

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ

Katedra Pěstování lesů



**Struktura, vývoj a management smíšených porostů
nižších a středních poloh**

Disertační práce

Autor práce: Ing. Vojtěch Hájek

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

Praha 2026

ZADÁNÍ DISERTAČNÍ PRÁCE

Ing. Vojtěch Hájek

Pěstování lesa

Název práce

Struktura, vývoj a management smíšených porostů nižších a středních poloh

Název anglicky

Structure, Dynamics and Management of Mixed Stands at Lower and Middle Altitude

Cíle práce

- Získat nové poznatky o struktuře a vývoji smíšených přírodě blízkých lesních ekosystémů nižších a středních poloh s dominantním bukem lesním na trvalých výzkumných plochách (TVP), a to zejména ve smíšených suťových a roklinových lesích a v lesích silně ohrožených erozí.
- Zhodnotit strukturu a potenciál přirozené obnovy včetně zjištění limitních vlivů, které ovlivňují její zdárné odrůstání na daném území.
- Zhodnotit biodiverzitu stromového patra a přirozené obnovy ve vazbě na minulé způsoby obhospodařování lesních porostů včetně tvarů lesa.
- Posoudit vliv klimatických změn na strukturu, vývoj a ekologickou stabilitu hlavních studovaných dřevin na TVP.
- Vyhodnotit vliv klimatických faktorů (srážky, teploty) na radiální růst buku lesního a přimíšených dřevin (smrk ztepilý, jilm horský, javor klen, dub zimní).
- Porovnání produkčního potenciálu, diverzity a struktury smíšených porostů s monokulturami buku lesního.
- Zpracovat zásady přírodě blízkého managementu pro smíšené porosty nižších a středních poloh ohrožených erozí.
- Získané výsledky publikovat v časopisech s IF a v databázi Scopus.

Metodika

Pro stanovení struktury stromového patra na stávajících i nově založených TVP o velikosti 25 x 25 až 50 x 50 m bude použita technologie FieldMap. Bude zaměřena poloha všech jedinců stromového patra o výčetní tloušťce nad 4 cm a obvod koruny minimálně ve 4 směrech na sebe kolmých. U stromového patra budou též změřeny výšky stromů, výšky nasazení zelené koruny a výčetní tloušťky.

U odumřelého dřeva (tloušťka ≥ 7 cm, délka ≥ 1 m) bude zjišťována pozice, dřevina, stupeň rozkladu (pětičlenná stupnice dle Spetich et al. (2002); 1 – nenarušený kmen rozkladem, 5 – konečná fáze rozpadu) a objem dle metodiky Harmon et al. (1986).

Přirozená obnova bude na jednotlivých TVP měřena na transektech 5 x 50 m, které budou reprezentativní z hlediska obnovy. U všech jedinců o výčetní tloušťce do 4 cm budou měřeny: poloha, jejich výška, výška nasazení zelené koruny, šířka koruny a tloušťka kořenového krčku. Dále budou u přirozené obnovy hodnoceny škody zvěří (cf. Vacek et al., 2014, 2015).

U 30 úrovnňových stromů na každé TVP budou pomocí Presslerova nebozezu odebrány vývrty ve výčetní výšce (130 cm) kolmo na osu kmene po svahu.

U všech jedinců stromového patra budou na jednotlivých TVP zhodnoceny strukturální a růstové parametry, kvantita a kvalita produkce, horizontální a vertikální struktura a biodiverzita. Objem stromů bude kalkulovaný podle objemových rovnic publikovaných v práci Petráš, Pajtík (1991).

Letokruhové přírůstové série budou jednotlivě křížově datovány s využitím statistických testů v programu CDendro a vizuální revize odhalených nesrovnalostí. V dalším zpracování budou vyhodnoceny negativně významné roky (Schweingruber et al. 1990). Jednotlivé křivky budou dále standardně detrendovány v programu R (Cook, Kairiukstis, 1990).

Z detrendovaných dat bude vytvořena průměrná letokruhová série pro každou dřevinu a TVP. Následně budou vyhodnoceny korelace těchto sérií s historickými měsíčními úhrny srážek a teplot, za použití programu DendroClim (Biondi, Waikul 2004).



Doporučené zdroje informací

- BIONDI F., WAIKUL K. (2004) Dendroclim (2002): AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. *Computers and Geosciences* 30: 303–311.
- COOK E. R., KAIRIUKSTIS L. A. (1990): *Methods of Dendrochronology – Applications in the Environmental Sciences*. Kluwer Academic Publisher and International Institute for Applied Systems Analysis, Dordrecht, Boston, London, 394 s.
- FABRIKA M., ĎURSKÝ J. (2005) *Stromové růstové simulátory*. EFRA, Zvolen.
- HARMON M.E., FRANKLIN J.F., SWANSON F.J., SOLLINS P., GREGORY S.V., LATTIN J.D., ANDERSON N.H., CLINE S.P., AUMEN N.G., SEDELL J.R., LIENKAEMPER G.W., CROMACK K.Jr., CUMMINS K.W. 1986. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133–302.
- KNIBBE B. (2007) PAST4: personal analysis system for treering research, Version 4.2. SCIAM, Vienna, Austria.
- PETRÁŠ, R., PAJTÍK, J., 1991. Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis*, 37:49-56.
- SCHWEINGRUBER, F. H., ECKSTEIN, D., SERRE-BACHET, F., BRAKER, O. U. (1990): Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia* 8:8–38.
- SPETICH A.M., LIECHTY H.O., STANTURF J.A., MARION D.A., LUCKOW K., MEIER C.E., GULDIN J.M. 2002. Coarse woody debris of a prerestoration shortleaf pine-bluestem forest. In: *Proceedings of the elev–enth biennial southern silvicultural research conference*. Outcalt, K. W., (ed.). General Technical Report. SRS-48. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station.
- VACEK S, BULUŠEK D, VACEK Z, BÍLEK L, SCHWARZ O, SIMON J, ŠTÍCHA V (2015) The role of shelterwood cutting and protection against game browsing for the regeneration of silver fir. *Austrian Journal of Forest Science* 132: 81–102.
- VACEK, 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.

Předběžný termín

2025/26 ZS – FLD – SDZ

Vedoucí práce

prof. RNDr. Stanislav Vacek, DrSc.

Garantující pracoviště

Katedra pěstování lesů

Elektronicky schváleno dne 12. 01. 2026

doc. Ing. Lukáš Bílek, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 12. 01. 2026

prof. Ing. Jiří Remeš, Ph.D.

Předseda oborové rady

Elektronicky schváleno dne 15. 01. 2026

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 27. 01. 2026

1906

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma „Struktura, vývoj a management smíšených porostů nižších a středních poloh“ vypracoval samostatně na základě konzultací se školitelem a s použitím literárních pramenů, které náležitě cituji.

