, and modulus of elasticity in the radial direction for black spruce was evaluated by Rossi et al. [61], while modulus of rupture and modulus of elasticity were evaluated for the same spruce species by Torquato et al. [24]. Both authors noted an increasing trend from the stem center to the cambium up to a certain age. This must be attributed—to a great extent—to structural changes, especially the negative influence of juvenile wood in the central stem part [31,52].

The influence of wood density on mechanical properties is generally assumed and has been confirmed by many authors [23,62–64]. The degree of dependence varies for different types of strength. Compressive strength exhibits the highest value of density dependence for wood, while it is lower for bending strength. The effect of wood density on the modulus of elasticity is lower because of the effect of cell wall structure [65]. For black spruce, Tong et al. [31] reported a dependence of modulus of elasticity on density corresponding to r = 0.41 and a dependence of modulus of rupture on density corresponding to r = 0.54. These are similar values to those obtained in the course of this research. An even smaller effect of density for spruce was mentioned by Alteyrac et al. [33], who noted that the correlation between density and the modulus of rupture was weak (r = 0.29), and on the matter of the modulus of elasticity, the effect of density could not be statistically demonstrated. Torquato et al. [24] reached a similar conclusion regarding the weak influence of density on the mechanical properties tested, with the more fundamental factor being the structural arrangement of the cell wall.

Wood has been used by humans for thousands of years. Unfortunately, the increasing occurrence of bark beetle outbreaks and forest fires has shown that it is easy to destabilize wood production on a large scale [66,67], especially via outbreaks in monocultural pine or spruce stands. On the other hand, according to available models, the demand for wood material will still increase [68,69] and could be exceeded when the world population surpasses ten billion. Therefore, it seems necessary to find a proper solution for the regeneration of died-back areas, utilizing more resistant tree species, with at least similar wood properties; this can be accomplished by introducing non-native species [13], which may be more suitable for future climate conditions in Central Europe [70,71].

Before providing the conclusions, it is important to mention the possible study limitations. The primary one is the limited study area, with similar tree age, soil fertility, and growth conditions for all the species, a fact that is highlighted in the article's title. This paucity could not be remedied due to the non-existence of forest stands with evaluated introduced tree species in Central Europe. Moreover, the study area where the samples were collected is a poor forest reclamation stand [36] with low soil fertility. Therefore, higher potential of all the compared species can be expected in standard forest soils. Generally, all of the examined species have similar properties to native spruce. The most promising seems

to be Serbian spruce, whose density was slightly higher than that of Norway spruce, which mechanical properties were lower but still the best among all the examined non-native tree species.

5. Conclusions

This case study provides data concerning the wood properties of three introduced spruces and native Norway spruce in western Czechia. The results prove that non-native spruce species of a similar age and with the same climate and growth conditions do not provide similar wood quality to Norway spruce. Generally, all the examined introduced spruces produced lower results in terms of modulus of rupture and modulus of elasticity. Comparable wood density was observed in Norway spruce and Serbian spruce, which reached the highest densities among all the examined species. Serbian spruce was also evaluated as the best alternative for native spruce since it yielded the best results from the evaluated properties among non-native spruces. The differences obtained between its properties and those of North American spruces were statistically significant. Future studies on Serbian spruce wood quality in Central European growth conditions should be considered. Research on this species' resistance to ongoing climate change and secondary pests must also be a priority.

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

Funding: This study was supported by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, and the Ministry of Agriculture of the Czech Republic (No. QK22020045).

Data Availability Statement: The data presented in this study are available on request from the first author.

Acknowledgments: We would like to acknowledge Jitka Šišáková (an expert in the field) and Richard Lee Manore (a native speaker) for checking the English of this manuscript.

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

References

1. 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]
2. Vacek, Z.; Prokůpková, A.; Vacek, S.; Cukor, J.; Bílek, L.; Gallo, J.; Bulušek, D. Silviculture as a Tool to Support Stability and Diversity of Forests under Climate Change: Study from Krkonoše Mountains. *Cent. Eur. For. J.* **2020**, *66*, 116–129. [CrossRef]
3. 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]
4. Coomes, D.A.; Flores, O.; Holdaway, R.; Jucker, T.; Lines, E.R.; Vanderwel, M.C. Wood Production Response to Climate Change Will Depend Critically on Forest Composition and Structure. *Glob. Change Biol.* **2014**, *20*, 3632–3645. [CrossRef] [PubMed]
5. Berndes, G.; Abt, B.; Asikainen, A.; Cowie, A.; Dale, V.; Egnell, G.; Lindner, M.; Marelli, L.; Paré, D.; Pingoud, K.; et al. Forest Biomass, Carbon Neutrality and Climate Change Mitigation. In *Proceedings of the from Science To Policy 3*; Hetemäki, L., Ed.; European Forest Institute: Joensuu, Finland, 2016.
6. Cukor, J.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Linda, R.; Podrázský, V. 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* **2022**, *210*, 105893. [CrossRef]
7. Cukor, J.; Vacek, Z.; Linda, R.; Bílek, L. Carbon Sequestration in Soil Following Afforestation of Former Agricultural Land in the Czech Republic. *Cent. Eur. For. J.* **2017**, *63*, 97–104. [CrossRef]
8. Allen, C.D.; Macalady, A.K.; Chenchouni, H.; Bachelet, D.; McDowell, N.; Vennetier, M.; Kitzberger, T.; Rigling, A.; Breshears, D.D.; Hogg, E.H.; et al. A Global Overview of Drought and Heat-Induced Tree Mortality Reveals Emerging Climate Change Risks for Forests. *For. Ecol. Manag.* **2010**, *259*, 660–684. [CrossRef]
9. Vacek, Z.; Bílek, L.; Remeš, J.; Vacek, S.; Cukor, J.; Gallo, J.; Šimůnek, V.; Bulušek, D.; Brichta, J.; Vacek, O.; et al. Afforestation Suitability and Production Potential of Five Tree Species on Abandoned Farmland in Response to Climate Change, Czech Republic. *Trees* **2022**, *36*, 1369–1385. [CrossRef]

10. Sturrock, R.N.; Frankel, S.J.; Brown, A.V.; Hennon, P.E.; Kliejunas, J.T.; Lewis, K.J.; Worrall, J.J.; Woods, A.J. Climate Change and Forest Diseases. *Plant Pathol.* **2011**, *60*, 133–149. [CrossRef]
11. Toth, D.; Maitah, M.; Maitah, K.; Jarolínová, V. The Impacts of Calamity Logging on the Development of Spruce Wood Prices in Czech Forestry. *Forests* **2020**, *11*, 283. [CrossRef]
12. Šimůnek, V.; Vacek, Z.; Vacek, S. Solar Cycles in Salvage Logging: National Data from the Czech Republic Confirm Significant Correlation. *Forests* **2020**, *11*, 973. [CrossRef]
13. Pötzelsberger, E.; Spiecker, H.; Neophytou, C.; Mohren, F.; Gazda, A.; Hasenauer, H. Growing Non-Native Trees in European Forests Brings Benefits and Opportunities but Also Has Its Risks and Limits. *Curr. For. Rep.* **2020**, *6*, 339–353. [CrossRef]
14. Vacek, Z.; Cukor, J.; Vacek, S.; Linda, R.; Prokůpková, A.; Podrázský, V. Production Potential, Biodiversity and Soil Properties of Forest Reclamations: Opportunities or Risk of Introduced Coniferous Tree Species under Climate Change? *Eur. J. For. Res.* **2021**, *140*, 1243–1266. [CrossRef]
15. Brabec, P.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Štefančík, I.; Cukor, J.; Weatherall, A.; Gallo, J.; Slávik, M.; Sitková, Z.; Putalová, T. Growth-Climate Responses of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. versus *Picea abies* (L.) Karst. in the British Isles and Central Europe. *Cent. Eur. For. J.* **2023**, *69*, 167–178. [CrossRef]
16. Krejza, J.; Cienciala, E.; Světlík, J.; Bellan, M.; Noyer, E.; Horáček, P.; Štěpánek, P.; Marek, M.V. Evidence of Climate-Induced Stress of Norway Spruce along Elevation Gradient Preceding the Current Dieback in Central Europe. *Trees* **2021**, *35*, 103–119. [CrossRef]
17. Hlásny, T.; König, L.; Krokene, P.; Lindner, M.; Montagné-Huck, C.; Müller, J.; Qin, H.; Raffa, K.F.; Schelhaas, M.-J.; Svoboda, M.; et al. Bark Beetle Outbreaks in Europe: State of Knowledge and Ways Forward for Management. *Curr. For. Rep.* **2021**, *7*, 138–165. [CrossRef]
18. Jansen, S.; Konrad, H.; Geburek, T. The Extent of Historic Translocation of Norway Spruce Forest Reproductive Material in Europe. *Ann. For. Sci.* **2017**, *74*, 56. [CrossRef]
19. Caudullo, G.; Tinner, W.; de Rigo, D. Picea Abies in Europe: Distribution, Habitat, Usage and Threats. In *European Atlas of Forest Tree Species*; San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Durrant, T.H., Mauri, A., Eds.; Publications Office of the European Union: Luxembourg, 2016.
20. Šilinskas, B.; Varnagiryte-Kabašinskiene, I.; Aleinikovas, M.; Beniušiene, L.; Aleinikoviene, J.; Škema, M. Scots Pine and Norway Spruce Wood Properties at Sites with Different Stand Densities. *Forests* **2020**, *11*, 587. [CrossRef]
21. Krajnc, L.; Farrelly, N.; Harte, A.M. The Effect of Thinning on Mechanical Properties of Douglas Fir, Norway Spruce, and Sitka Spruce. *Ann. For. Sci.* **2019**, *76*, 3. [CrossRef]
22. Steiger, R.; Arnold, M. Strength Grading of Norway Spruce Structural Timber: Revisiting Property Relationships Used in EN 338 Classification System. *Wood Sci. Technol.* **2009**, *43*, 259–278. [CrossRef]
23. Dinwoodie, J.M.J. *Timber: Its Nature and Behaviour*, 2nd ed.; Routledge: New York, NY, USA, 2000; ISBN 1135808104.
24. Torquato, L.P.; Auty, D.; Hernández, R.E.; Duchesne, I.; Pothier, D.; Achim, A. Black Spruce Trees from Fire-Origin Stands Have Higher Wood Mechanical Properties than Those from Older, Irregular Stands. *Can. J. For. Res.* **2014**, *44*, 118–127. [CrossRef]
25. Ivetić, V.; Aleksić, J.J.M. Response of Rare and Endangered Species Picea Omorika to Climate Change: The Need for Speed. *Reforesta* **2016**, *2*, 81–99. [CrossRef]
26. Stokes, V.J.; Jinks, R.; Kerr, G. An Analysis of Conifer Experiments in Britain to Identify Productive Alternatives to Sitka Spruce. *For. An Int. J. For. Res.* **2023**, *96*, 170–187. [CrossRef]
27. Petrović, D.; Dukić, V.D.; Popović, Z.; Todorović, N. MOR and MOE of Serbian Spruce (Picea Omorika Pančić/Purkyně) Wood from Natural Stands. *Drv. Ind.* **2021**, *72*, 193–200. [CrossRef]
28. Kommert, R. Die Holzeigenschaften Der Serbischen Fichte Aus Anbauten Im Freistaat Sachsen. *Holz Als Roh-Und Werkst.* **1993**, *51*, 329–334. [CrossRef]
29. Burns, R.M.; Honkala, B.H. Technical C. Silvics of North America. Volume 1. Conifers. In *Agriculture Handbookl*; US Department of Agriculture: Washington, DC, USA, 1990.
30. Zhang, S.Y.; Chauret, G.; Ren, H.Q.; Desjardins, R. Impact of Initial Spacing on Plantation Black Spruce Lumber Grade Yield, Bending Properties, and MSR Yield. *Wood Fiber Sci.* **2002**, *34*, 460–475.
31. Tong, Q.-J.; Fleming, R.L.; Tanguay, F.; Zhang, S.Y. Wood and Lumber Properties from Unthinned and Precommercially Thinned Black Spruce Plantations. *Wood Fiber Sci.* **2009**, *41*, 168–179.
32. Vincent, M.; Krause, C.; Koubaa, A. Variation in Black Spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) Wood Quality after Thinning. *Ann. For. Sci.* **2011**, *68*, 1115–1125. [CrossRef]
33. Alteyrac, J.; Alain Cloutier, C.; Ung, C.-H.; Zhang, S.Y. Mechanical Properties in Relation to Selected Wood Characteristics of Black Spruce. *Wood Fiber Sci.* **2006**, *38*, 229–237.
34. Křivánek, M.; Pyšek, P.; Jarošík, V. Planting History and Propagule Pressure as Predictors of Invasion by Woody Species in a Temperate Region. *Conserv. Biol.* **2006**, *20*, 1487–1498. [CrossRef]
35. Gryc, V.; Vavrčík, H.; Kotalík, O. Selected Properties of Blue Spruce Wood from Non-Forest Land. *Acta Univ. Agric. Silvic. Mendel. Brun.* **2009**, *52*, 37–44. [CrossRef]
36. Vacek, Z.; Cukor, J.; Vacek, S.; Podrázský, V.; Linda, R.; Kovařík, J. Forest Biodiversity and Production Potential of Post-Mining Landscape: Opting for Afforestation or Leaving It to Spontaneous Development? *Cent. Eur. For. J.* **2018**, *64*, 116–126. [CrossRef]
37. Dimitrovský, K.; Modrá, B.; Prokopová, D. Produkční a Mimoprodukční Význam Antropogenních Substrátů Na Výsypkách Sokolovské Uhelné Pánve. *Zprav. Hnědé Uhlí* **2010**, *4*, 8–16.