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

V Praze dne 1. ledna 2026

Ing. Vojtěch Hájek

„Do lesa jdu, abych ztratil mysl a našel svou duši.“

John Muir

Poděkování

Tímto bych chtěl poděkovat zejména vedoucímu mé práce prof. RNDr. Stanislavu Vackovi, DrSc. za cenné konzultace a rady při zpracovávání práce i za poskytnutí starších dat o struktuře, vývoji a managementu smíšených porostů nižších a středních poloh v ČR.

Abstrakt

Druhové složení spolu s prostorovou a věkovou strukturou tvoří hlavní atributy lesních ekosystémů. Práce vychází z výzkumu zaměřeného na strukturu a vývoj smíšených porostů nižších a středních poloh se zaměřením na suťové lesy. Tyto lesy s velkým množstvím chráněných rostlin a volně žijících živočichů jsou vážně ohroženy klimatickými změnami v důsledku častějších epizod dlouhodobého sucha a klimatických extrémů. Práce se komplexně zaměřuje na strukturu, vývoj a dosavadní management suťových lesů a lesů ohrožených introskeletovou erozí v chráněné krajinné oblasti (CHKO) Broumovsko, v Národní přírodní památce (NPP) Medník, Krkonošském národním parku, v Národní přírodní rezervaci (NPR) Karlštejn – Doutnáč a v Krušných horách. Hlavním cílem práce bylo (A) získat detailní poznatky o struktuře a vývoji smíšených, přírodě blízkých lesních ekosystémů nižších a středních poloh a (B) zpracovat podklady pro stanovení zásad přírodě blízkého managementu těchto lesů. Dílčími předpoklady k dosažení těchto cílů bylo 1) zhodnotit stav přirozené obnovy, včetně škod zvěří, 2) zhodnotit biodiverzitu lesních ekosystémů včetně bylinného patra a 3) posoudit vliv klimatických změn v kontextu radiálního růstu zájmových dřevin. Za tímto účelem došlo k opakované inventarizaci struktury lesa v předmětných lokalitách a k rozsáhlému dendrochronologickému šetření. Studie představuje souhrnný záznam dynamiky lesů ovlivněných změnami v hospodaření a globálními klimatickými změnami. Z výsledků práce vyplývá, že struktura a dynamika lesa je v zájmových lokalitách významně ovlivňována zvěří. Největší škody okusem byly zjištěny u obnovy jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.), jilmu horského (*Ulmus glabra* Huds.) a jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia* L.). Výsledky studie dále dokumentují změny biodiverzity v závislosti na změnách hospodaření za posledních více než 55 let. Při převodu tvaru lesa nízkého na vysoký se biodiverzita signifikantně snížila. Při srovnání celkové diverzity lesů ponechaných samovolnému vývoji a lesů obhospodařovaných přírodě blízkým způsobem nebyly nalezeny významné rozdíly. Výsledky však potvrzují mimořádnou zranitelnost lesů rostoucích na extrémních stanovištích ve srovnání s lesy rostoucími v ekologickém optimu. Výrazná růstová minima a variabilita včetně vývoje růstu jednotlivých dřevin dokumentují vyšší zranitelnost dřevin rostoucích na extrémnějších stanovištích z hlediska sklonu, hloubky a skeletovitosti půdního profilu na suťových stanovištích. Z hlediska dendrochronologie, nejvyšší sensitivita na znečištění ovzduší a klimatické faktory byla zjištěna zejména u smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst.). Na druhou stranu, vysokou resistenci na změnu klimatu a klimatické extrémy dokládá javor klen (*Acer pseudoplatanus* L.). Z pěstebního hlediska smíšené porosty dosahovaly výrazně vyšší porostní

zásoby, diverzity a stability oproti monokulturám. Závěrem: je důležité se zaměřit na podporu těchto ohrožených suťových stanovišť obhospodařovaných přírodě blízkými způsoby pěstování lesů, včetně tvorby porostních směsí, na harmonizaci pěstebního a mysliveckého managementu a vnášení odolných dřevin v kontextu změny klimatu.

Klíčová slova: suťové lesy, biodiverzita lesních ekosystémů, dendrochronologie, globální klimatická změna, přirozená obnova, škody zvěří

Abstract

Species composition together with spatial and age structure represents the principal attributes of forest ecosystems. This dissertation is based on research focused on the structure and development of mixed forests in lowland and mid-elevation areas, with particular emphasis on scree forests. These forests, characterized by a high occurrence of protected plant species and wildlife, are severely threatened by climate change as a result of increasingly frequent episodes of prolonged drought and climatic extremes. The study provides a comprehensive assessment of the structure, development, and historical management of scree forests and forests endangered by introkeletal erosion in the Broumovsko Protected Landscape Area, the Medník National Natural Monument, Krkonoše National Park, the Karlštejn–Doutnáč National Nature Reserve, and the Ore Mountains. The main objectives of the dissertation were (A) to obtain detailed knowledge of the structure and development of mixed, close-to-nature forest ecosystems in lowland and mid-elevation regions and (B) to provide a scientific basis for defining principles of close-to-nature forest management for these ecosystems. To achieve these objectives, the study aimed to assess the status of natural regeneration, including damage caused by ungulate browsing, evaluate forest ecosystem biodiversity including the herb layer, and analyse the effects of climate change in the context of radial growth of selected tree species. For this purpose, repeated inventories of forest structure were conducted at the study sites, complemented by extensive dendrochronological analyses. The study represents a comprehensive record of forest dynamics influenced by changes in management practices and global climate change. The results indicate that forest structure and dynamics at the investigated sites are significantly affected by ungulate game, with the most severe browsing damage observed in the natural regeneration of silver fir (*Abies alba* Mill.), wych elm (*Ulmus glabra* Huds.), and rowan (*Sorbus aucuparia* L.). The findings further document changes in biodiversity associated with shifts in forest management over the past more than 55 years, showing a significant decline in biodiversity following the conversion from coppice to high forest, while no significant differences were detected when comparing the overall diversity of forests left to spontaneous development with those managed using close-to-nature silvicultural approaches. The results nevertheless confirm the exceptionally high vulnerability of forests growing on extreme sites compared to forests located under ecologically optimal conditions, as reflected by pronounced growth minima and increased variability, including species-specific growth trajectories, which indicate a higher susceptibility of trees growing on steep slopes with shallow and highly skeletal soils on scree substrates. From a dendrochronological perspective,

the highest sensitivity to air pollution and climatic factors was detected in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.), whereas sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) exhibited high resistance to climate change and climatic extremes. From a silvicultural standpoint, mixed forest stands achieved substantially higher stand volume, diversity, and stability compared to monocultures. This highlights the importance of supporting these threatened scree forest habitats through close-to-nature forest management practices, including the establishment of appropriate tree species mixtures, harmonization of silvicultural and game management, and the introduction of resilient tree species in the context of ongoing climate change.