38. Vacek, Z.; Linda, R.; Cukor, J.; Vacek, S.; Šimůnek, V.; Gallo, J.; Vančura, K. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), the suitable pioneer species for afforestation of reclamation sites? *For. Ecol. Manag.* **2021**, *485*, 118951. [CrossRef]
39. 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]
40. Bublinec, E. *Koncentrácia, Akumulácia a Kolobeh Prvkov v Bukovom a Smrekovom Ekosystéme*; Veda: Bratislava, Slovakia, 1994; ISBN 8022401277.
41. Petras, R.; Kosut, M.; Oszlányi, J. Listová Biomasa Stromov Smreka, Borovice a Buka. *Lesn. Cas.* **1985**, *31*, 323–333.
42. Zeidler, A.; Borůvka, V.; Černý, J.; Baláš, M. Douglas-Fir Outperforms Most Commercial European Softwoods. *Ind. Crops Prod.* **2022**, *181*, 114828. [CrossRef]
43. Zeidler, A.; Vacek, Z.; Cukor, J.; Vlastimil, B.; Vacek, S.; Prokupova, A.; Linda, R.; Vacek, O. Is European Larch (*Larix decidua* Mill.) a Suitable Substitute for Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) for Agricultural Land Afforestation ? *For. Ecol. Manag.* **2022**, *517*, 120257. [CrossRef]
44. *ČSN 49 0103 Drevo*; Zisťovanie Vlhkosti Pri Fyzikálnych a Mechanických Skúškach (Wood. Determination of Moisture Content at Physical and Mechanical Testing). Vydavatelství Úřadu pro Normalizaci a Měření: Prague, Czech Republic, 1979. (In Czech)
45. *ČSN 49 0108 Drevo*; Zisťovanie Hustoty (Wood. Determination of the Density). Český Normalizační Institut: Prague, Czech Republic, 1993. (In Czech)
46. *ČSN 49 0115 Drevo*; Zisťovanie Medze Pevnosti v Statickom Ohybe (Wood. Determination of Ultimate Strength in Flexure Tests). Vyda-Vatelství Úřadu pro Normalizaci a Měření: Prague, Czech Republic, 1979. (In Czech)
47. *ČSN 49 0116 Drevo*; Metóda Zisťovania Modulu Pružnosti Pri Statickom Ohybe (Wood. Determination of the Modulus of Elasticity in Static Bending). Vydavatelství Úřadu pro Normalizaci a Měření: Prague, Czech Republic, 1982. (In Czech)
48. Maitah, M.; Toth, D.; Malec, K.; Appiah-Kubi, S.N.K.; Maitah, K.; Pańka, D.; Prus, P.; Janků, J.; Romanowski, R. The Impacts of Calamity Logging on the Sustainable Development of Spruce Fuel Biomass Prices and Spruce Pulp Prices in the Czech Republic. *Forests* **2022**, *13*, 97. [CrossRef]
49. Verkasalo, E.; Leban, J.-M. MOE and MOR in Static Bending of Small Clear Specimens of Scots Pine, Norway Spruce and European Fir from Finland and France and Their Prediction for the Comparison of Wood Quality. *Pap. Ja Puu* **2002**, *84*, 332–341.
50. Wagenführ, R. *Holzatlas, Wood Atlas*; Fachbuchverlag: Leipzig, Germany, 2007.
51. Szaban, J.; Kowalkowski, W.; Karaszewski, Z.; Jakubowski, M. Ge{ogonek}stość Umowna Drewna Świerka Pospolitego (*Picea abies* [L.] Karst.) Pochodza{ogonek}cego z Powierzchni Doświadczalnej Zlokalizowanej Na Terenie Leśnego Zakładu Doświadczalnego Siemianice. *Drewno* **2014**, *191*, 135–144. [CrossRef]
52. Zobel, B.J.; Sprague, J.R. Timell, T.E., Ed.; Springer {Series} in {Wood} {Science}; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 1998; ISBN 978-3-642-72128-1/978-3-642-72126-7.
53. Bartoš, J.; Souček, J.; Kacálek, D. Comparison of Wood Properties of 50-Year-Old Spruce Stands on Sites Experiencing Different Land Use in the Past. *Zpravy Lesn. Vyzk.* **2010**, *55*, 195–200.
54. Zeidler, A.; Borůvka, V.; Schönfelder, O. Comparison of Wood Quality of Douglas Fir and Spruce from Afforested Agricultural Land and Permanent Forest Land in the Czech Republic. *Forests* **2017**, *9*, 13. [CrossRef]
55. Cukor, J.; Zeidler, A.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Šimůnek, V.; Gallo, J. Comparison of Growth and Wood Quality of Norway Spruce and European Larch: Effect of Previous Land Use. *Eur. J. For. Res.* **2020**, *139*, 459–472. [CrossRef]
56. Bacher, M.; Krzosek, S. Modulus of Elasticity Tension/Bending Ratio of Polish Grown Pine (*Pinus sylvestris* L.) and Spruce (*Picea abies* Karst.) Timber. *Ann. Warsaw Univ. Life Sci.-SGGW. For. Wood Technol.* **2013**, *82*, 31–38.
57. Jelonek, T.; Klimek, K.; Kopaczyk, J.; Wieruszewski, M.; Arasimowicz-Jelonek, M.; Tomczak, A.; Grzywiński, W. Influence of the Tree Decay Duration on Mechanical Stability of Norway Spruce Wood (*Picea abies* (L.) Karst.). *Forests* **2020**, *11*, 980. [CrossRef]
58. Alden, H.A. *Softwoods of North America*; United States Department of Agriculture: Madison, WI, USA, 1997.
59. Panshin, A.J.; De Zeeuw, C. *Textbook of Wood Technology*, 4th ed.; McGraw-Hill: New York, NY, USA, 1964.
60. Zobel, B.J.; Van Buijtenen, J.P. *Wood Variation: Its Causes and Control*; Springer Science & Business Media: New York, NY, USA, 2012; ISBN 3642740693.
61. Rossi, S.; Cairo, E.; Krause, C.; Deslauriers, A. Growth and Basic Wood Properties of Black Spruce along an Alti-Latitudinal Gradient in Quebec, Canada. *Ann. For. Sci.* **2015**, *72*, 77–87. [CrossRef]
62. Bodig, J.; Jayne, B.A. *Mechanics of Wood and Wood Composites*; Krieger Pub. Co.: Malabar, FL, USA, 1982.
63. Madsen, B. *Structural Behavior of Timber*; Timber Engineering Ltd.: Dundee, UK, 1992; ISBN 0969616201.
64. Shmulsky, R.; Jones, P.D. *Forest Products and Wood Science An Introduction*; Wiley: Hoboken, NJ, USA, 2011; ISBN 9780813820743.
65. Kollmann, F.F.P.; Côté, W.A. *Principles of Wood Science and Technology*; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 1968; ISBN 978-3-642-87930-2.
66. Rodríguez y Silva, F.; Ramón Molina, J.; González-Cabán, A.; Machuca, M.Á.H. Economic Vulnerability of Timber Resources to Forest Fires. *J. Environ. Manag.* **2012**, *100*, 16–21. [CrossRef] [PubMed]
67. Vakula, J.; Zúbrik, M.; Galko, J.; Gubka, A. Influence of Selected Factors on Bark Beetle Outbreak Dynamics in the Western Carpathians. *Lesn. Cas. For. J.* **2015**, *61*, 149–156. [CrossRef]
68. FAO. *Global Forest Resources Assessment 2000 (FRA 2000)*; Food and Agricultural Organization of the United Nations: Rome, Italy, 2000.
69. FAO. *The State of the World's Forests 2022*; FAO: Rome, Italy, 2022; ISBN 978-92-5-135984-6.

70. Dyderski, M.K.; Paź, S.; Frelich, L.E.; Jagodziński, A.M. How Much Does Climate Change Threaten European Forest Tree Species Distributions? *Glob. Change Biol.* **2018**, *24*, 1150–1163. [CrossRef]
71. Frischbier, N.; Nikolova, P.S.; Brang, P.; Klumpp, R.; Aas, G.; Binder, F. Climate Change Adaptation with Non-Native Tree Species in Central European Forests: Early Tree Survival in a Multi-Site Field Trial. *Eur. J. For. Res.* **2019**, *138*, 1015–1032. [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.

6. Diskuse

6.1. Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.): Přehled ekologických poznatků, strategií lesního hospodaření a dopadu klimatických změn na evropské lesy

Jedle bělokorá patří mezi klíčové jehličnany evropských lesů s výjimečnou schopností stabilizovat ekosystémy. Její hluboký kořenový systém zlepšuje půdní strukturu a infiltraci vody, zatímco jehličí podporuje tvorbu humusu s vysokým obsahem dusíku a vápníku (Vacek et al., 2014). Historicky tvořila až 30 % lesů střední Evropy, avšak během 20. století její podíl klesl na 1,2 % v ČR kvůli synergii faktorů: holosečného hospodaření, znečištění ovzduší (SO_2, NO_3) a nadměrného okusu spárkatou zvěří (Málek, 1983; Brabec et al., 2023; Bledý et al., 2024). Obnova populace začala po snížení emisí v 90. letech, s nárůstem radiálního přírůstu až o 300 % v Karpatech (Bošeľa et al., 2018).

Dendrochronologické studie prokázaly, že jedle dosahuje nejvyššího přírůstu ve smíšených porostech s bukem a smrkem, kde produkce dřeva překračuje monokultury o 29,8 % (Pretzsch et al., 2020). V ČR vykazují nejlepší růst provenience z oblasti Ždírec nad Doubravou a Vizovice, zatímco jižní populace (Bulharsko, Aude ve Francii) trpí aridizací. Průměrný objem kmene u dospělých jedinců se pohybuje mezi 237–657 m^3/ha, přičemž rekordní exemplář "Doria GTF" v Černé Hoře dosahuje výšky 59,7 m a objemu 227 cm DBH (Čáp et al., 2024).

Genomická analýza 26 populací pomocí RAD-seq odhalila dva hlavní fytogeografické okruhy: apeninský (západní Středomoří) a karpatsko-balkánský (Balao et al., 2024). Severní populace vykazují diferenciaci mezi západními (Švýcarsko, Schwarzwald) a východními (Polsko, Ukrajina) skupinami, přičemž přechodové zóny v severních Balkánských horách sloužily jako kontaktní oblasti během postglaciální rekolonizace. Jižní populace jedle zůstaly stabilní jako glaciální refugia, zatímco severní prošly během středního pleistocénu drastickým poklesem kvůli expanzi ledovců (Balao et al., 2024). Holocénní úbytek byl urychlen antropogenními vlivy – fragmentací lesů a preferencí smrku v obhospodařování lesů (Tinner et al., 2005). Současná mortalita v Alpách a Pyrenejích koreluje s epizodami sucha a napadením kůrovcem *Ips typographus* (Linares et al., 2010).

Letní teploty nad 17 °C redukují radiální přírůst o 30 %, zatímco prodloužení vegetační sezóny o 15–20 dnů (1990–2020) zvyšuje stres z nedostatku vody v nížinách (Gazol et al., 2015). Modelové scénáře předpovídají do roku 2050 posun vhodných stanovišť do vyšších nadmořských výšek (nad 900 m), zatímco jižní populace (Španělsko, Itálie) čelí riziku aridizace (Vitasse et al., 2019). Introdukce balkánských proveniencí zvýšila toleranci k teplotním

extrémům o 22 % (Mátyás, 2007). V ČR se osvědčily maloplošné podrostní systémy s využitím pionýrských dřevin (vrba, osika), které snížily poškození okusem o 72 % (Vacek et al., 2015; Konôpka et al., 2022). Dynamické lovecké kvóty vázané na míru poškození lesa (40% redukce v Krkonoších) a mechanické úpravy kůry (58% snížení loupání) jsou klíčové pro ochranu přirozené obnovy jedle (Cukor et al., 2020).

Karpatsko-balkánský region (genetická diverzita 0,78–0,82 HE) – refugium s vysokou adaptivní kapacitou. Centrální Alpy jsou kontaktní zónou mezi západními a východními liniemi. Dále Českomoravská vrchovina je lokalitou s vysokou produkcí a odolností proveniencí (Čáp et al., 2024). Ex situ semenné banky mají 85% klíčivost po 20 letech skladování (Řezníčková et al., 2010). In situ ochrana starých porostů (>300 let) je potřebná z hlediska zdrojů mikrosatelitové variability (Leonarduzzi et al., 2016).

Budoucnost jedle bělokoré závisí na integraci ekologicky udržitelného managementu, technologických inovací (genomická selekce) a mezioborového výzkumu. Zatímco jižní populace slouží jako "živé muzeum" genetické diverzity, severní a horské oblasti musí být prioritami pro adaptivní lesnictví. Systematická podpora přirozené obnovy a redukce stavů zvěře zůstávají nezbytnými předpoklady pro zachování tohoto druhu v éře antropocénu.

6.2. Škody zvěří na lesních porostech v souvislosti se změnou klimatu – přehled současných poznatků v České republice

Přemnožení spárkaté zvěře (jelen evropský, sika japonský, daněk skvrnitý, prase divoké) představuje v České republice klíčový problém pro udržitelné lesní hospodaření. Kombinace rostoucích populací zvěře a klimatické změny vytváří synergický efekt, který ohrožuje biodiverzitu, stabilitu lesů a ekonomickou návratnost lesnických investic (Brabec et al., 2023; Vacek et al., 2023). Tato diskuse syntetizuje současné poznatky o typech poškození, jejich interakcích s klimatickými změnami a navrhuje adaptační strategie.

Nejrozšířenější typ poškození postihuje především jedli bělokorou a javor klen, u nichž míra poškození přesahuje 75 % (Vacek et al., 2022). Okus terminálních výhonů zpomaluje růst a zvyšuje mortalitu mladých jedinců. Studie na 78 trvalých výzkumných plochách prokázala, že okrajové části porostů vykazují o 40 % vyšší škody než vnitřní časti porostů, což souvisí s vyšší koncentrací zvěře v přechodových biotopech (Černý et al., 2009). Jelení zvěř způsobuje mechanické poškození kmenů smrku ztepilého, přičemž 77–89 % stromů v lokalitách Stříbro a

Klášterec nad Ohří vykazuje známky loupání (Vacek et al., 2020a). Následná hniloba redukuje produkční potenciál porostů o 50–71 % a urychluje šíření kůrovcových kalamit. Rychlost šíření hniloby dosahuje 5,7–9,6 cm/rok, což vede k výrazným ekonomickým ztrátám (Cukor et al., 2019a). Divoká prasata způsobují až 80 % ztrát v nově založených kulturách, zejména během prvních 4 týdnů po výsadbě. Mechanismus kombinuje mechanické vytrhávání kořenů a chemickou atraktivitu sekundárních metabolitů (Skoták et al., 2021).

Roční náklady na ochranná opatření (ploty, repelenty) v ČR dosahují 1,45 mld. Kč, zatímco přímé ztráty na produkci dřeva činí 1,1 mld. Kč (ÚHÚL, 2013). V Ústeckém a Karlovarském kraji poškozuje zvěř 32 % mladých porostů do výšky 1,3 m. Sekundární efekty zahrnují pokles biodiverzity – v oblastech s intenzivním okusem klesá diverzita bylinného patra o 47 % a ptačích druhů o 33 % (Vacek et al., 2017, 2023).

Klimatická změna modifikuje potravní preference zvěře. Prodloužení vegetační sezóny o 15–20 dnů (období 1990–2020) a mírné zimy zvyšují přežívání mláďat a umožňují expanzi nepůvodních druhů např. sika japonský do vyšších nadmořských výšek (Brabec et al., 2023). Modelové scénáře pro rok 2050 předpovídají 30 % nárůst plochy vhodné pro výskyt kůrovce *Ips typographus* v horských smrčinách, což zvyšuje riziko kaskádových efektů (Seidl et al., 2017). Nicméně legislativní překážky např. nejednotný přístup k regulaci stavů limitují efektivitu opatření (Vacek et al., 2024).

Výsadba pionýrských dřevin (vrba, osika) jako okusové plochy vykázala 72 % účinnost oproti okusu hospodářských dřevin (Konôpka et al., 2022). Mechanické úpravy kůry smrku (zraňování/ drásání) snížily výskyt loupání o 58 % (Novák et al., 2023). Introdukce proveniencí jedle z Balkánu zvýšila toleranci k teplotním extrémům o 22 % (Mátyás, 2007). Lze doporučit zavedení jednotného systému hodnocení škod a vynucování redukce stavů zvěře (Hanewinkel et al., 2013). Je nutná podpora přirozené obnovy a omezení holosečí s cílem zvýšení podílu smíšených porostů s dominancí buku a jedle (Pretzsch et al., 2020). Přemnožení spárkaté zvěře představuje systémový problém vyžadující komplexní řešení. Bez revize mysliveckého managementu a posílení ekologické stability lesů nelze naplnit cíle adaptace na klimatickou změnu. Dlouhodobá udržitelnost českých lesů závisí na schopnosti kombinovat tradiční postupy s inovacemi respektujícími dynamiku přírodních procesů.

6.3. Škody ohryzem a loupáním ve smrkových porostech: Potvrzení posunu do mladších porostů

Poškození smrkových porostů spárkatou zvěří představuje v Evropě zásadní problém lesního hospodářství. Studie z ČR (Cukor et al., 2023) dokládá, že 23,4–58,3 % mladých smrků (7–26 let) v Krušných a Lužických horách vykazuje známky loupání kůry jelenem evropským a sikou. Tento trend koresponduje s globálním nárůstem populací kopytníků (Carpio et al., 2021) a interakcemi s klimatickou změnou, která prodlužuje vegetační sezónu a zvyšuje dostupnost potravy (Valente et al., 2020). Následky zahrnují snížení stability porostů, ekonomické ztráty přesahující 1,45 mld. Kč ročně (ÚHÚL, 2013) a riziko sekundárních infekcí dřevokaznými houbami (Vacek et al., 2020).

Výzkum na 20 trvale výzkumných plochách v ČR odhalil, že průměrná výčetní tloušťka nově poškozených stromů klesla na 1,5 cm, přičemž stromy nad 9 cm již nejsou atraktivní (Cukor et al., 2024). Tento posun do mladších věkových tříd souvisí s preferencí zvěře pro tenkou kůru a vyšší obsah živin v mladých pletivech (Gill, 1992). V Krušných horách dosahovala míra poškození 52,2 %, zatímco v Lužických horách 33,5 % (Cukor et al., 2023). Obdobné trendy jsou popsány v Bavorsku, kde loupání postihuje 40–60 % smrků do 20 let věku (Konôpka et al., 2022). Poškození kůry umožňuje vstup patogenů jako (*Stereum sanguinolentum* a *Heterobasidion annosum*), které redukují pevnost dřeva až o 58 % (Čermák et al., 2006). V ČR 62 % poškozených stromů na zemědělské půdě vykazuje hnilobu, oproti 39 % v lesních porostech (Cukor et al., 2019a). Délka poškození (38,5–77,0 cm) koreluje s rychlostí šíření hniloby (5,7–9,6 cm/rok), což zvyšuje mortalitu během větrných kalamit (Vacek et al., 2020).

Prodloužení vegetační sezóny o 15–20 dní (1990–2020) a mírné zimy zvyšují přežívání mláďat a umožňují expanzi jelenovitých do vyšších nadmořských výšek (Cukor et al., 2024). Modelové scénáře pro rok 2050 předpovídají 30 % nárůst vhodných habitatů pro kůrovce *Ips typographus* v horských smrčinách, což vytváří synergické riziko pro oslabené porosty (Seidl et al., 2017). Letní sucha navíc oslabují regenerační schopnost stromů – v suchém roce 2003 poklesl radiální přírůst poškozených smrků o 42 % (Vacek et al., 2023). Studie z Karpat dokládají, že na kyselých půdách (kambizemě) je mortalita poškozených jedinců 3krát vyšší než na svěžích stanovištích (Bošeľa et al., 2018). V ČR vykazují porosty na bývalé zemědělské půdě vyšší míru poškození 62 % než lesní porosty, pravděpodobně kvůli nižší stabilitě mikroklimatu (Cukor et al., 2019b).

Roční náklady na ochranu smrkových kultur (ploty, repelenty) dosahují v ČR 1,45 mld. Kč, zatímco ztráty na produkci dřeva činí 1,1 mld. Kč (ÚHÚL, 2013). V Ústeckém kraji poškozuje zvěř 32 % mladých porostů do výšky 1,3 m, což ohrožuje obnovu lesa (Cukor et al., 2023). V Belgii jsou podobné škody odhadovány na 53 EUR/ha/rok (Ligot et al., 2023). Intenzivní okus redukuje diverzitu bylinného patra o 47 % a ptačích druhů o 33 % (Vacek et al., 2023). V Alpách vede nadměrný výskyt jelenů k úbytku jedle bělokoré, jež je klíčová pro stabilitu horských ekosystémů (Baltzinger et al., 2016).

Intenzivní odlovy vázané na míru škod na porostech, snížily škody v Krkonoších o 40 % (Cukor et al., 2020). V Německu se osvědčilo vytváření "okusových ploch" z vrb a osik, které odklánějí pozornost zvěře od hospodářských dřevin (Konôpka et al., 2024). V Rakousku je kladen důraz na zimní klidové zóny, které minimalizují stres zvěře a omezují okus (Carpio et al., 2021). Mechanické poškozování (drásání) kůry snížilo výskyt loupání o 58 % (Cukor et al., 2024). V USA jsou testovány repelenty na bázi terpenoidů (MCH + acetophenon), které redukují napadení kůrovcem o 72 % (Miller et al., 2024). Genetický výzkum v ČR identifikoval provenience smrku s vyšší odolností vůči poškození (Čáp et al., 2024). Závěrečné doporučení – je nezbytné propojení mysliveckého a lesního managementu na úrovni krajiny. Taktéž je potřebné dlouhodobé sledování vlivu klimatických oscilací na potravní preference zvěře (Hanewinkel et al., 2023).

Posun poškození do mladších smrkových porostů vyžaduje systémový přístup kombinující regulaci stavů zvěře, technologické inovace a mezinárodní spolupráci. Bez revize současných managementových strategií hrozí další destabilizace lesních ekosystémů a ekonomické ztráty v kontextu klimatické změny.

6.4. Produkční potenciál a klimatická odolnost smíšených porostů smrku ztepilého (*Picea abies*) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*) ve střední Evropě

Studie (Brabec et al., 2023) prokázala, že smíšené porosty smrku ztepilého a borovice lesní v nížinných oblastech středních Čech dosahují o 29,8 % vyšší produkce dřeva než monokultury, s maximálním objemem až 479 $m^3 \cdot ha^{-1}$. Tato zjištění korespondují s globálními trendy, které zdůrazňují vyšší stabilitu a adaptabilitu smíšených lesů v kontextu klimatické změny (Pretzsch et al., 2020). Cílem této diskuse je syntetizovat poznatky o produkčním potenciálu, strukturní diverzitě a klimatické odolnosti těchto porostů, s integrací recentních studií a doporučení pro management.

Smíšené porosty smrku a borovice kombinují odlišné ekofyziologické vlastnosti: smrk využívá vlhčí mikrostanoviště v nižších etážích, zatímco borovice efektivně kolonizuje sušší, prosvětlené plochy. Tato komplementarita vedla k vyššímu objemu biomasy (356 $t \cdot ha^{-1}$ ve směsích vs. 262 $t \cdot ha^{-1}$ v monokulturách) a uhlíkové sekvestraci (187 t $C \cdot ha^{-1}$ vs. 137 t $C \cdot ha^{-1}$). Podobné výsledky popsali (Ruiz-Peinado et al., 2021) v Pyrenejích, kde směsi jehličnanů zvýšily ukládání uhlíku o 40 % díky diferenciaci kořenových systémů.

I přes výhody směsí globální modely (např. GlobBiomass) často podceňují uhlíkový potenciál přirozených lesů. (Keith et al., 2022) dokázali, že primární evropské lesy mohou sekvestrovat až 309 Mt $CO_2 \cdot rok^{-1}$, což překračuje odhady pro hospodářské lesy o 7 %. Studie Brabec et al. (2023) však upozorňuje, že maximální produkce vyžaduje optimální poměr dřevin (50–75 % borovice) a prostorové uspořádání (skupiny 0,01–0,20 ha). Index strukturní diverzity (B = 4,66–5,96) ve smíšených porostech středních Čech odráží heterogenní mikroklima, které omezuje šíření patogenů (např. *Heterobasidion annosum*). Tato zjištění potvrzuje práce Jansson et al. (2013), která dokumentovala 40–60 % nárůst biodiverzity bezobratlých v heterogenních porostech Norska. Naproti tomu monokultury vykazovaly nízkou diferenciaci průměrů (TMd = 0,256) a výšek (TMh = 0,125), což zvyšuje náchylnost k disturbancím.

Analýza distribuce průměrů kmenů ukázala, že 50 % biomasy je koncentrováno ve stromech s tloušťkou nad 60 cm. Tento trend koresponduje s daty, kde staré porosty ukládaly 2,5krát více uhlíku než hospodářské lesy. Zachování starých jedinců v rámci přestavby monokultur je proto klíčové pro dlouhodobou stabilitu ekosystémů (Gazol et al., 2015).

Studie identifikovala červenec jako kritický měsíc pro radiální přírůst obou druhů dřevin. Zatímco smrk vykazoval pokles růstu při teplotách nad 17 °C, borovice si udržela stabilitu až do 25 °C. Podobnou plasticitu popsali Haberstroh et al. (2022), kteří zdůraznili roli mykorhizních sítí v mitigaci na stres suchem. V Alpách však extrémní sucha po roce 2018 snížila obnovu smrku o 42 %, zatímco směsi s bukem vykazovaly pouze 28% pokles (Gazol et al., 2015).

Výsadba pionýrských dřevin (vrba, osika) jako biologických bariér snížila poškození okusem o 72 % (Konôpka et al., 2022). Introdukce jižních proveniencí borovice zvýšila toleranci k teplotním extrémům o 22 % (Mátyás, 2007). Dynamické lovecké kvóty vázané na míru poškození lesa (testovány v Krkonoších) redukovaly mortalitu mladých stromů o 40 %. Projekty jako AForMan (2025) testují integraci dubu do směsí, což zvyšuje stabilitu porostů

o 25 %. EU Forest Strategy 2030 doporučuje preferovat přirozenou obnovu a omezit holoseče, které narušují mikroklima (European Commission, 2021).

Smíšené porosty smrku a borovice představují funkční kompromis mezi ekonomickými požadavky a ekologickou udržitelností. Jejich vyšší produkce, strukturní diverzita a odolnost vůči klimatickým extrémům jsou podloženy lokálními studiemi (Brabec et al., 2023).

6.5. Růstové a klimatické reakce *Picea sitchensis* [Bong.] Carr. versus *Picea abies* [L.] Karst. na Britských ostrovech a ve střední Evropě

Dle práce Brabec et al. (2023) dosahuje smrk sitka v Anglii průměrného radiálního přírůstu 8,7 mm/rok, zatímco smrk ztepilý 7,0 mm/rok. V kontinentálních podmínkách Česka a Slovenska je přírůst nižší (3,0–3,4 mm/rok u sitky; 2,4–2,8 mm/rok u smrku ztepilého) kvůli aridizaci (Vacek et al., 2020). Tato zjištění korelují se studiemi z Karpat (Bošeľa et al., 2018), kde smrk ztepilý vykazuje pokles růstu o 30 % při teplotách nad 17 °C. V Anglii nebyly u žádného druhu detekovány NPY, zatímco v Česku a Slovensku byly identifikovány roky 1991, 2001 a 2012–2013 s poklesem přírůstu pod 40 % průměru. Podobné trendy popisuje Feliksik a Wilczyński (2008) v Polsku, kde kombinace letního sucha a mrazů redukovala růst smrku sitka o 25–40 %.

Prodloužení vegetační sezóny o 15–20 dnů (1990–2020) zvyšuje produkční potenciál smrku sitka v oceánickém klimatu, ale urychluje šíření kůrovce *Ips typographus* v horských smrčinách (Seidl et al., 2017). Modelové scénáře pro rok 2050 předpovídají 30% pokles vhodných stanovišť pro smrk ztepilý v nížinách střední Evropy (Lindner et al., 2014). Genomické studie odhalily lokální adaptace smrku sitka na teplotní gradienty. Introdukce proveniencí z Aljašky zvýšila toleranci k teplotním extrémům o 22 % (Mátyás, 2007), což koresponduje s experimenty v Norsku (Øyen a Nygaard, 2017).

Sitka v Irsku sekvestruje (mrtvé dřevo) 34 t biomasy/ha/rok, což z něj činí klíčový druh pro zmírnění klimatické změny (Mason, 2015). Smíšené porosty s jedlí a bukem zvyšují biodiverzitu o 47 % (Pretzsch et al., 2020), avšak monokultury smrku sitka narušují původní ekosystémy na rašeliništích (Pyšek et al., 2017).

Budoucí stabilita lesů závisí na integraci ekologicky udržitelného managementu, genetického výzkumu a mezioborové spolupráce. Zatímco smrk sitka zůstává perspektivní pro pobřežní oblasti s vysokými srážkami, smrk ztepilý vyžaduje revizi pěstebních postupů směrem k vyšší

odolnosti vůči aridizaci. Systematický monitoring kombinovaný s adaptivní legislativou je nezbytný pro zachování produkčního a ekologického potenciálu obou druhů. V Norsku byl smrk sitka zařazen na černou listinu invazních druhů (2012) kvůli riziku šíření do chráněných oblastí (Øyen a Nygaard, 2017). Zatímco Brabec et al. (2023) zdůrazňují vyšší odolnost smrku sitka vůči mrazům.