Keywords: scree forests, biodiversity, dendrochronology, global climatic change, natural regeneration, game damage

Obsah

1.	Úvod.....	16
2.	Cíle práce	19
3.	Rozbor problematiky	21
3.1.	Smíšené lesy.....	22
3.2.	Obecná charakteristika suťových lesů v ČR.....	25
3.3.	Struktura, produkce a management suťových lesů	26
3.4.	Strukturální a druhová diverzita suťových lesů	28
3.5.	Přírozená obnova	31
3.6.	Ekologická omezení a rizika suťových lesů.....	33
3.6.1.	Škody zvěří.....	33
3.6.2.	Klimatická změna.....	35
3.6.3.	Ostatní faktory (hmyzí škůdci, houbové patogeny, eroze).....	36
4.	Materiál a metodika.....	38
4.1.	Charakteristika zájmových území	38
4.1.1.	NP Krkonoše	38
4.1.2.	CHKO Broumovsko (včetně EVL Kozínek).....	40
4.1.3.	Krušné hory	43
4.1.4.	Medník	44
4.1.5.	Doutnác (NPR Karlštejn, CHKO Český kras)	45
4.2.	Sběr dat.....	48
4.2.1.	Stromové patro	48
4.2.2.	Přírozená obnova.....	48
4.2.3.	Fytcenologie	49
4.2.4.	Dendrochronologie.....	49
4.3.	Analýza dat.....	50
4.3.1.	Diverzita a produkce	50
4.3.2.	Dendrochronologie.....	51
4.3.3.	Statistické analýzy.....	52
5.	Výsledky	53
5.1.	Přehled publikovaných prací	53
5.2.	Tematický okruh 1: Diverzita a struktura smíšených lesních ekosystémů v kontextu klimatické změny	54
5.2.1.	Článek 1: Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years	54
5.2.2.	Článek 2: Mixed forests as a strategy for climate change adaptation: the future of silviculture management in the Ore Mountains	72

5.3. Tematický okruh 2: Vliv klimatických faktorů a managementu na radiální růst a dynamiku smíšených lesů.....	87
5.3.1. Článek 3: Dynamics of mixed lowland forests in Central Bohemia over a 20-year period.....	87
5.3.2. Článek 4: Effect of Climate Change on the Growth of Endangered Scree Forests in Krkonoše National Park (Czech Republic)	103
5.3.3. Článek 5: Effects of environmental factors and management on dynamics of mixed calcareous forests under climate change in Central European lowlands	130
5.3.4. Článek 6: Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe	154
6. Diskuse.....	171
6.1. Tematický okruh 1: Diverzita a struktura smíšených lesních ekosystémů v kontextu klimatické změny	171
6.1.1. Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years	171
6.1.2. Mixed forests as a strategy for climate change adaptation: the future of silviculture management in the Ore Mountains	175
6.2. Tematický okruh 2: Vliv klimatické změny a managementu na růst, stabilitu a adaptační potenciál smíšených lesů.....	178
6.2.1. Dynamics of mixed lowland forests in Central Bohemia over a 20-year period	178
6.2.2. Effect of Climate Change on the Growth of Endangered Scree Forests in Krkonoše National Park (Czech Republic)	180
6.2.3. Effects of environmental factors and management on dynamics of mixed calcareous forests under climate change in Central European lowlands.....	184
6.2.4. Článek 6: Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe	187
7. Doporučení a limitační rámec práce.....	191
7.1. Doporučení pro lesnickou praxi	191
7.2. Doporučení pro lesnický výzkum	192
7.3. Limitační rámec práce	193
8. Závěr	195
9. Literatura.....	198

Seznam zkratk

- A (Pri)** – vertikální struktura
- B (J&Di)** – celková porostní diverzita
- D (Mi)** – druhová bohatost
- E (Pii)** – druhová vyrovnanost
- G (Gi)** – Giniho index
- H' (Si)** – druhová heterogenita (Shannonův index)
- K (J&Di)** – diferenciacie korun
- R (C&Ei)** – agregační index
- S (J&Di)** – vertikální diverzita
- TMd (Fi)** – tloušťková diferenciacie
- TMh (Fi)** – výšková diferenciacie
- AOPK** – Agentura ochrany přírody a krajiny ČR
- ANOVA** – analýza rozptylu (*Analysis of Variance*)
- AOT40F** – akumulovaná expozice ozonu nad prahem 40 ppb pro lesní vegetaci
- CHKO** – chráněná krajinná oblast
- ČHMÚ** – Český hydrometeorologický ústav
- DBH** – výčetní tloušťka (*Diameter at Breast Height*)
- EIV** – Ellenbergovy indikační hodnoty
- EVL** – evropsky významná lokalita
- GPS** – globální polohový systém (*Global Positioning System*)
- HSD** – test významnosti rozdílů (*Honestly Significant Difference*)
- LS** – lesní správa
- LT** – lesní typ
- NO_x** – oxidy dusíku
- NP** – národní park
- NPP** – národní přírodní památka
- NPR** – národní přírodní rezervace
- O₃** – ozon
- PCA** – analýza hlavních komponent (*Principal Component Analysis*)
- SLT** – soubor lesních typů
- SO₂** – oxid siřičitý
- TVP** – trvalá výzkumná plocha

Seznam obrázků

Obr. 1: Vertikální struktura smíšeného porostu A) před výchovným zásahem, B) po nevhodné podúrovňové probírce, která způsobuje homogenizaci struktury lesního porostu, a C) po použití vhodné probírky zaměřené na adaptaci na změnu klimatu s podporou druhové a vertikální diverzity (upraveno podle Vacek et al. 2023).

Obr. 2: Škody způsobené okusem u buku lesního (vlevo) a loupáním u smrku ztepilého (vpravo) ve smíšených lesích Krkonoš (foto: Vojtěch Hájek).

Obr. 3: Napadení jasnu ztepilého *Hymenoscyphus fraxineus* (vlevo) a buku lesního *Mikiola fagi* (vpravo) v suťových lesích Sudetské soustavy (foto: Stanislav Vacek, Vojtěch Hájek).

Obr. 4: Lokalizace trvalých výzkumných ploch 1–7 ve smíšených porostech v západních Krkonoších a průměrné měsíční hodnoty klimatických parametrů v období 1961–2019 (meteorologická stanice Harrachov, českého hydrometeorologického institutu); mapa byla vytvořena v programu ArcGIS (Esri).

Obr. 5: Lokalizace trvalých výzkumných ploch 8–12 v EVL Kozínek – CHKO Broumovsko; mapa byla vytvořena v programu ArcGIS (Esri).