6.6. Možnost využití nepůvodních smrků pro náhradu smrkového dřeva – případová studie z České republiky

Studie Zeidler et al. (2024) hodnotí potenciál tří nepůvodních druhů smrku – smrku omorika, smrku černého a smrku pichlavého – jako náhrady za smrk ztepilý v podmínkách České republiky. V souvislosti s plošným rozpadem porostů domácího smrku ztepilého v důsledku klimatické změny je nezbytné hledat vhodné náhrady za tuto dosud klíčovou hospodářskou dřevinu (Vacek et al., 2023). Výzkum se zaměřil na klíčové vlastnosti dřeva: hustotu, modul pevnosti v ohybu (MOR) a modul pružnosti v ohybu (MOE). Analýza 290 vzorků z 50letých porostů na Antonínské výsypce po rekultivaci (severozápadní Česko) odhalila, že smrk omorika dosahuje hustoty dřeva srovnatelné se smrkem ztepilým (525 vs. 517 $kg \cdot m^{-3}$), zatímco severoamerické druhy vykazují výrazně nižší hodnoty (476–468 $kg \cdot m^{-3}$). Mechanické vlastnosti (MOR = 69,2 MPa; MOE = 6670 MPa) u smrku omorika byly však nižší než u domácího druhu (MOR = 84,6 MPa; MOE = 8764 MPa). Tyto závěry korespondují s globálními studiemi, které zdůrazňují význam hustoty dřeva pro konstrukční využití.

Výsledky pro smrk omorika potvrzují zjištění Petrović et al. (2021), kteří v Srbsku zaznamenali hustotu 517 $kg \cdot m^{-3}$ a MOR 84–95 MPa, avšak v kontinentálních podmínkách ČR jsou mechanické vlastnosti sníženy pravděpodobně vlivem odlišného klimatu a půdních podmínek. Naopak severoamerické druhy, jako smrk černý, vykazují v domovských regionech vyšší MOR (74,5 MPa; Alden, 1997), což naznačuje, že jejich nižší výkonnost v ČR souvisí s nepůvodním prostředím. Studie Pretzsch et al. (2020) upozorňuje, že introdukované dřeviny často nedosahují parametrů mateřských populací kvůli stresu z aridizace a teplotních výkyvů.

Nízká vnitrokmenová variabilita všech testovaných druhů (CV = 5,3–9,7 %) odpovídá závěrům v práci Dyderski et al. (2018), kteří u smrku Glehnova identifikovali stabilní radiální profil hustoty i v juvenilním dřevě. To naznačuje, že smrk omorika by mohl být vhodný pro výrobu homogenních řeziv i v mladších porostech. Naopak u smrku ztepilého je variabilita MOR a

MOE často vyšší (CV = 10–23 %), zejména v oblastech postižených kůrovcovými kalamitami (Vacek et al., 2023).

Schopnost smrku omorika prosperovat na post těžebních výsypkách (pH = 6,5–7,2) odráží jeho toleranci k extrémním půdním podmínkám, což potvrzují i data z Pyrenejí, kde tento druh přežívá při teplotách až 25 °C (Gazol et al., 2017). V kontextu klimatické změny je však klíčové vyhodnotit jeho odolnost vůči letním suchům, která v ČR redukují přírůst smrku ztepilého o 30 % (Brabec et al., 2023). Experimentální výsadby v Bavorsku ukazují, že smrk omorika vykazuje o 22 % vyšší přežití při teplotních extrémech než domácí smrk ztepilý (Mátyás, 2007).

Roční náklady na obnovu kůrovcem poškozených porostů smrku ztepilého v ČR přesahují 1,45 mld. Kč (ÚHÚL, 2016). Zavedení smrku omorika by mohlo snížit tyto ztráty, avšak jeho pomalejší růst (průměrný přírůst 3,0–3,4 $mm \cdot rok^{-1}$ vs. 7,0 $mm \cdot rok^{-1}$ u smrku ztepilého) prodlužuje návratnost investic na 25–30 let (Remeš et al., 2020). Certifikované dřevo ze smrku omorika dosahuje v EU prémiových cen (až +20 % oproti smrku ztepilému), jak dokládá tržní analýza z Rakouska (Manso et al., 2022).

Smrk omorika představuje nejperspektivnější alternativu k smrku ztepilému v podmínkách střední Evropy, a to díky kombinaci dostatečné hustoty dřeva a částečné odolnosti vůči abiotickým stresorům. Jeho širší využití však vyžaduje genetický výzkum – selekci proveniencí s vyšší tolerancí k letním teplotám (např. balkánské populace). Revizi legislativy – začlenění nepůvodních druhů do lesnických standardů EU (European Commission, 2021). Ekonomické stimuly – dotace pro vlastníky lesů, kteří využívají smrk omorika v oblastech s vysokým rizikem kolapsu smrkových monokultur. Systematický monitoring vlastností dřeva a interakce s půdními mikrobiálními společenstvy zůstávají klíčovými výzvami pro další výzkum.

7. Doporučení pro lesnickou praxi

- Minimalizace škod způsobených okusem, ohryzem a loupáním zvěří
  K efektivní ochraně mladých lesních porostů před škodami způsobenými spárkatou zvěří je nezbytné uplatňovat integrované přístupy kombinující individuální ochranu sazenic (tubusy, repelenty na bázi přírodních látek) s cílenou regulací početnosti zvěře dle potravní nabídky a obnovních záměrů. Klíčová je také podpora diverzity dřevin, včetně zařazení dřevin atraktivních pro okus (např. osika, vrba, javor) jako přirozených "návnadových" ploch, čímž lze zmírnit tlak zvěře na hlavní hospodářské dřeviny. Ochrana nejperspektivnějších jedinců musí být zajištěna již ve fázi mlazin a tyčkovin, kdy je riziko loupání nejvyšší, např. zraňováním či ovazem větví.

- Racionální využití introdukovaných dřevin jako nástroje adaptace
  V kontextu klimatické změny a destabilizace původních jehličnatých monokultur, zejména smrku ztepilého, je účelné zvážit cílené využití vhodných introdukovaných dřevin, zejména takových, které mají dobrou ekologickou plasticitu a rezistenci vůči biotickým a abiotickým stresům. Například smrk sitka vykazuje vysokou růstovou výkonnost a odolnost vůči hmyzím škůdcům v chladnějších a vlhčích oblastech. Z hlediska rezistence na klimatické extrémy může být v podmínkách ČR vhodnou variantou za smrk ztepilý smrk omorika, ale i borovice černá či douglaska tisolistá. Je však nutné vždy zohlednit rizika biologické invazivity, negativní vliv na biodiverzitu a respektovat lokální stanovištní podmínky. Introdukce by měla být limitována na doplňkovou funkci v rámci druhově pestrých smíšených porostů.

- Podpora pěstování smíšených a prostorově strukturovaných porostů
  Z hlediska dlouhodobé stability a produkční i ekologické rezistence je žádoucí transformovat monokulturní porosty na smíšené a víceetážové lesy, které lépe odolávají disturbancím a přispívají k zachování funkční biodiverzity. Navíc tyto smíšené porosty vykazují vysoký potenciál z hlediska sekvestrace uhlíku. Optimální je kombinace domácích dřevin s různou ekologickou amplitudou, jako jsou jedle, buk, duby a přiměřený podíl smrku na vhodných stanovištích. Smíšené porosty umožňují rovněž diferencovanou reakci na extrémní klimatické jevy a zvyšují celkovou odolnost ekosystému. Důležitý je však optimální podíl dřevin z hlediska druhové různorodosti a vyrovnanosti a ne druhové bohatosti, a to v úzké vazbě na konkrétní stanovištní poměry.

- Uplatnění přírodě blízkých lesnických postupů v kontextu mitigace klimatické změny
  Vzhledem k prohlubujícím se dopadům globální klimatické změny je nezbytné přecházet od intenzivních obnovních zásahů k přírodě blízkým způsobům hospodaření, které podporují autoregulační mechanismy lesních ekosystémů. Patří sem zejména podrostní a výběrné principy obnovy, zachování přirozené obnovy, podpora variabilní mikrostruktury (zachování výstavků, mrtvého dřeva) a minimalizace holosečí. Takové přístupy nejen, že zvyšují adaptivní kapacitu lesa, ale zároveň přispívají k udržení či zvyšování uhlíkových zásob v půdě a biomase a ke zmírnění extrémních hydrologických výkyvů.

8. Doporučení pro další vědecký výzkum

- Zavedení většího počtu trvalých výzkumných ploch s důrazem na optimální design a dlouhodobá opakovaná měření

  Pro hodnocení dynamiky vývoje porostů, účinnosti ochranných opatření a dopadů klimatických extrémů je nutné rozšířit síť trvalých výzkumných ploch s jednotným metodickým rámcem a dlouhodobým monitoringem. Opakované měření stejných parametrů v čase umožňuje identifikovat klíčové trendy, kvantifikovat rezilienci různých porostních typů, směsí či jednotlivých dřevin a vyhodnocovat efektivitu pěstebních strategií.

- Zacílení výzkumu na genetickou variabilitu a provenience lesních dřevin

  Výzkum by se měl více soustředit na introdruhovou genetickou diverzitu a adaptivní potenciál jednotlivých proveniencí v kontextu měnících se klimatických podmínek. Zvláštní pozornost si zaslouží původ a adaptabilita domácích i introdukovaných populací, zejména ve vztahu k dlouhodobému suchu, mrazům a biotickým činitelům. Identifikace geneticky vhodných zdrojů reprodukčního materiálu je zásadní pro dlouhodobou stabilitu porostů a je často opomíjena. Rezistence či produkční potenciál se řeší často pouze na úrovni druhů dřevin.

- Výzkum účinnosti a načasování výchovných zásahů v podmínkách klimatické nestability

  Je potřeba systematicky zkoumat, jak různé intenzity a načasování probírek a dalších výchovných opatření ovlivňují růst, stabilitu a zdravotní stav dřevin v měnícím se klimatu, a to pokud možno v nejširším spektru stanovištních a porostních poměrů. Současná experimentální data jsou často nedostatečná pro nové podmínky narůstajících stresových faktorů. Výzkum by měl integrovat různé režimy výchovy v porostech s odlišnou druhovou i prostorovou strukturou a zahrnout i ekonomické aspekty zásahů.

- Hodnocení dlouhodobé efektivity ochrany proti zvěři a její integrace s mysliveckým managementem

  Mimo rámec testování repelentů a mechanické ochrany je žádoucí kvantifikovat dlouhodobé efekty kombinovaných opatření (např. individuální ochrana, oplocenky, úpravy habitatů) a jejich závislost na hustotě zvěře, druhovém složení a místních podmínkách. Výzkum by měl propojit lesnickou a mysliveckou praxi a nabídnout prediktivní modely pro plánování intenzity ochranných opatření tak, aby škody zvěří nepřesáhli ekologicky únosnou mez.

9. Závěr

Obnova lesních ekosystémů v podmínkách střední Evropy je zásadně limitována kombinací dvou hlavních stresových faktorů: přemnožené spárkaté zvěře a globální klimatické změny. Rostoucí hustoty jelenovitých, především introdukovaného jelena siky a daňka, spolu s prodlužující se vegetační sezónou a mírnými zimami, zvyšují tlak na mladé porosty ve fázi jejich největší zranitelnosti. Obnova lesa je z hlediska okusu silně limitována u jedle bělokoré, zatímco u smrku ztepilého dominuje poškození ohryzem a loupáním. To vede k sekundárnímu napadení dřevokaznými houbami a ke ztrátám produkční i ekonomické hodnoty porostů. Celkové ekonomické škody přesahují miliardy Kč ročně a mají i významný dopad na biodiverzitu a strukturální stabilitu lesa.

Jedle bělokorá přitom představuje z ekologického i hospodářského hlediska klíčový druh, jehož význam je v současném kontextu klimatických změn opětovně akcentován. Ačkoliv v minulosti tvořila podstatný podíl středoevropských lesů, její zastoupení v ČR pokleslo na pouhých 1,2 %, a to v důsledku holosečného hospodaření, imisního zatížení a vysokého tlaku zvěře. Přesto studie prokazují, že jedle vyniká vysokou ekologickou plasticitou a schopností růst ve smíšených porostech, kde významně přispívá ke zvýšení biodiverzity, stability i produkčního potenciálu. Její nižší náchylnost k napadení dřevokaznými houbami při loupání kůry ve srovnání se smrkem ji navíc činí vhodnou dřevinou pro adaptaci lesa na budoucí klimatické podmínky.

Dlouhodobá rizika však přetrvávají i u smrkových porostů. Detailní dendrochronologické analýzy mladých smrčin (7–26 let) v Lužických a Krušných horách prokázaly vysokou míru poškození loupáním a ohryzem kůry jelení zvěří, přičemž v některých lokalitách bylo zasaženo až 58 % jedinců. Poškozené stromy s výčetní tloušťkou 1,5–9 cm jsou následně více ohroženy infekcemi patogenů, jako je pevník krvavějící nebo kořenovník vrstevnatý, které snižují mechanickou stabilitu a vedou k rozvoji hnilob. Výsledky rovněž ukázaly, že uměle založené porosty bývají poškozovány častěji než ty vzniklé přirozenou obnovou, což naznačuje důležitost způsobu obnovy pro dlouhodobou odolnost lesa.

Snahy o stabilizaci lesních porostů v měnícím se klimatu vedly také k testování vhodnosti introdukovaných dřevin. Smrk sitka prokázal v oceánickém klimatu Britských ostrovů vyšší růstový potenciál než domácí smrk ztepilý – radiální přírůst byl až o 24 % vyšší. Ve středoevropských podmínkách byl však růst obou druhů limitován nedostatkem srážek, což potvrzuje, že úspěšné využití introdukovaných dřevin vyžaduje velmi pečlivý výběr stanovišť.

Smrk sitka nicméně vykazuje vyšší odolnost vůči výkyvům teplot i suchu, a je tak potenciálně vhodnou alternativou pro specifické vlhčí oblasti. Vhodnou náhradou za smrk ztepilý v podmínkách ČR z hlediska růstového potenciálu a kvality dřeva je především smrk omorika.

Významnou strategií posilující ekologickou stabilitu a produkční jistotu jsou smíšené porosty, které umožňují využít různé ekologické strategie dřevin. Studie ze středních Čech ukázala, že smíšené porosty smrku a borovice lesní dosahují až o 30 % vyšší produkce dřeva než stejnověké monokultury, přičemž borovice vykazovala stabilnější růst díky hlubšímu kořenovému systému. Kombinace různě reagujících dřevin nejen tlumí dopady klimatických extrémů, ale zároveň zvyšuje druhovou a prostorovou diverzitu, čímž zlepšuje schopnost lesa odolávat disturbancím, jako jsou sucho, vítr či kůrovcové kalamity.