Obr. 6: Interiér suťového porostu trvalé výzkumné plochy 8 v EVL Kozínek – CHKO Broumovsko (foto: Vojtěch Hájek).

Obr. 7: Lokalizace trvalých výzkumných ploch 1–20 v Krušných horách a průměrné měsíční hodnoty klimatických parametrů v období 1960–2020; mapa byla vytvořena v programu ArcGIS (Esri).

Obr. 8: Lokalizace sérií TVP 1A až 3B v NPP Medník; mapa byla vytvořena v programu ArcGIS (Esri).

Obr. 9: Lokalizace trvalých výzkumných ploch 1–6 na lokalitě Doutnáč v NPR Karlštejn v CHKO Český kras a průměrné měsíční hodnoty klimatických parametrů v období 1960–2020 (meteorologická stanice Neumětely, českého hydrometeorologického institutu); mapa byla vytvořena v programu ArcGIS (Esri).

Obr. 10: Interiér smíšeného porostu trvalé výzkumné plochy 3 na lokalitě Doutnáč v NPR Karlštejn v CHKO Český kras (foto: Vojtěch Hájek).

Seznam tabulek

Tabulka 1: Přehled základních stanovištních a porostních charakteristik trvalých výzkumných ploch 1–7 v roce 2020 v západních Krkonoších.

Tabulka 2: Přehled základních charakteristik trvalých výzkumných ploch v EVL Kozínek.

Tabulka 3: Přehled základních charakteristik trvalých výzkumných ploch 1–20 v Krušných horách v roce 2025.

Tabulka 4: Přehled základních charakteristik trvalých výzkumných ploch v NPP Medník.

Tabulka 5: Přehled základních charakteristik trvalých výzkumných ploch na lokalitě Doutnáč.

Tabulka 6: Přehled indexů diverzity porostu a jejich interpretace.

1. Úvod

Vzhledem k antropogenní změně klimatu (IPCC 2018) je zásadní pochopit, jak budou lesní ekosystémy reagovat ve vybraných zájmových územích nižších a středních poloh v ČR. Od předindustriální éry vzrostla průměrná globální teplota o 0,87 °C, přičemž v současnosti teploty rostou o 0,2 °C za desetiletí (IPCC 2018). Tento trend oteplování je obzvláště patrný v Evropě, kde průměrná roční teplota za poslední desetiletí byla o 1,6 °C až 1,7 °C vyšší než předindustriální průměr (EEA 2019). Vzhledem k nárůstu průměrné teploty se předpokládá, že extrémní klimatické jevy, jako jsou vlny veder a sucha, se v nadcházejících desetiletích budou vyskytovat častěji a závažněji (Vacek et al. 2023).

Od roku 2000 Evropa již zažila osm extrémních vln veder (Orth et al. 2016; IPCC 2018; Lhotka et al. 2018, Spinoni et al. 2018; Vacek et al. 2021, 2023). S tím úzce souvisí vyšší zranitelnost lesů vůči teplejším obdobím sucha, která vedou k mnohým obavám z hlediska možné adaptace těchto lesů na probíhající klimatické změny (Breshears et al. 2005; Allen et al. 2010, 2015; Šimůnek et al. 2020, 2021, 2023; Vacek et al. 2023). Z těchto důvodů se zejména v posledním desetiletí studium smíšených porostů těší výraznému zájmu, a to díky jejich zvýšenému důrazu na ekologickou stabilitu lesních ekosystémů (Pretzsch et al. 2016; Morin et al. 2014; Coll et al. 2018) a poskytování ekosystémových služeb (Stenger et al. 2009; Conte et al. 2018) v podmínkách postupujících klimatických změn. Globální změny totiž představují hrozbu pro lesní ekosystémy a jejich funkce (Schröter et al. 2005; Anderegg et al. 2016; Sicard et al. 2016; Machar et al. 2017; Vacek et al. 2023).

Lesy ponechané samovolnému vývoji a lesy chráněných území pak mohou sloužit jako příležitost pro studium přírodních procesů (Margules, Pressey 2000; Vacek et al. 2012; Horák, Pavlíček 2013). Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) a smrk ztepilý (*Picea abies* L.) jsou dva nejdůležitější druhy středoevropských submontánních a montánních lesů (Brust et al. 2012; Leuschner, Ellenberg 2017). V lesích Sudetské soustavy pak v přirozené druhové skladbě tyto dvě dřeviny často doplňuje jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.) a lokálně také javor klen (*Acer pseudoplatanus* L.) – (Vacek et al. 2012), jak tomu bylo i v autochtonních porostech na studovaných lokalitách ponechaných samovolnému vývoji nebo obhospodařovaných přírodě blízkými postupy. Toto autochtonní dřevinné složení typické pro Hercynská pohoří je nazýváno tzv. hercynská směs (Málek 1981). Toto dřevinné složení by nám pak mělo sloužit jako určitý vzor pro přírodě blízké hospodaření, neboť pokud jsou přírodě blízké lesy svým druhovým složením a strukturou podobné přírodním lesům, tak jejich dynamika a stabilita je přírodním lesům rovněž velmi podobná (Govedar et al. 2018).

Suťové lesy střední Evropy patří k nejzranitelnějším ekosystémům v regionu (Orman et al. 2018), vzhledem k tomu je hlubší porozumění dlouhodobé dynamice a koexistenci přirozených porostů v současnosti velmi důležité, a to jak z pohledu ekologie lesa, tak i managementu a ochrany přírody (Daněk et al. 2022). Obzvláště důležité pak jsou autochtonní smíšené porosty, neboť v minulosti byl smrk a jeho monokulturní pěstování silně upřednostňováno v rámci holosečného managementu na úkor lesů smíšených (Spiecker 2000; Klopčič et al. 2017). V nižších polohách jsou suťové lesy často tvořeny smíšenými porosty složenými z dubu letního, dubu zimního, habru obecného, javoru babyky, javoru mléče, jeřábu břeku, jasanu ztepilého (Vacek et al. 2019). Na řadě míst tak byly smíšené horské lesy nahrazeny smrkovými monokulturami (Ott et al. 1997; Slodičák et al. 2005; Diaci et al. 2020) se značnými ekologickými dopady na kvalitu lesního ekosystému a biodiverzitu (Vávrová et al. 2009; Pouska et al. 2010; Grilli et al. 2016). Na studovaných lokalitách k tomuto, díky přísné ochraně daných území, sice nedošlo, avšak vlivem imisně ekologické kalamity v druhé polovině dvacátého století a poškozováním jedlových porostů korovnicí kavkazskou (*Dreyfusia normanniana*) a korovnicí jedlovou (*Dreyfusia piceae*) došlo k odumření přimíšené či vtroušené jedle. Ústup jedle právě vlivem imisně ekologické kalamity a spolupůsobením korovnice kavkazské (*Dreyfusia normanniana*) a korovnice jedlové (*Dreyfusia piceae*) pak zdokumentovali například práce Mrkva (1994) a Zubřík (1994). Negativní vliv imisního zatížení na jedli pak zhodnotila celá řada dalších prací (Dobrowolska 1998; Diaci 2011; Bošela et al. 2014; Mikulenka et al. 2020). Obdobně jako jedle pak na studovaných lokalitách často odumřel i javor klen, který pravděpodobně odumřel přirozeně stářím, přičemž jeho přirozená obnova byla potlačena dominantní masivní přirozenou obnovou buku, která lépe snáší zastínění ve spodní etáži a výrazné tlaky zvěře. K odlišným výsledkům v tomto směru, co se týče javoru klenu, dochází práce Vrška et al. (2009), která zdokumentovala naopak nárůst jedinců javoru klenu na úkor dominantního buku.