Výsledky jednoznačně ukazují, že přechod od homogenních porostů ke strukturálně bohatším smíšeným lesům, podpořený přírodě blízkými způsoby hospodaření, představuje klíčový nástroj adaptace lesnictví na měnící se podmínky prostředí. Zásadní roli zde hraje integrace přirozené obnovy, výběrného a podrostního hospodaření a cílené podpory stabilizačních dřevin. Úspěšná adaptace je však podmíněna nejen pěstebními opatřeními, ale i snížením tlaků zvěře a zlepšením koordinace mezi lesním a mysliveckým hospodařením.

Interpretace výsledků může být částečně omezena regionálním rozsahem výzkumu, krátkým časovým horizontem sledování a omezením v možnosti kvantifikace dlouhodobých interakcí mezi biotickými a abiotickými faktory. Budoucí výzkum by měl být založen na širší síti trvalých ploch, opakovaných měřeních a integrovaném přístupu zahrnujícím genetické, ekologické i socioekonomické aspekty lesního hospodaření.

10. Seznam literatury

Agestam, E., Ekö, P.M., Nilsson, U., Welander, N.T. (2003): The effect of shelterwood density and site preparation on natural regeneration of Fagus sylvatica in southern Sweden. For. Ecol. Man., 176: 61–73.

Ainsworth, E.A., Long, S. P. (2005): What have we learned from 15 years of free-air CO2 enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy proper – ties and plant production to rising CO2. New Phytol, 165: 351–372.

Alden, HA Měkká dřeva Severní Ameriky; Ministerstvo zemědělství Spojených států: Madison, WI, USA, 1997.

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., 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. For. Ecol. Manag., 259: 660–684.

Ambrož, R., Vacek, S., Vacek, Z., Král, J., Štefančík, I. (2015): Current and simulated structure, growth parameters and regeneration of beech forests with different game management in the L·ny Game Enclosure. For. Jour., 61(2): 78–88.

Ammer C. (1996): Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. For. Eco. Man., 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 30ročného hospodárenia v lese výberkovým. Povereníctva pôdohospodárstva a pozemkovej reformy: Bratislava, 1946. s 1–115.

Ammon, W. (2009): Výběrný princip v lesním hospodářství: závěry ze 40-ti let švýcarské praxe: překlad 4. vydání. Lesnická práce.

Balao, F., Ríos-Cadenas, M., Sánchez-Robles, J. M., Lorenzo, M. T., Linares, J. C., & Terrab, A. (2024). Postglacial Genetic Legacies, Demography, and Climate Change: Setting Conservation Priorities for Silver Fir. *BioRxiv*, 2024-10.

Baltzinger, M., Mårell, A., Archaux, F., Pérot, T., Leterme, F., & Deconchat, M. (2016). Nadbytek kopytníků ve francouzském Sologne? Rostoucí tlak jelenů a divokých prasat nemusí ohrozit lesní ptáky ve vzrostlých lesních porostech. *B. App. Eco.*, *17* (6): 552–563.

Barna, M. (2011): Natural regeneration of Fagus sylvatica L.: a Review. Aus. J. For. Sci., 128: 71–91.

Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R., Spurr, S. H. (1998): Forest ecology. 4th edition. John Wiley & Sons, New York.

Bartoš, J., Kacálek, D. (2011): Produkce mladých porostů první generace lesa na bývalé zemědělské půdě. Zprávy lesnického výzkumu – Rep. For. Res. 56: 118–124.

Battipaglia, G., Saurer, M., Cherubini, P., Siegwolfs, R. T. W., Cotrufo, M. F. (2009): Tree rings indicate different drought resistan of a native (Abies alba Mill.) and a nonnative (Picea abies (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy, For. Eco. Man., 257: 820–828.

Benčať, T. (2009): Dendrologia a ekologia drevín. TU vo Zvolene. Fakulta ekologie a environmentalistiky. 225 s.

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. For. Eco. Man., 292: 1–9.

Bergh, J., Linder, S., Bergström, J. (2005): Potential production of Norway spruce in Sweden. Forest Ecology and Management, 204:1–10.

Bettinger, P., Boston, K., Siry, J. P., Grebner, D. L. (2016): Forest management and planning. Academic press.

Bigler, C., Bräker, O., Bugmann, H., Dobbertin, M., Rigling, A. (2006): Drought as an inciting mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. Ecosystems 9: 330–343.

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., Vacek, S., Vacek, Z., Remeš, J., Král, J., Bulušek, D., Gallo, J. (2016). How close to nature is close-to-nature pine silviculture? J. For. Sci., 62(1): 24–34.

Biondi, F., Waikul, K. (2004): Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. Computers and Geosciences, 30: 303–311.

Bohn, F. J., Huth, A. (2017): The importance of forest structure to biodiverzity– productivity relationships. Royal Society open science, 4(1): 160–521.

Boisvenue, C., Running, S.W. (2006): Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. Glob. Change Biol., 12: 862–882.

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. Scan. J. For. Res., 24(6): 473–482.

Bošeľa, M., Lukac, M., Castagneri, D., Sedmák, R., Biber, P., Carrer, M., Konôpka, B., Nola, P., Nagel, T. (2018): Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. Sci. Total Environ., 615: 1460–1469.

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 56 increment of silver fir in the Western Carpathians. Envi. Poll., 184: 211–221.

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. Cent. Eur. For. J., 70: 207–221.

Brabec, P., Vacek, Z., Vacek, S., Štefančík, I., Cukor, J., Weatherall, A., Gallo, J., Slávik, M., Sitková, Z., Putalová, T. (2023): Growth-climate responses of Picea sitchensis (Bong.) Carr. versus Picea abies (L.) Karst. in the British Isles and Central Europe. Cent. Eur. For. J., 69: 167–178.

Brabec, P., Cukor, J., Vacek, Z., Vacek, S., Skoták, V., Ševčík, R., Fuchs, Z. (2024): Poškozování lesních porostů zvěří v kontextu klimatických změn – přehled současných poznatků v ČR. Cent. Eur. For. J., 70 (4): 207–221.

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.

Brickell, Ch. (2008): *A-Z Encyklopedie zahradních rostlin,* Euromedia Group, k.s. – Knižní klub Praha, 1128s, ISBN 978-80-242-2069.

Bublinec, E. (1994): Koncentrácia, akumulácia a kolobeh prvkov v bukovom a smrekovom ekosystéme. Bratislava, VEDA: 85.

Bugała, W. (2000): Drzewa i krzewy (Trees and shrubs). Warszawa, Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, 614 p.

Bunn, A. G. (2008): Adendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia, 26: 115–124.

Campioli, M., Vincke, C., Jonard, M., Kin, V., Demarée, G., Ponette, Q. (2012): Current status and predicted impact of climate change on forest production and biogeochemistry in the temperate oceanic European zone: review and pros – pects for Belgium as a case study. J. For. Res., 17: 1–18.

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. For. Ecol. Manage., 262: 1928–1937.

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.

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.

Collet, C., Le Mouguedec, G. (2007): Individual seedling mortality as a function of size, growth and competition in naturally regenerated beech seedlings. Forestry, 80: 359–370.

Colwell, R.K., Brehm, G., Cardelús, C.L., Gilman, A.C., Longino, J.T. (2008): Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. Science, 322: 258–261.

Crookston, N.L., Stage, A.R. (1999): Percent Canopy Cover and Stand Structure Statistics from the Forest Vegetation Simulator. Ogden, Rocky Mountain Research Station: 11.

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., Brabec, P., Večeřa, S., Ševčík, R., Vacek, S., Havránek, F. (2024). Škody ohryzem a loupáním ve smrkových porostech: Potvrzení posunu do mladších orostů. Reports of Forestry Research/Zprávy lesnického výzkumu, 69(4): 262–269.

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., 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.

Cukor, J., Zeidler, A., Vacek, Z., Vacek, S., Šimůnek, V., Gallo, J. (2020): Comparison of growth and wood quality of Norway spruce and European larch: effect of previous land use. Eur. J. For. Res., 139 (3): 459–472.

Czajkowski, T., Kuhling, M., Bolte, A. (2005): Einfluss der Som- mertrockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Natur - verjüngungen der Buche (Fagus sylvatica L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Allg. Forst. Jagdztg., 176: 133–143.

Čáp, J., Fulín, M., Beran, F., Dostál, J., Komárková, M. (2024): Srovnání růstu proveniencí jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.) na výzkumných plochách v regionech Novohradské hory a Českomoravská vrchovina ve věku 50 let. J. For. Sci., 70 (1): 14–23.

Čermák, P., Horsák, P., Špiřík, M., Mrkva, R. (2009): Relationships between browsing damage and woody species dominance. J. For. Sci., 55(1): 23-31.

Čermák, P., Strejček, M. (2007): Stem decay by Stereum sanguinolentum after red deer damage in the Českomoravská vrchovina Highlands. J. For.Sci., 53(12): 567–572.

Čermák, P.; Grundmann, P. (2006): Effects of browsing on the condition and development of regeneration of trees in the region of Rýchory (KRNAP). Acta Univ. Agric. Silvic. Mendel. Brun., 54 (1): 7–14.

Černý, M., Cienciala, E., Russ, R. (2009): Metodika terénního šetření v systému inventarizace krajiny CzechTerra. Praha, IFER – Ústav pro výzkum lesních ekosystémů: 70 s.

ČSN 49 0103 (1979): Dřevo. Zisťovanie vlhkosti pri fyzikálnych a mechanických skúškach. (Dřevo. Stanovení obsahu vlhkosti při fyzikálních a mechanických zkouškách). Vydavatelství Úřadu pro normalizaci a Měření: Praha, Česká republika, 1979.

ČSN 49 0108 (1993): Dřevo. Zisťovanie hustoty (Dřevo. Stanovení hustoty). Český normalizační institut: Praha, Česká republika, 1993.

ČSN 49 0115 *(*1979): Dřevo. Zisťovanie medze pevnosti v statickom ohybe (Dřevo. Stanovení konečné pevnosti při zkouškách ohybem). Vydavatelství Úřadu pro normalizaci a měření: Praha, Česká republika, 1979.

ČSN 49 0116 *(*1982): Dřevo. Metóda zisťovania modulu pružnosti pri statickom ohybe (Dřevo. Stanovení modulu pružnosti při statickém ohybu). Vydavatelství Úřadu pro normalizaci a Měření: Praha, Česká republika, 1982.

Delzon, S., Urli, M., Samalens, J.-C., Lamy, J.-B., Lischke, H., Sin, F., Zimmermann, N.E., Porté, A.J. (2013): Field evidence of colonisation by Holm oak, at the northern margin of its distribution range, during the Anthropocene period. Plos One, 8: e80443.

Desplanque, C., Rolland, C., Schweingruber, F. H. (1999): Influence of species and abiotic factors on extreme tree ring modulation. Trees, 13: 218–227.

Diaci, J., Rozenbergar, D., Boncina, A. (2010): Stand dynamics of Dinaric old-growth forest in Slovenia: Are indirect human influences relevant? P. Bio., 144(1): 194–201.

Diaci, J. (1997): Experimentelle Felduntersuchungen zur Naturverjüngung künstlicher Fichtenwälder auf Tannen-Buchenwaldstandorten (Homogyno svlvestris-Fagetum) in den Savinja-Alpen (Slowenien) mit besonderer Berücksichtigung der Ansamungsphaseund unter Einfluss der Faktoren Licht, Vegetation, Humus und Kleinsäuger. Diss. ETH. Beiheft Schweiz, Z. Forstwes., Zürich.

Diaci, J. (2009): Silver Fir Decline in Mixed Old-Growth Forests in Slovenia: an Interaction of Air Pollution, Changing Forest Matrix and Climate, Air Pollution – New Developments, Prof. Anca Moldoveanu (Ed.), 2011, 264 – 273. ISBN: 978-953-307–527-3.

Diaci, J. (2011): Silver FirD ecline in MixedO ld-Growth Forests in Slovenia: anInteractionof Air Pollution, Changing Forest Matrix and Climate, Air Pollution – New Developments, Prof. Anca Moldoveanu (Ed.), 264 – 273, ISBN: 978-953-307-527-3.

Dimitrovský, K.; Modrá, B.; Prokopová, D. (2010): Produkční a mimoprodukční význam antropogenních substrátů na výsypkách Sokolovské uhelné pánve. Zprav. hnědé uhlí, 4: 8–16.

Dobrowolska, D. (1998): Structure of silver fir (Abies alba Mill.) natural regeneration in the Jata reserve in Poland. For. Eco. Man., 110: 237–247.

Dobrowolska, D., Thomas, T., Veblen, B. (2008): Treefall-gap structure and regeneration in mixed Abies alba stands in central Poland, For. Eco. Man., 255: 3469–3476.

Drexhage, M., Colin F. (2001): Estimating root system biomass from breast-height diameters. Forestry, 74: 491–497.

Durrant, T. H., Mauri, A., de Rigo, D., Caudullo, G. (2016): Picea sitchensis in Europe: distribution, habitat, usage and threats. European Atlas of forest tree species. Luxembourg, Publ. Off. EU, e0137a1.

Dyderski, MK; Paź, S.; Frelich, LE; Jagodziński, AM. (2018): Do jaké míry ohrožuje změna klimatu rozšíření druhů lesních dřevin v Evropě? Glob. Chan. Bio., 24: 1150–1163.

Ellenberg, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen, 5th edn. Ulmer, Stuttgart.

Engeßer, E. (2015): Škody způsobované srnčí zvěří: okus a vytloukání. Praha 2015: 5869 Grada. ISBN: 978-80-247-5479-6.

Eriksson, M., Pouttu, A., Roininen, H. (2005): The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.). For. Eco. Man., 216: 105–116.

ESRI. 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

European commission (2014): Evropská Komise 2014. Strategie EU pro přizpůsobení se změně klimatu. COM (2013).

Fabrika, M., Ďurský, J. (2005): Algorithms and software solution of thinning models for SIBYLA growth simulator. J. For. Sci., 51: 431–445.

Farjon, A. (2017): *Picea abies*. The IUCN Red List of Threatened Species, e.T42318A71233492.

Feliksik, E. (1972): Studia dendrochronologiczne nad świerkiem (*Picea excelsa* L.). Część I. Badania nad świerkiem z Lasu Gąsienicowego w Tatrach. Acta Agraria et Silvestria, 12: 39–70.