Buk i smrk vzájemně sdílejí významnou část svých přirozených areálů, ačkoliv se tyto druhy poměrně výrazně liší ve svých životních strategiích a také v dopadech na životní prostředí (Dittmar et al. 2006). Vzhledem k tomu, že buk je dřevina citlivá k pozdním mrazům, je jeho výskyt omezen vyšší nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou (Körner et al. 2016; Daněk et al. 2022), kde je naopak konkurenčně úspěšnější smrk (Leuschner, Ellenberg 2017). Smrk je se svým mělkým kořenovým systémem naopak výrazně více citlivější na sucho (Pretzsch et al. 2014; D'Andrea et al. 2022, 2023), a v nižších polohách v současnosti dochází v jeho porostech k velkoplošným disturbancím, které jsou v posledních letech na vzestupu (Nagel et al. 2017).

Navíc se do budoucna v tomto trendu nedá předpokládat nějaká výrazná změna (Usbeck et al. 2010). Na druhou stranu buk v posledních letech zaznamenal rozmach (Magri 2006; Poljanec et al. 2010; Janík et al. 2013; Fuchs et al. 2024), a to i na úkor jedle (Vrška et al. 2009; Vacek et al. 2014). Na studovaných lokalitách však jsou obě dominantní dřeviny stále poměrně vitální. Velikost stromů a jejich tvar jsou pak výsledkem působení místních podmínek životního prostředí a jak vnitrodruhové, tak i mezidruhové kompetice (Bayer et al. 2013). Přičemž velmi důležitá je vertikální struktura smíšených porostů, neboť skrze ni mohou jednotlivé druhy prokázat svou schopnost adaptovat své struktury, tak aby mohly co nejefektivněji využít zdroje a zároveň omezit konkurenta v přístupu ke zdrojům (Pretzsch 2009). Z pohledu světla jako jednoho z nejdůležitějších zdrojů má buk jako vysoce stín tolerantní dřevina (Packham et al. 2012) lepší konkurenční vlastnosti než smrk (Grundmann et al. 2011). Buk díky velmi dobré schopnosti koruny šířit se do volného prostoru v zápoji je schopný udržovat vícevrstevný zápoj, který výrazně potlačuje konkurenční dřeviny (Pretzsch, Schutze 2005; Janík et al. 2013). V souvislosti s tím strukturální diverzita smíšených porostů bývá zpravidla zkoumána pomocí struktury a plasticity koruny (Price et al. 2010; Richards et al. 2010), ačkoliv v dospělých porostech jsou tato měření značně náročná. V lesích Sudetské soustavy byly tomuto tématu věnovány již některé práce (Bulušek et al. 2016; Králíček et al. 2017; Slanař et al. 2017; Vacek et al. 2017), avšak spíše v méně diverzifikovaných porostech, které mnohdy nebyly autochtonního původu, a tak by právě tato studie měla rozšířit znalosti o vzácných autochtonních samovolně se vyvíjejících porostech či v přírodě blízkými způsoby obhospodařovaných smíšených porostech hercynské směsi.

Vzhledem k vyšší odolnosti smíšených porostů vůči globálním klimatickým změnám a zároveň k jejich zranitelnosti introskeletovou erozí na silně balvanitých a suťových stanovištích byla tato práce zaměřena na tyto lesní ekosystémy v nižších a středních polohách.

2. Cíle práce

Cílem práce je komplexně zhodnotit strukturu, vývoj a ekologickou stabilitu smíšených přírodě blízkých lesních ekosystémů nižších a středních poloh s dominancí buku lesního na trvalých výzkumných plochách. Pozornost je zaměřena zejména na specifické typy stanovišť, jako jsou suťové lesy a porosty silně ohrožené erozí, které představují ekologicky citlivé a současně málo prozkoumané ekosystémy. Práce se dále soustředí na hodnocení struktury a dynamiky přirozené obnovy, biodiverzity dřevinné složky a jejich vazeb na historické způsoby obhospodařování lesa. Významnou součástí je posouzení vlivu klimatických změn a klimatických faktorů na růst, strukturu a stabilitu hlavních dřevin, včetně analýzy radiálního růstu v kontextu klimatických faktorů. Na základě získaných poznatků jsou formulovány zásady přírodě blízkého managementu smíšených porostů a výsledky byly publikovány v mezinárodních odborných časopisech s IF. Níže jsou uvedeny konkrétní cíle disertační práce v souladu se zadáním.

Specifické cíle práce:

1. Analyzovat strukturu a vývoj smíšených přírodě blízkých lesních ekosystémů nižších a středních poloh s dominancí buku lesního na trvalých výzkumných plochách, se zvláštním důrazem na smíšené suťové a roklinové lesy a porosty silně ohrožené introskeletovou erozí.
2. Zhodnotit strukturu, dynamiku a potenciál přirozené obnovy lesních porostů, včetně identifikace hlavních limitních faktorů (škody zvěří, stanovištních podmínek, eroze a konkurence), které ovlivňují její úspěšné odrůstání a budoucí dynamiku lesa.
3. Vyhodnotit strukturální (vertikální, horizontální), druhovou (bohatost, vyrovnanost, heterogenita) a komplexní diverzitu stromového patra, přirozené obnovy a vegetace ve vztahu k historickým způsobům obhospodařování lesa a tvarům lesa, a posoudit jejich vliv na současnou strukturu a stabilitu lesních porostů.
4. Posoudit vliv probíhající klimatické změny na strukturu, vývoj a ekologickou stabilitu hlavních dřevin ve studovaných porostech, se zaměřením na jejich vitalitu, adaptační schopnosti a projevy stresu.
5. Vyhodnotit vztahy mezi klimatickými faktory (srážky, teplota, extrémní události) a radiálním růstem buku lesního a přimíšených dřevin (smrk ztepilý, jilm horský, javor klen, dub zimní) pomocí dendrochronologických analýz včetně významně negativních roků.
6. Porovnat produkční potenciál, biodiverzitu a strukturální charakteristiky smíšených porostů s bukovými a smrkovými monokulturami a zhodnotit jejich ekologickou stabilitu a dlouhodobou udržitelnost.

7. Formulovat zásady přírodě blízkého managementu smíšených lesních porostů nižších a středních poloh, zejména v oblastech ohrožených erozí, s cílem zvýšit jejich stabilitu, biodiverzitu a adaptační potenciál na probíhající klimatickou změnu.
8. Publikovat dosažené výsledky v mezinárodních odborných časopisech s impakt faktorem a v databázi Scopus, a tím přispět k rozšíření odborných poznatků o fungování a managementu přírodě blízkých lesních ekosystémů v obdobných stanovištních podmínkách ČR.

3. Rozbor problematiky

Les hraje klíčovou roli při stabilizaci klimatu a zmírňování globálních klimatických změn na Zemi (Meyfroidt, Lambin 2011). Pochopení jak a do jaké míry mohou různé postupy obhospodařování lesů modifikovat procesy, které přispívají ke zvyšování jejich ekologické stability při postupujících globálních klimatických změnách je proto základem pro zlepšení našeho porozumění vedoucího ke zmírnění klimatických změn na Zemi (Collalti et al. 2018). Globální klimatickou změnu a jí způsobené jevy, jež mají dramatické následky, potvrzuje situace v posledních 20 letech doložená velkým množstvím studií (například Konôpka 2007; Seidl et al. 2014; Vacek et al. 2023). V rámci Evropy mezi nejdramatičtější změny patří výrazná fluktuace teplot v letních obdobích, zvyšování teploty a sucha způsobující intenzivnější evapotranspiraci, jež vede ke zhoršení vodní bilance a k výskytu extrémních meteorologických jevů (FAO 2015; IPSS 2018; EEA 2019). S touto hrozbou je v lesních porostech spojen stále častější výskyt požárů, povodní, sněhových, větrných a erozních disturbancí (Vacek et al. 2023), které by mohly při současném pokračování významně ovlivnit zásobu uhlíku v lesích (Seidl et al. 2014). Porosty mohou být v důsledku oslabení náchylnější k destrukci kořenového systému houbovými patogeny, viry a bakteriemi (Allen et al. 2010).

Změny klimatu přispívají také ke zhoršení zdravotního stavu porostů, spolu s příznivými podmínkami pro populace hmyzu, zvyšujícím riziko gradace výskytu podkorního i listožravého hmyzu (Temperli et al. 2013). Z našich dřevin je nejvíce postižen smrk ztepilý. Alochtonní smrkové monokultury na stanovištích smíšených a listnatých porostů patří k ekologicky nejlabilnějším lesním ekosystémům a jejich labilita se bude v důsledku globálních klimatických změn ještě výrazně zhoršovat (Vacek et al. 2007). Ve srovnání s tím smíšené porosty mají vyšší odolnost a stabilitu při změnách klimatu (Vacek et al. 2019, 2023; Mikulenka et al. 2020). Také dochází k výrazné změně areálů dřevin spojenému s posunem lesních vegetačních stupňů (Machar et al. 2017). Na druhou stranu v simulacích vývoje porostů po zvýšení teploty při postupující klimatické změně vzrostla produkce lesů mírného pásma a Skandinávie (Lindner et al. 1997). Podobná studie pro lesy Německa naopak ukázala pokles produkce lesů v důsledku sucha při klimatické změně (Lasch et al. 2002). Tyto komplexní a nelineární interakce mezi lesy a atmosférou mohou tlumit nebo zesilovat antropogenní klimatické změny (Bonan et al. 2008). Neustále se zvětšuje množství poznatků o této problematice, jež je poměrně rozsáhlé (Lindner et al. 2014; Spathelf et al. 2014) a některé studie již potvrdily změny v růstu (Piao et al. 2011; Vacek et al. 2023), úmrtnost vlivem sucha (Allen et al. 2010), či změnu druhové distribuce směrem k listnatým dřevinám, a to zejména k dubu a buku (Machar et al. 2017).

V zájmových územích probíhají a budou probíhat velmi závažné změny struktury lesních ekosystémů, které se projevují i změnou ekologické stability a biodiverzity a často jejich snížením pod mez, která ohrožuje plnění produkčních, ekologických a environmentálních funkcí lesa (Allen et al. 2003; Raftoyannis et al. 2013; Hájek et al. 2020). Zvláště důležité proto je zachování a rozvíjení jednotlivých funkcí lesa jako předpokladu pro splnění budoucích potřeb lesních ekosystémů (Bolte et al. 2009). Tyto problémy je nutné řešit aktuálně tváří v tvář stávajícím a vznikajícím silným procesům probíhajících změn (Vacek et al. 2023). Jsou to globální fenomény a nepatří sem jen změny klimatu, ale i introdukce druhů, antropogenně vyvolané změny v biogeochemických cyklech, které ovlivňují růst (Allen et al. 2010; Vacek et al. 2023). Před lesním hospodářstvím tak stojí nelehký úkol, tj. zachování schopnosti produkce dřeva s akcentem na ekologické poměry v lesích v budoucnosti (Rist, Moen 2013). Při hledání vhodných postupů adaptivního managementu v konkrétních přírodních podmínkách je třeba vycházet ze strukturálních a vývojových poznatků z místních přírodních lesů v posledních desetiletích (Vacek et al. 2003, 2018, 2019). Jedním ze způsobů možného řešení je optimalizace pěstebních postupů smíšených porostů vázaná na dané stanovištní a porostní podmínky prostředí (Poleno et al. 2009). Předpokládá se, že porosty s vytyčenou strategií managementu budou výhledově podstatně lépe plnit ekologické, environmentální, sociální a produkční funkce lesa (Vacek et al. 2023). Výsledný lesní porost by měl mít také daleko větší rezistenci k dopadům klimatických změn, oproti lesním porostům bez této strategie.

3.1. Smíšené lesy

Smíšené lesní porosty jsou považovány za stabilnější a odolnější vůči široké škále abiotických i biotických rizik než monospecifické porosty (Vacek, Vacek 2022). Díky vyšší druhové a strukturální rozmanitosti lépe odolávají extrémním klimatickým jevům, jako jsou dlouhodobá sucha, větrné disturbance nebo kalamitní napadení škůdci (zejména hmyzími), a zároveň často poskytují vyšší ekonomickou hodnotu při trvale udržitelném hospodaření (Gamfeldt et al. 2013; Pretzsch et al. 2013). Význam smíšených porostů narůstá zejména v kontextu probíhající globální klimatické změny, kdy rostoucí frekvence klimatických extrémů vyžaduje lesní porosty s vysokou adaptační kapacitou (Seidl et al. 2014, 2016; Pardos et al. 2021). Proto je transformace monokultur na strukturálně, věkově, geneticky a zejména druhově pestřejší porosty klíčovým nástrojem adaptivního lesnického managementu (Vacek et al. 2023; Hammerová et al. 2025).