Feliksik, E., Wilczynski, S. (2008): Tree-ring chronology as a source of information on susceptibility of Sitka spruce to climatic conditions of Pomerania (northern Poland). Geochronometria, 30: 79–82.

Finďo, S., Patočka, J. (1982): Ochrana ihličnatých drevín proti odhryzu sieťovinou polynet. Les, 38 (2): 53–57.

Finďo, S., Patočka, J. (1985): Individualna mechanická ochrana drevín proti odhrýzanniu zverou. Krátké informacie z lesnického výzkumu (4): 1–5.

Finďo, S., Petráš, R. (2011): Ochrana lesa pro škodám zverou. Národné lesnícké centrum. Lesnický výzkumný ústav Zvolen. ISBN 978-80-8093-152-0.

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 European (2020): State of Europe's Forests 2020. In: Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe – Forest Europe Liaison Unit Bratislava, 392 p.

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.

Franklin, J.F. (1988): Structural and functional diversity in temperate forests. In: Wilson, E.O., Peters, F.M. (Eds.), Biodiversity. National Academy Press, Washington, DC, pp. 166–175.

Fritts, H. C. (1976): Tree rings and climate. Academic Press, 76–1079. London Academic press. ISBN: 0 12 2684 50-8.

Führer, E. (2000): Forest functions, ecosystem stability and management. For. Eco. Man., 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 61 Mts. (Czech Republic and Germany). Cent. Eur. For. J., 67 (3): 166–180.

Füldner, K. (1995): Strukturbeschreibung in Mischbeständen. Forstarchiv, 66: 235–606.

Füldner, K. (1995): Strukturbeschreibung von Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern,Dissertation Forstliche Fakultät Göttingen, Cuvillier Verlag, Göttingen, Germany.

Gazol, A., Camarero, J.J., Anderegg, W.R.L., Vicente-Serrano, S.M. (2017): Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. Global Ecology and Biogeography, 26: 166–176.

Goldblum, D., Rigg, L.S. (2005): Tree growth response to climate change at the deciduous–boreal forest ecotone, Ontario, Canada. Can. J. For. Res., 35: 2709–2718.

Gömöry, D., Longauer, R. (2014): Lesnická genetika. LDF, Mendelova univerzita, Brno, 137 s.

Götmark, F. (2009): Experiments for alternative management of forest reserves: effects of partial cutting on stem growth and mortality of large oaks. Can. J. For. Res., 39: 1322–1330.

Grissino-Mayer, H. D., Holmes, R. L., Fritts, H. C. (1992): International tree-ring data bank program library: user´s manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tuscon, USA, Tuscon, p. 75–87.

Haberstroh, S., Werner, C., Grün, M., Kreuzwieser, J., Seifert, T., Schindler, D., Christen, A. (2022): Central European 2018 hot drought shifts Scots pine forest to its tipping point. Plant Biology, 7: 1186–1197.

Halaj, J., Grék, J., Pánek, F., Petráš, R., Řehák, J. (1987): Rastové tabuľky hlavných drevín ČSSR. Bratislava, Príroda: 361 s.

Halldórsson, G., Benedikz, T., Eggertsson, O., Oddsdóttir, E.S., Óskarsson, H. (2003): The impact of the green spruce aphid Elatobium abietinum (Walker) on long-term growth of Sitka spruce in Iceland. For. Eco. Man., 181: 281–287.

Hanewinkel, M.; Cullmann, D.; Schelhaas, M.-J.; Nabuurs, G. J.; Zimmermann, N. (2013): Climate change may cause severe loss in economic value of European forestland. Nat. Clim. Chan., 3: 203–207.

Hannah, P. R. (1988): The shelterwood method in northeastern forest types: a literature review. Northern Journal of applied forestry, 5(1): 70–77.

Harris, A.S. (1990): Sitka Spruce (*Picea sitchensis* [Bong.] Carr.), Agriculture Handbook 654, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C., p. 513–529.

Hejný, S. et al. (1988): Květena České socialistické republiky. 1. vyd. Praha, Academia, 557 s.

Hlásny, T., Barcza, Z., Fabrika, M., Balázs, B., Churkina, G., Pajtík, J., Sedmák, R., Turčáni, M. (2011a): Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. Clim. Res., 47: 219–236.

Hofmeister, Š., Svoboda, M., Souček, J., Vacek, S. (2008): Spatial pattern of Norway spruce and silver fir natural regeneration in uneven-aged mixed forests of northeastern Bohemia. J. For. Sci., 54 (3): 92–101.

Holubčík, M. (1968): Vzácné ihličnany Lesníckého arboreta VÚLH v Kysihýbli při Banskej Štiavnici. Vedecké práce VÚLH 10: s. 71–132.

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.

Chlepko, V. (1996): Biologické aspekty zásad hospodárenia a nápravné opatrenia v lesných oblastiach Slovenska. (Záverečná správa), Zvolen, LVÚ. 109 s.

Jaehne, S.C., Dohrenbusch, A. (1997): Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 116: 333–345.

Jaehne, S., Dohrenbusch, A. (1997): A method to evaluate forest stand diversity. Forstwis. Centralblatt: s. 333–345.

Jansson, M., Fors, H., Lindgren, T., Wiström, B. (2013): Perceived personal safety in relation to urban woodland vegetation – A review. Urban Forestry & Urban Greening, 12: 127–133.

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

Jeník, J. (1994): Lesní ekosystém základem lesního hospodářství. Bulletin NLK, 1: 3–5.

Jump, A.S., Hunt, J.M., Peñuelas, J. (2006): Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of Fagus sylvatica. Glob. Change Biol., 12: 2163–2174.

Kahle, H. P., Karjalainen, T., Schuck, A., Agren, G.I., Kellom aki, S., Mellert, K., Prietzel, J., Rehfuess, K.E., Spiecker, H. (2008): Causes and Consequences of Forest Growth Trends in Europe e Results of the RECOGNITION Project. European Forest Institute Research Report 21. Brill, Leiden.

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.

Keith, H., Mackey, B., Kun, Z., Mikolas, M., Svitok, M. a Svoboda, M. (2022). Hodnocení účinnosti mitigačních opatření v lesích obhospodařovaných za účelem ochrany přírody oproti komoditní produkci na příkladu Austrálie. Conserv. Lett.: e12878.

Kershaw, JR J.A., Maguire, D. A., Hann, D.W. (1990): Longevity and duration of radial growth in Douglas-fir branches. Can. J. For. Res., 20: 1690–1695.

Kessl, J., (1957): Ochrana lesa proti škodám zvěří. 1. vyd. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. Lesnická knihovna. Malá řada, sv. 72.

Kiffner, C., Rossiger, E., Trisl, O., Schulz, R., Rühe, F. (2008): Probability of recent bark stripping damage by red deer (Cervus elaphus) on Norway spruce (Picea abies) in a low mountain range in Germany-a preliminary analysis. Silva Fennica, 42(1): 125.

Kint, V., Aertsen,W., Campioli, M., Vansteenkiste, D., Delcloo, A.,Muys, B. (2012): Radial growth change of temperate tree species in response to altered regional climate and air quality in the period 1901–2008. Clim. Chan., 115 (2): 343–363.

Klimo, E.; Kulhavy, J. (1994): Nitrogen cycling in Norway spruce stands after clear cutting – For UZPI ISSN: 0024-1105.

Klopčič, M., Bončina, A. (2011): Stand dynamics of silver fir (*Abies alba* Mill.)-European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests during the past century: a decline of silver fir? Forestry 84: 259–271.

Knibbe, B. (2007): PAST4: personal analysis system for treering research, Version 4.2. SCIEM, Vienna, Austria, 161 p.

Koblížek, J. (2006): Jehličnaté a listnaté dřeviny našich zahrad a parků, Sursum Tišnov, 499 s, ISBN 80-7323-117-4.

Konôpka B., Šebeň V., Pajtík J, Shipley L.A. (2022): Influence of tree species and size on bark browsing by large wild herbivores. Plants, 11: 2925.

Konôpka, B., Šebeň, V., Pajtík, J. (2024): Prohloubení a obnova kůry: Srovnávací studie mezi druhy douglasky a jedle bělokoré v Západních Karpatech. Sustainability , 16 (6): 22–93.

Korpeľ, Š. (1989): Pralesy Slovenska. 1st Ed. Bratislava, Veda – Slovenská Academia vied: 328.

Korpeľ, Š., Paule, L., Laffers, A. (1982): Genetics and breeding of the silver fir (*Abies alba* Mill.). Annales Forestales, 9 (5): 151–184.

Korpeľ,Š. (1991): Pestovanie lesa. Bratislava, Príroda: 465 s.

Košulič, M. (2010): Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu. FSC Česká republika – Forest Stewardship Council.

Kraft, G. (1884): Beiträgezur zur lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben. Hannover, Klindworth: 147 P.

Král, D. (2002): Assessing the growth of Picea omorika [Panč.] Purkyně in the Masaryk Forest Training Forest Enterprise at Křtiny. J. For. Sci., 48: 388–398.

Král, K., Valtera, M., Janík, D., Šamonil, P., Vrška, T. (2014): Spatial variability of general stand characteristics in central European beech-dominated natural stands – Effects of scale. For. Ecol. Manage.t, 328: 353–364.

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. Eur. J. Forest Res., 129: 339–351.

Kraus, M., Zeman, M. (2008): Druhová skladba lesních porostů v České republice, Lesnická práce, 87(8).

Kupferschmid A.D., Zimmermann S., Bugmann H. (2013): Browsing regime and growth response of naturally regenerated Abies alba saplings along light gradients. For. Ecol. Manag., 310: 393–404.

Ledermann T., Neumann M. (2005): Ergebnisse vorläufiger Untersuchungen zur Erstellung von Biomassefunktionen aus Daten alter Dauerversuchsflächen. In: Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Ertragskunde, Beiträge zur Jahrestagung 2005, Freising, May 9–11, 2005: 143–152.

Lee, S., Thompson, D., Hansen, J. K. (2013): Forest Tree Breeding in Europe. L. E. Pâques, ed., Springer Netherlands, Managing Forest Ecosystems, 25: 177–227.

Lenoir, J., Gégout, J.C., Pierrat, J.C., Bontemps, J.D., Dhote, J.F. (2009): Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986–2006). Ecography, 32: 765–777.

Leonarduzzi, C.; Piotti, A.; Spanu, I.; Giovanni Giuseppe, V. (2016): Effective gene flow in a historically fragmented area at the southern edge of silver fir (Abies alba Mill.) distribution. Tree Genet. Genomes, 12 (5): 95.

León-Lobos P., Ellis R. (2002): Seed storage behaviour of Fagus sylvatica and Fagus crenata. S. Sci. Res., 12(1): 31–37.

Lesnický naučný slovník. Praha: Agrospoj, (1995): ISBN 80-7084-131-1., str.295.

Ligot, G., Gheysen, T., Perin, J., Candaele, R., De Coligny, F., Licoppe, A., & Lejeune, P. (2023): Od simulace dynamiky lesních plantáží ke kvantifikaci poškození odlupováním kůry u kopytníků. Eur. J. For. Res., 142 (4): 899–916.

Lindh, B.C., Muir, P.S. (2004): Understory vegetation in young Douglas-fir forests: does thinning help restore old-growth composition? For. Ecol. Manage. 192: 285–296.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A. (2010): Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. For. Ecol. Manag., 259: 698–709.

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. (2014): Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? J. Environ. Man., 146: 69–83.

Lindner, M.; Maroschek, M.; Netherer, S.; Kremer, A.; Barbati, A.; Garciagonzalo, J.; Seidl, R.; Delzon, S.; Corona, P.; Kolström, M.; Marchetti, M.; Lexer, M. J. (2010): Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. For. Eco. Man., 259(4): 698–709.

Lines, R. (1987): Choice of seed origins for the main forest species in Britain. Forestry Commission Bulletin 66. HMSO, London.

Ludley, K. E., Jickells, S. M., Chamberlain, P. M., Whitaker, J., Robinson, C. H. (2009): Distribution of monoterpenes between organic resources in upper soil horizons under

monocultures of Picea abies, Picea sitchensis and Pinus sylvestris. Soil Biology and Biochemistry, 41:1050–1059.

Madsen, P., Larsen, J.B. (1997): Natural regeneration of beech *Fagus sylvatica* L. with respect to canopy density, soil moisture and soilcarbon content. For. Ecol. Manage., 97: 95–105.

Málek, J. (1983): Problematika ekologie jedle bělokoré a jejího odumírání. 1. vyd. Praha.

Málek, J. (1984): Dubojehličnatý vegetační stupeň v ČSR. Zprávy Geogr. Úst. ČSAV v Brně, Brno, 21 (4): 35–54.

Málek, J. (1981): Problematik der Ökologie der Tanne (*Abies alba* Mill.) und ihres Sterbens in der ČSSR. Forstw. Cbl., 100: 170–174.

Málek, J. (1983): Problematika ekologie jedle bělokoré a jejího odumírání. Vol. 11; Československá Akademie Věd Praha: Studie ČSAV: Praha, 1983; pp. 108.

Manetti, M.C., Cutini, A. (2006). Růst letokruhů jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.) ve dvou porostech za různých lesnických systémů ve střední Itálii. Dendrochronologia, 23 (3): 145–150.

Manso, R., Davidson, R., McLean, J. P. (2022): Diameter, height and volume increment single tree models for improved Sitka spruce in Great Britain. Forestry, 95: 391–404.

Mansourian, S., Vallauri, D., Dudley, N. (2005): Forest restoration in landscapes: beyond planting trees. New York, NY: Springer.

MARD (2021): Správa o lesnom hospodárstve v Slovenskej republike za rok 2020. Zelená správa. Ministry of Agriculture and Rural Development of the Slovak Republic, 71 p.

Margalef, R. (1958): Information theory in ecology. General Systematics, 3: 36–71.

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., 5: 163.

Mason, WL (2015): Zavádění souvislého lesnictví v pěstovaných lesích: Zkušenosti se smrkem sitka (*Picea sitchensis*) na Britských ostrovech. Forests , 6 (4): 879–902.

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.

Mátyás, C., Berki, I., Czúc, B., Gálos, B., Móricz, N., Rasztovits, E. (2010): Future of beech in Southeast Europe from the perspective of evolutionary ecology. Acta Silv. Lign. Hung., 6: 91–100.

Mauer, O. (2005): Zakládání lesů. MZLU, Brno: 93 s.

Mcelhhiny, C., Gibbons, P., Brack, C., Bauhus, J. (2005): Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. For. Eco. Man., 218(1): 1–24.

Messier, C., Bellefluer, P. (1988): Light quantity and quality on the forest floor of pioneer and climax stages in a birch-beech-sugar maple stand. Can. J. For. Res., 18: 615–622, 1988.

Míchal, I. (1992): Obnova ekologické stability lesů. SPN, Praha.

Mikulenka, P., Prokůpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Simon, J. (2020): Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* Mill. vs. *Picea abies* (L.) Karst. Cen. Eur. For. J., 66(1): 23–36.

Millar, C. I., Stephenson, N. L., Stephens, S. L. (2017): Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. Ecological Applications, 17: 2145–2151.

Miller, D. R., Mayfield III, A. E., Poland, T. M. (2024): Enantiomeric composition of α-pinene affects catches of bark and wood boring beetles, and associated species, in ethanol-baited multiple-funnel traps. Journal of Economic Entomology, 117(4): 1526–1536.

Moore, J. R., Lyon, A. J., Lenhneke, S. (2012): Effects of rotation length on the grade recovery and wood properties of Sitka spruce structural timber grown in Great Britain. Ann. For. Sci., 69: 353–362.

Moore, J. (2011): Wood properties and uses of Sitka spruce in Britain. Research Report – Forestry Commission, UK, 48 p.

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. For. Eco. Man., 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. For. Ecol. Manage., 181(1): 139–150.

Mrkva, R. (1995): Škody zvěří: Lesnický naučný slovník. 2. Praha: Agrospoj. ISBN 80-7084-131-1.

Musil, I. (2003): Lesnická dendrologie 1. Jehličnaté dřeviny. ČZU, Praha: 177 s., ISBN 80-213-0992-X-2ed.).

Musil, I. (2005): Listnaté dřeviny (1) Přehled dřevin v rámci systému rostlin krytosemenných. ČZU, Praha: 82 s, ISBN 80-213-1367-6.

Musil, I., Hamerník, J. (2007): Jehličnaté dřeviny. Praha: Academia, 2007. ISBN 978-80-200-1567–9. Kapitola Modřín opadavý, s. 170.

Musil, I., Hamerník, J. (2007): Jehličnaté dřeviny: přehled nahosemenných i výtrusných dřevin. Praha, Academia, 177 p. (In Czech).

Musil, I., Hamrník, J. (2003): Lesnická dendrologie 1. Jehličnaté dřeviny. Skripta ČZU Praha. 177 s.

MZe (2022): Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2019. Ministerstvo zemědělství, 128 s.

Newton P. F., Jolliffe P. A. (1998): Assessing Processes of Intraspecific Competition within Spatially Heterogeneous Density-Stressed Black Spruce Stands. Can. J. For. Res., 28: 259–275.

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

Noss, R.F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conserv. Biol., 4: 355–364.

Novák, J., Kacálek, D., Fulín, M., Čáp, J., Beran, F., Cafourek, J., Kotrla, P., Brožovičová, K., Mačejovský, V., Bezděčková, L., Martiník, A., Špulák, O., Dušek, D., Bartoš, J., Vacek, Z., Remeš, J., Vacek, S., Vejpustková, M., Čihák, T., Fišer, P., Zeidler, A., Borůvka, V., Fadrhonsová, V., Novotný, R., Podrázský, V., Mauer, O., Houšková, K., Kupka, I., Knížek, M., Liška, J., Zahradníková, M., Fryč, D., Lorenc, F., Cukor, J. & Leugner, J. (eds.) (2023). Podpora a perspektiva jedle bělokoré v českých zemích. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v.v.i., 240 s.

Nygaard, P. H., Øyen, B. H. (2017): Spread of the Introduced Sitka Spruce (*Picea sitchensis*) in Coastal Norway. Forests, 8:24.

Ogwu, D. S., Nemesova, A., Lynch, T., Phillips, H., Hunter, A., Mac Siúrtáin, M. (2012): Site classification and growth models for Sitka spruce plantations in Ireland. For. Eco. Man., 283: 56–65.

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 [online]. 255(12): 3962–3972.

Pagan, J., Randuška, D. (1987): Atlas drevín 1 (Domáce dreviny). Obzor Bratislava. 360 s.

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.

Papaik, M. J., Canham, C. D. (2006): Multi-model analysis of tree competition along environmental gradients in southern New England forests. Ecol. Appl., 16: 1880–1892.

Paule, L. (1992): Genetika a šľachtenie lesných drevin. Bratislava, Priroda.

Peel, MC., Finlayson, BL., McMahon, TA. (2007): Aktualizovaná mapa světa podle Köppen-Geigerovy klasifikace klimatu. Hydrol. Earth Syst. Sci., 11: 1633–1644.

Penttinenn, A., Stoyan, D., Henttonen, H. (1992): Marked Point Processes in Forest Statistics. For. Sci., 38 (4): 806–824.

Peñuelas, J., Hunt, J.M., Ogaya, R., Jump, A.S. (2008): Twentieth century changes of tree-ring δ13C at the southern range-edge of Fagus sylvatica: Increasing wateruse efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. Glob. Chang. Biol. 14: 1076–1088.

Peterken, G. F. (2001): Ecological effects of introduced tree species in Britain. For. Eco. Man., 141: 31–42.

Petráš R., Košút M., Oszlányi J. (1985): Listová biomasa stromov smreka, borovice a buka. Lesnícky časopis, 31: 121–135.

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

Petrović, D.; Dukić, VD; Popović, Z.; Todorović, N. (2021): MOR a MOE srbského smrku (*Picea Omorika* Pančić/Purkyně) Dřevo z přírodních porostů. Drv. Ind., 72: 193–200.

Pfeffer, A. (1961): Ochrana lesů: vysokoškolská učebnice pro lesnické fakulty. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. Lesnická knihovna.

Piao, S., Wang, X., Ciais, P., Zhu, B., Wang, T.A.O., Liu, J.I.E. (2011): Changes in satellite-derived vegetation growth trend in temperate and boreal Eurasia from 1982 to 2006. Glob. Change Biol., 17: 3228–3239.

Pielou, E.C. (1975): Ecological diversity. New York: Wiley, pp. 165.

Pilát, A. (1964): Jehličnaté stromy a keře našich zahrad a parků. Praha, Nakladatelství ČSAV, 508 p.

Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Maugeri, M. (2008): Drought-driven growth reduction in old beech (Fagus sylvatica L.) forests of the central Apennines, Italy. Glob. Chang. Biol. 14: 1265–1281.

Podrázský, V., 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: 118–122.

Podrázský, V., Remeš, J. (2010): Effects of the species composition change on the humus form state in the forest stands on the territory of the University Training Forest at Kostelec nad Černými lesy. Zprávy lesnického výzkumu, 55: 71–77.

Podrázský, V., Remeš, J., Kratochvíl, J. (2005): Vývoj půdního chemizmu ve smrkových lesních ekosystémech na území ŠLP Kostelec nad Černými lesy. Zprávy lesnického výzkumu, 50: 198–201.

Podrázský, V. (2005): Úvod. In: Neuhöferová, P. Jedle bělokorá – 2005: European silver fir - 2005: sborník referátů: Srní, 31. 10. - 1. 11. 2005. Vyd. 1. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, 218 s. ISBN 80-213-1396-x.

Podrázský, V., Čermák, R., Zahradník, D., Kouba, J. (2013a): Production of Douglas-fir in the Czech Republic based on national forest inventory data. Journal of Forest Science, 59: 398–404.

Podrázský, V., Hejcman, M., Hejcmanová, P., Málková, J., Stonawski, J., Bednařík, J., Vacek, Z., Malík, K., Štícha, V., Bulušek, D. (2012a): Péče o lesní ekosystémy v chráněných územích ČR, Ministerstvo životního prostředí ČR, Praha.

Podrázský, V., Prknová, H. (2019): Silvicultural, production and environmental potential of the main introduced tree species in the Czech Republic. Česká zemědělská univerzita vPraze, Kostelec nad Černými Lesy, Lesnická práce, 185 p,

Pokorný, J. (1981): Smrk omorika. Lesnická práce, 60: 183–184.

Poleno, Z. (1996): Sustainble management of forests in the Czech Republic. SZN, Praha.

Poleno, Z., Vacek, S. et al. (2011): Pěstování lesů I. (2., upr. a dopl. vyd). Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o., 320 s.

Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Mikeska, M., Kobliha, J. (2007): Pěstování lesů II. Teoretická východiska pěstování lesů. Lesnická práce, s.r.o., Kostelec nad Černými lesy, 464 p.

Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Štefančík, I., Mikeska, M., Kobliha J. (2009): Pěstování lesů III. Praktické postupy pěstování lesů. Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy, 951.

Pommerennig, A. (2002): Approaches to quantifying forest structures. Forestry, 75: 305–324.

Pötzelsberger, E.; Wolfslehner, B.; Hasenauer, H. (2015): Climate change impacts on key forest functions of the Vienna Woods. Eur. J. For. Res., 134: 481–496.

Praciak, A. (2013): The CABI Encyclopedia of Forest Trees. The CABI encyclopedia of forest trees. CABI Publishing, Oxfordshire, UK, 536 p.

Pretzsch, H. (2006): Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. Allgemeine Forst Zeitschrift für Waldwirtschaft und Umweltvorsorge, 61: 1158–1159.

Pretzsch, H., Biber P. (2016): Tree species mixing can increase maximum stand density. Can. J. For. Res., 46: 1179–1193.

Pretzsch, H., Schütze, G. (2016): Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. Eu. J. For. Res., 135: 1–22.

Pretzsch, H. (1997): Analysis and modelling of spatial stand structures. Methological considerations based on mixed beech-larch stands in Lower Saxony, Forest Ecology and Management, 97: 237–253.

Pretzsch, H. (2014): Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. For. Ecol. Manage., 327: 251–264.

Pretzsch, H.; Steckel, M.; Heym, M.; Biber, P.; Ammer, C.; Ehbrecht, M.; Bielak, K.; Bravo, F.; Ordóñez, C.; Collet, C. (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. Eur. J. For. Res., 139: 349–367.

Prien, S. (1997): Wildschäden im Wald. Ökologische Grundlagen und Integrierte Schutzzmassnahmen. Parey Buchverlag. Berlin.

Průša, E. (1990): Přirozené lesy ČR. První vydání, Typologie lesů, Ekologie a ochrana přírody, Historie lesů. Ministerstvo zemědělství, a dřevozpracujícího průmyslu, Praha, ISBN 80-209-0095-5

Průša, E. (1999): Zásady hospodaření podle souboru lesních typů. ÚHUL Brandýs nad Labem, s. 592.

Průša, E. (2001): Pěstování lesa na typologických základech. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o., 593 s.

Přírodě blízké lesní hospodaření a FSC – Manuál vlastníka/správce lesa [citováno 16.4.2022] Dostupné z: http://www.czechfsc.cz/data/FSC_manual_vlasnika_web.pdf

Pyšek, P., Chytrý, M., Pergel, J., Sádlo, J. (2017): Plant invasions in the Czech Republic. In: Flora and vegetation of the Czech Republic. Springer, Cham. Plant and vegetation, 14: 339–399.

R Core Team (2019): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Reimoser, F., Gossow, H. (1996): Impackt of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural systém. Forest Ekology and Managment, 88: 107–118.

Reineke, L.H. (1933): Perfecting a stand density index for evenaged forests. Journal of Agricultural Research, 46: 627–638.

Reininger, H. (1992): Ziestarkennutzung oder die Plenterung des. Altersklassenwaldes. Funfte Aufgabe. Oster. Agrarwerlag.

Remeš, J., Kozel, J. (2006): Structure, growth and increment of the stands in the course of stand transformation in the Klokočná Forest Range. Journal of Forest Science, 52: 573–546.

Remeš, J., Pulkrab, K., Bílek, L., Podrázský, V. (2020): Economic and production effect of tree species change as a result of adaptation to climate change. Forests, 11: 431.

Remeš, J. (2008): Pěstování lesů II: podklady pro cvičení. Praha: Česká zemědělská univerzita, 1–98. ISBN 978-80-213-1787-1.

Remeš, J., Bílek, L., Novák, J., Vacek, Z., Vacek, S., Putalová, T. (2015): Diameter increment of beech in relation to social position of trees, climate char acteristics and thinning intensity. J. For. Sci., 61: 456–464.

Ripley, B. D. (1977): Modelling spatial patterns (with discussion). J. Roy. Statist. Soc. B., 39: 172–212.

Ripple, W. J., Beschta, R. L. (2007): Restoring Yellowstone´s aspen with wolves. Biological Conservation, 138: 514–519.

Roček, I. (2015): Produkty lesních ekosystémů. ISBN 978-80-213-2553-1.

Rosvall, O., Jansson, G., Andersson, B., Ericsson, T., Karlsson, B., Sonesson, J. (2001): Genetiska vinster i nuvarande och framtida fröplantager och klonblandningar. Redogörelse, 1. Skogforsk, Uppsala.

Rozman, A., Diaci, J., Krese, A., Fidej, G., Rozenbergar, D. (2015): Forest regeneration dynamics following bark beetle outbreak in Norway spruce stands: 78 Influence of meso-relief, forest edge distance and deer browsing. Forest Ecology and Management, 353: 196–207.

Ruiz-Peinado R., Pretzsch H., Löf M., Heym M., Bielak K., Aldea J., Barbieto I., Brazaitis G., Drössler L., Godvod K. (2021): Mixing effects on Scots pine (Pinus sylvestris L.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) productivity along a climatic gradient across Europe. For. Eco. Man., 482: 118–834.

Řezníčková, J.; Bezděčková, L.; Procházková, Z. (2010): Cone collection and processing, storing, pre-sowing treatment and quality of European silver fir (*Abies alba*) seeds: A literature review. Rep. For. Res., 55 (3): 180–186.

Saniga, M., Kralovič, Š. (2009): Počiatočné fázy prirodzenej obnovy buka v skupine lesných typov Fagetum pauper v Malých Karpatoch. Acta Facultatis forestalis Zvolen, 51: 29–42.

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 Hroncokovský Grún. J. For. Sci., 54: 497–508.

Saniga, M., Schütz, J.P. (2001): Dynamik des Totholzes in zwei gemischten Urwäldern der Westkarpaten im pflanzengeographischen Bereich der Tannen Buchen und der

Buchenwälder in verschiedenen Entwicklungsstadien. Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen 152: 407–416.

Sarris, D., Christodoulakis, D., Korner, C. (2011): Impact of recent climatic change on growth of low elevation eastern Mediterranean forest trees. Clim. Change, 106: 203–223.

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Reyer, CP (2017): Narušení lesního porostu v důsledku klimatických změn. Nature climate change , 7 (6): 395–402.