Vyšší produkční potenciál, a s tím spojená i sekvestrace uhlíku jako klíčový nástroj mitigace klimatické změny je u smíšených porostů důsledkem efektivnějšího využívání růstového prostoru a dostupných zdrojů. Různé dřeviny mají odlišné ekologické nároky a růstové strategie, což vede k nižší přímé konkurenci a lepšímu využití světla, vody a živin (Richards et al. 2010; Pretzsch et al. 2016). Významný vliv má také vertikální uspořádání porostu, vyšší hustotu stromů včetně zakmenění a větší projekční plocha korun (biologický a taxační zápoj), což umožňuje efektivnější zachycení světelné energie a zvyšuje celkovou produkci biomasy zahrnující sekvestraci uhlíku (Pretzsch et al. 2014, 2016; del Río et al. 2017). Empirické údaje potvrzují, že smíšené porosty mohou mít produkci vyšší o 11–33 % ve srovnání s monokulturami, přičemž zásoba dřeva se může lišit v rozmezí od –46 % do +138 % v závislosti na druzích dřevin a stanovišti (Pretzsch et al. 2010, 2016). Obdobně Vacek et al. (2021) z Krkonoš uvádějí, že smíšené lesy dosahovaly vyšší produkce o 8 % v porovnání se smrkovými monokulturami, až o 47 % v porovnání s bukovými monokulturami. Pozitivní efekt příměsí z nižších poloh udává i Brabec et al. (2023), smíšené porosty dosahovaly v průměru o 30 % vyšší porostní zásobu oproti monokulturám smrku či borovice. Podobné výsledky i ze smrkojedlových porostů z Jeseníků dokumentuje Vacek et al. (2022).

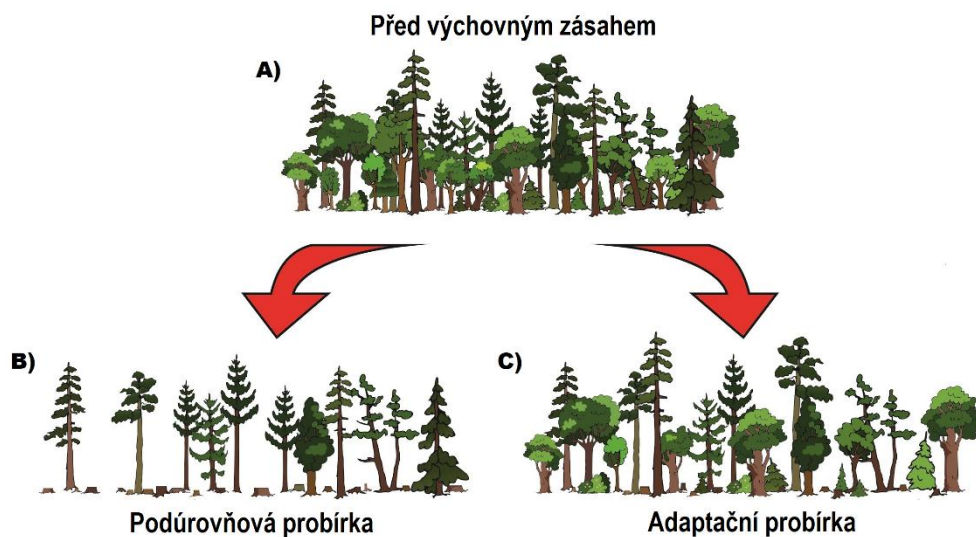
Stanovištní podmínky zásadně ovlivňují pozitivní efekt druhového smíšení (Vacek et al. 2023). Například příměs buku může zvýšit produkci smrkových porostů zejména na chudých stanovištích, zatímco příměs smrku na bohatých stanovištích podporuje produkci bukových porostů (Pretzsch et al. 2010). Počet stromů ve smíšených porostech bývá vyšší než v monokulturách, a to až o 15 %, což souvisí jak s biologickými vlastnostmi dřevin, tak s odlišnými pěstebními zásahy. Tento vyšší počet stromů dále podporuje strukturální rozmanitost porostu a zvyšuje jeho ekologickou stabilitu (Vacek et al. 2021, 2023).

Smíšené porosty mají rovněž významnou výhodu z hlediska využití vody, zejména na suchých a klimaticky exponovaných stanovištích, což nabývá na urgentnosti v kontextu klimatické změny (Vacek et al. 2023). Hluboce kořenicí dřeviny mohou čerpat vodu z hlubších půdních horizontů a uvolňovat ji do povrchových vrstev, čímž zlepšují dostupnost vody pro mělčeji kořenicí druhy (Šach, Černohous 2015). Další stabilizační faktor představuje propojení kořenů mezi stromy, které umožňuje sdílení vody a živin a zvyšuje mechanickou odolnost porostu (Poleno et al. 2009).

Optimální zastoupení jednotlivých dřevin, zejména jejich poměr, je klíčové pro maximální využití výhod smíšených porostů. I nízký podíl příměsí může významně zvýšit produkci a stabilitu porostu, pokud je druhová kombinace vhodně zvolena (Pretzsch, Forrester 2017; Vacek et al. 2023). Zastoupení jednotlivých druhů z hlediska druhové vyrovnanosti významně

ovlivňuje intenzitu mezidruhových interakcí a celkovou funkčnost porostu, přičemž vyrovnané zastoupení je považováno za nejlepší ukazatel produkčního potenciálu smíšených porostů oproti druhové bohatosti (Zhang et al. 2012; Vacek et al. 2021; Brabec et al. 2023).

Pozitivní efekty smíšených porostů však mohou být významně sníženy nevhodným hospodařením. Redukce počtu stromů na úroveň monokultur nebo odstraňování stínomilných podrostových dřevin snižuje strukturální rozmanitost a ekologickou stabilitu (Cordonnier et al. 2018; Pretzsch, Schütze 2016; Vacek et al. 2023). Naopak cílený přírodě blízký management, který podporuje druhovou a strukturální rozmanitost, udržuje přiměřenou porostní zásobu a provádí včasné zásahy, může výrazně zvýšit odolnost a produkční schopnost lesních ekosystémů v podmínkách klimatických změn (Brang et al. 2014; Vacek et al. 2020). V kontextu klimatické změny nově navržené pěstební zásahy mají za cíl optimalizovat odolnost a produktivitu porostů prostřednictvím výběru dřevin přizpůsobených klimatickým extrémům, udržení zdravotního stavu a vitality stromů, zvýšení strukturální a zejména druhové rozmanitosti, zajištění kvality dřevní hmoty, podporu přírůstu a ochranu půdy prostřednictvím zachování a vhodného rozložení korunového prostoru (Vacek et al. 2020; 2023; **Obr. 1**).