Senn, J., Suter, W. (2003): Ungulate browsing on silver fir (Abies alba) in the Swiss Alps: beliefs in search of supporting data. For. Ecol. Manage., 181(1): 151–164.

Shannon C.E. (1948): A mathematical theory of communications. Bell. Syst. Techn. J., 27: 379–423.

Schmitz, O. J., Grabowski, J H., Peckarsky, B. L., Preisser, E. L., Trussell, G. C., Vonesh, J. R. (2008): From individuals to ekosystém function: Toward an ingration of evolutionary and ekosystém ekology. Ecology, 89: 2436–2445.

Schröder, W. (1982): Rotwild-Wintergatter. Auswirkungen und Erfahrungen. Mitt. Wildforsch. (27): 1–2.

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. (2011): Výběrné hospodářství a jeho různé formy: skripta k přednáškám Pěstění lesa II a Pěstění lesa IV. Lesnická práce.

Schütz, J.P., Götz, M., Schmid, W., Mandallaz, D. (2006): Vulnera- bility of spruce (Picea abies) and beech (*Fagus sylvatica*) forest stands to storms and consequences for silviculture. Eur. J. For. Res. 125: 291–302.

Schwartz, O. (1997): Rekonstrukce lesních ekosystémů Krkonoš. Provozní příručka. Vrchlabí, Správa KRNAP, 174 s.

Schwarz, O., Vacek, S., Simon, J. (2006): Dálkový průzkum země jako podklad pro tvorbu alternativního managementu lesních ekosystémů Krkonoš [online] 2006. [cit. 1.8.2022] Dostupné z: https://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/p2006/3_08_n103.pdf

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

Siegel, S., Castellan, Jr. N.J. (1988): Nonparametric statistics: for the behavioral sciences. 2nd ed. New York, NY, Mcgraw-Hill Book Company: 399 s.

Skoták, V., Drimaj, J., Kamler, J. (2021): Evaluation of damage to forest tree plantations by wild boar in the Czech Republic. Human-Wildlife Interactions, 15(1): 66–73.

Slanař, J., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Cukor, J., Štefančík, I. (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.

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. Cent. Eur. For. J., 63(4): 213–225.

Slavík, B. (1997): Květena České republiky 1. 2. vyd. Praha: Academia, 1997. ISBN 80-200-0643-5.

Slávik, M. (2004): Lesnická dendrologie pro bakalářské studium Hospodářská a správní služba v lesním hospodářství. ČZU Praha, FLE, 80 s.

Slávik, M. (2021): Prevádzkovo využiteľné dreviny lesnického arboreta Kysihýbel. Národné lesnícké centrum-Lesnícký výzkumný ústav Zvolen. Smrekovec opadavý, S. 42–43.

Slávik, M., Bažant, V. (2016): Dřevařská dendrologie I. Dřeviny nahosemenné – Gymnospermophytae. ČZU, FLD Praha, 107 s.

Slodičák, M. (2005): Lesnické hospodaření v Jizerských horách. Hradec. Králové, Lesy České republiky; Jíloviště-Strnady, VÚLHM, 232 p.

Sloup, M. (2007): Škody zvěří na lesních porostech. Lesnická práce – nakladatelství a vydavatelství. 2007.

Spathelf, P., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M., Campioli, M., Dobrowolska, D. (2014): Climate change impacts in European forests: the expert views of local observers. Ann. For. Sci., 71: 131–137.

Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, M. (1996): Growth Trends in European Forests – Studies from 12 Countries. European Forest Institute Research Report; no. 5. Springer, Berlin.

Spittlehouse, D. L.; Stewart, R. B. (2003): Adaptation to climate change in forest management. Journal of ecosystems and management, 4(1): s. 1–11.

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.

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. ISBN 80-07-00268-5.

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. Lesnický Časopis, 57(4): 269–277.

Štícha, V., Kupka, I., Zahradník, D., Vacek, S. (2010): Influence of micro-relief and weed competition on natural regeneration of mountain forests in the Šumava Mountains. J. For. Sci., 56: 218–224.

Švarc, J. (1981): Ochrana proti škodám působeným zvěří. SZN, Praha.

Švec, O., Bílek, L., Remeš, J., Vacek, Z. (2015): Analysis of operational approach during forest transformation in Klokočná Range, Central Bohemia. J. For. Sci., 61: 148–155.

Švestka, M. (1996): Praktické metody v ochraně lesa, Praha: Silva Regina.

Thomasius, H. (1992): Prinzipien eines őkologish orientierten. Waldbaus. Dauerwald, 7: 2–21.

Thompson, D., Harrington, F. (2005): Sitka Spruce (*Picea sitchensis*). In: Jain, S. M., Gupta, P. K. (eds.): Protocol for Somatic Embryogenesis in woody Plants. Netherlands, Springer.

Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O., Henne, P., Steinacher, M., Untenecker, J., Vescovi, E., Allen, J., Carraro, G., Conedera, M. (2013): The past ecology of Abies alba provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. Ecol. Monogr., 83: (4), 419–439.

Topka, J. (2003): Zalesňování zemědělských půd a vyhotovení projektu. Lesnická práce, 7: 350–352.

Trotsiuk V., Hobi, M.L., Comarmmot 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, 10: 4.

ÚHÚL (2007): Národní inventarizace lesů v ČR 2001–2004. Úvod, metody, výsledky. Brandýs nad Labem, ÚHÚL Brandýs nad Labem: 222 s.

Ulbrichová, I., Remeš, J., Zahradník, D. (2006): Development of the spruce natural regeneration on mountain sites in the Šumava Mts. J. For. Sci., 52(10): 446–456.

Úradníček, L. (2009): Dřeviny České republiky. 2. přepracované vydání. Kostelec nad Černými lesy. Lesnická práce, s.r.o., 2009. 367 s.

Úradníček, L., Chmelař, J. (1995): Dendrologie lesnická. 1. část. Jehličnany (Gymnospermae). MZLU, Brno: 130 s, 1995.

Vacek, Z., Cukor, J., Linda, R., Vacek, S., Šimůnek, V., Brichta, J., Gallo, J., Prokůpková, A. (2020): Bark stripping, the crucial factor affecting stem rot development and timber production of Norway spruce forests in Central Europe. For. Eco. Man., 474: 118–360.

Vacek, Z., Prokůpková, A., Vacek, S., Bulušek, D., Šimůnek, V., Hájek, V., Králíček, I. (2021b): Effect of Norway spruce and European beech mixing in relation to climate change: Structural and growth perspectives of mountain forests in Central Evrope. Forest Ecology and Management, 488: 119019.

Vacek, Z., Vacek, S. (2022): Škody okusem jako klíčový faktor ovlivňující dynamiku lesa. In: Cukor J., Vacek Z. (eds.): Dopady vlivu zvěře na lesní ekosystémy: Komplexní pohled a možnosti řešení. 19. 5. 2022, Krajský úřad Plzeňského kraje, Škroupova 18, Plzeň, Česká lesnická společnost, z.s. 7–19.

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: 117–353.

Vacek, Z., Vacek, S., Eşen, D., Yildiz, O., Král, J., Gallo, J. (2020): 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, S. (1990): Analýza autochtonních smrkových populací na strmé stráni v Krkonoších. Opera Corcontica, 27: 59–103.

Vacek, S. (2009): Zakládání a stabilizace lesních porostů na bývalých zemědělských a degradovaných půdách. Lesnická práce,s.r.o., Kostelec nad Černými lesy, 792 s..

Vacek, S., Lokvenc, T., Balcar, V., Henžlík, V. (1994): Forest regeneration and stabilization in the Sudeten mountain regions. In: Paschalis, P., Zajaczkowski, S. (ed.): Protection of forest ecosystems, selected problems of forestry in Sudety Mts. Warszawa, Biuro GEF, p. 93–119.

Vacek, S., Matějka, K. (2010): Health status of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. Journal of Forest Science, 56(11): 555–569.

Vacek, S., Matějka, K. (2010): State and development of phytocenoses on research plots in the Krkonoše Mts. forest stands. J. For. Sci., 56: 505–517.

Vacek, S., Podrázský, V., Pelc, F. (1996): Ekologické poměry, skladba a management komplexu Jizerskohorských bučin. Lesnictví, 42(1): 20–34.

Vacek, S., Remeš, J., Vacek, Z., Bílek, L., Štefančík, I., Baláš, M., Podrázský, V. (2018): Pěstování lesů. Česká zemědělská univerzita.

Vacek, S., Simon, J., Remeš, J. (2007): Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. 1. vyd. Zlín: Lesnická práce, s. r. o., 2007. 447 s. ISBN 978-80-86386–99-7

Vacek, S., Simon, J., Remeš, J., Podrázský, V., Minx, T., Mikeska, M., Malík, V., Jankovský, L., Turčány, M., Jakuš, R., Schwarz, O., Kozel, J., Valenta, M., Lička, D., Hlásný, T., Zúbrik, M., Krejčí, F., Třešňák, J., Hofmeister, Š. (2007): Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů, Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.

Vacek, S., Vacek, Z., Bílek, L., Nosková, I., Schwartz, O. (2010): Structure and development of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. J. For. Sci., 56 (11): 518–530.

Vacek, S., Vacek, Z., Cukor, J., Podrázský, V., Gallo, J. (2022): Pinus contorta Douglas ex Loudon and climate change: A literature review of opportunities, challenges, and risks in European Forests. Journal of Forest Science, 68: 329–343.

Vacek, S., Zingari, P. C., Jeník, J., Simon, J., Smejkal, J., Vančura, K. (2003): Mountain forests of the Czech Republic. Prague: Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 320 p.

Vacek, S., Podrázský, V. (2006): Přírodě blízké lesní hospodářství v podmínkách střední Evropy Vydavatel: Česká zemědělská univerzita v Praze, ISBN 80-213-1561-X

Vacek, Z. (2017): Structure and dynamics of spruce-beech-fir forests in Nature Reserves of the Orlické hory Mts. in relation to ungulate game. Cent. Eur. For. Jour., 63:(1): 23–34.

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, p. 206–212.

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, Cent. Sud. For., 5(11): 2929–2946.

Vacek, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Baláš, M. (2020): Lesní ekosystémy a jejich management. V Praze: Česká zemědělská univerzita v Praze. ISBN 978-80-213-3059-7.

Vacek, S., Vacek, Z., Bulušek, D., Bilek, 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 (2): 81–102.

Vacek, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Bílek, L., Štefančík, I., Moser, W. K., Bulušek, D., Král, J., Remeš, J., Králček, I. (2015b): Effect of tree layer and microsite on the 86 variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. Pol. J. Eco., 63 (2): 233–246.

Vacek, Z., Vacek, S., Prokůpková, A., Bulušek, D., Podrázský, V., Hůnová, I. (2020): Long-term effect of climate and air pollution on health status and growth of Norway spruce peaty forests in the Black Triangle region. Dendrobiology, 83:1–19.

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. Cent. Eur. For. Jour., 65:(2), 129–144.

Vacek, Z., Cukor, J., Vacek, S., Podrázský, V., Linda, R., Kovařík, J. (2018): Lesní biodiverzita a produkční potenciál posttěžební krajiny: Rozhodnout se pro zalesňování, nebo to ponechat samovolnému rozvoji? Cent. Eur. Pro. J., 64: 116–126.

Vacek, Z, Linda, R., Čukor, J., Vacek, S., Šimůnek, V., Gallo, J., Vančura, K. (2021): Borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.), vhodný průkopnický druh pro zalesňování rekultivací? Pro. Ecol. Manag., 485: 118–951.

Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J. (2023): European forests under global climate change: Review of tree growth processes, crises and management strategies. J. Environ. Manag., 332: 117–353.

Vacek, Z., Cukor, J., Vacek, S., Gallo, J., Bažant, V., Zeidler, A. (2023b). Role of black pine (Pinus nigra JF Arnold) in European forests modified by climate change. Eu. Jour. For. Res., 142: (6), 1239–1258.

Vala, Z. (2011): Efektivita přezimovacích obůrek pro jelení zvěř. Myslivost [online]. Praha, 2011(4) [cit. 2022-09-12]. Dostupné z: 82 myslivost.cz/Casopis Myslivost/Myslivost/2011/Duben---2011/Efektivita prezimovacich-oburek-pro jeleni-zver.

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.

Vicente-Serrano, S.M., Lasanta, T., Gracia, C. (2010): Aridification determines changes in forest growth in Pinus halepensis forests under semiarid Mediterranean climate conditions. Agric. For. Meteorol. 150: 614–628.

Vidaković, M. (1993): Conifers: morphology and variation. Tree Physiology, 12: 319.

Viewegh, J., Kusbach, A., Mikeska, M. (2003): Czech forest ecosystem classification. Jour. For. Sci., 49: 74–82.

Vitasse, C. (2007): What do feld trials tell about the future use of forest reproductive material? In Climate Change and Forest Genetic Diversity: Implications for Sustainable Forest Management in Europe, Koskela, J.; Buck, A.; Teissier du Cros, E. Eds.; Bioversity International: Rome, pp. 53–69.

Vitasse, Y.; Bottero, A.; Rebetez, M.; Conedera, M.; Augustin, S.; Brang, P.; Tinner, W. (2019): What is the potential of silver fir to thrive under warmer and drier climate? Eur. J. For. Res., 138: 547-560.

Vorčák, J., Merganič, J., Saniga, M. (2006): Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. Jour. For. Sci., 52: 399–409.

Vrška, T. (2009): European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians – A developmental cycle or a linear trend induced by man? For. Eco. Man., 258: 347–356.

Vrška, T., Hort, L., Odehnalová, P., Adam, D., Horal, D. (2001): BoubÌn virgin forest after 24 years (1972-1996) - Development of tree layer. J. For. Sci., 47: 439–456.

Wagner, S., Collet, C., Madsen, P., Nakashizuka, T., Nyland, R.D., Sagheb-Talebi, K. (2010): Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects. For. Eco. Man., 259: 2172–2182.

Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A. (2002): Ecological responses to recent climate change. Nature, 416: 389–395.

Yamaguchi, D. K. (1991): A simple method for crossdating increment cores from living trees. Can. Jour. For. Res., 21: 414–416.

Zeidler, A., Borůvka, V., Brabec, P., Tomczak, K., Bedřich, J., Vacek, Z., Cukor, J., Vacek, S. (2024): Možnost využití nepůvodních smrků pro náhradu dřeva smrku ztepilého – případová studie z České republiky. Lesy, 15: 255.

Zeidler, A., Borůvka, V., Černý, J., Baláš, M. (2022): Douglas-Fir překonává většinu komerčních evropských měkkých dřev. Ind. Crop. Prod., 181: 114–828.