Obr. 1: Vertikální struktura smíšeného porostu A) před výchovným zásahem, B) po nevhodné podúrovňové probírce, která způsobuje homogenizaci struktury lesního porostu, a C) po použití vhodné probírky zaměřené na adaptaci na změnu klimatu s podporou druhové a vertikální diverzity (upraveno podle Vacek et al. 2023).

3.2. Obecná charakteristika suťových lesů v ČR

Stromové patro suťových lesů je druhově bohatší než u jiných typů mezofilních listnatých lesů. Převládají v něm rychle rostoucí dřeviny, jako jsou javory (*Acer platanoides* a *A. pseudoplatanus*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), lípy (*Tilia cordata* a *T. platyphyllos*), jilm horský (*Ulmus glabra*) a smrk ztepilý (*Picea abies*). V nižších nadmořských výškách jsou hojně lípy (*Tilia cordata* a *T. platyphyllos*) a často je zastoupen habr obecný (*Carpinus betulus*), zatímco v podhorských a horských oblastech lípy ustupují, převládá nejčastěji javor klen (*Acer pseudoplatanus*) a vyskytuje se i buk lesní (*Fagus sylvatica*), případně jedle bělokorá (*Abies alba*). Vzácně se v suťových lesích vyskytuje i tis červený (*Taxus baccata*). Jilmy na mnoha místech ustoupily vlivem grafiozy. Rovněž keřové patro s lískou obecnou (*Corylus avellana*), srstkou angreštem (*Ribes uva-crispa*), bezem černým (*Sambucus nigra*), bezem hroznatým (*S. racemosa*) a dalšími druhy je bohatě vyvinuto (Husová 1982; Vacek et al. 2017). V bylinném patře je málo ekologicky specializovaných druhů, spíše se vyskytují druhy přesahující z bučin, dubohabřin, údolních jasanovo-olšových luhů a vzácněji i z teplomilných doubrav. Typické je zastoupení nitrofilních druhů (např. kakost smrdutý (*Geranium robertianum*) a kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*) a druhů náročných na vlhkost např. hluchavka skvrnitá (*Lamium maculatum*) a ptačinec hajní (*Stellaria nemorum*). Jako výrazné dominanty bylinného patra se v některých porostech uplatňují stín snášející vysoké byliny; na bázemi bohatých a vlhkých půdách je to měsíčnice vytrvalá (*Lunaria rediviva*) a na hlinitých půdách ovlivněných půdotokem udatna lesní (*Aruncus vulgaris*). V suťových lesích krasových žlebů se vyskytuje vzácná kapradina jelení jazyk celolistý (*Phyllitis scolopendrium*). Na strmých horních částech svahů na vápenci se vyskytuje pěchava vápnomilná (*Sesleria caerulea*), doprovázená některými druhy teplomilných doubrav. Na balvanitých sutích je výrazně vyvinuto mechové patro (Moravec et al. 1982, 2000; Chytrý, Sádlo 1997; Chytrý et al. eds. 2010).

Suťové lesy rostou převážně na strmých svazích s výchozy skal nebo s výrazným půdotokem, v roklích, v dolních částech svahů a svahových úpatí s akumulací balvanů nebo jiného suťového materiálu (Podrázský et al. 2010; Vacek et al. 2010a). Podloží je obvykle tvořeno tvrdými horninami, a to jak silikátovými, tak vápenci. Půdy jsou mělké v okolí skalních výchozů i hluboké v dolních částech svahů a na svahových úpatích, často vlhké, nikoli však trvale zamokřené. Obsahují velký podíl skeletu, ale současně jsou bohaté živinami. Koloběh živin v suťových lesích je poměrně rychlý, protože opad lip, javorů, jilmů a jasanu je živinami bohatý a rychle se rozkládá. Suťové lesy tvoří většinou jen maloplošné porosty rozšířené od pahorkatin do horských poloh; horní hranice dosahují v nadmořských výškách kolem 800–900 m (Neuhäuslová et al. 1998; Chytrý et al. eds. 2010).

Suťové lesy se vyskytují roztroušeně převážně v pahorkatinách po celém území České republiky. Chybějí v nížinách, pánvích a dalších oblastech s plochým reliéfem, stejně jako v nejvyšších horských oblastech (Vacek et al. 2012).

Díky své vazbě na těžko přístupná stanoviště patří suťové lesy k našim nejzachovalejším přirozeným lesům (Vacek et al. 2018, Hájek et al. 2020). Jejich ohrožení těžbou nebo výsadbou nepůvodních dřevin je menší než u jiných lesních biotopů, přesto i zde se tyto vlivy projevují. V některých porostech se šíří invazní netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora*). Ochranařský management suťových lesů je často bezzásahový, jelikož se mnohdy jedná o maloplošná zvláště chráněná území a ochranné lesy (Vacek et al. 2010a, 2010b, 2012).

3.3. Struktura, produkce a management suťových lesů

Evropské lesní ekosystémy mají velmi důležitou roli jako poskytovatelé ekosystémových funkcí (Stenger et al. 2009; Conte et al. 2018), přičemž globální změny představují hrozbu pro lesní ekosystémy a jejich funkce (Schröter et al. 2005; Anderegg et al. 2016; Sicard et al. 2016). Proto pochopení dynamiky a struktury z pohledu globálních změn přírodě blízkých lesů má velký význam jak z hlediska jejich ochrany, tak i z hlediska managementu (Leuschner, Ellenberg 2017). Řada prací se pak v souvislosti s tím zaměřuje na strukturální a růstové parametry (Bolte et al. 2010; Dulamsuren et al. 2017; Feldmann et al. 2018), které jsou dobře kvantifikovatelné a z hlediska porostní dynamiky i poměrně dobře zpětně určitelné. Přírůst lesních porostů, jako jeden z hlavní růstových indikátorů, pak byl v minulých desetiletích dobře zdokumentován celou řadou prací jako zvyšující se (Spiecker 1999; Vojtíšková et al. 2004; Cole et al. 2010; Pretzsch et al. 2014a; Putalová et al. 2019; Šimůnek et al. 2020; Vacek et al. 2023). Na druhou stranu je i řada studií, které dokumentují trendy snižování růstu v několika teplejších oblastech (Bontemps et al. 2010; Rabasa et al. 2013). Obecně lze konstatovat, že tyto trendy mají celou řadu příčin, které mohou působit zároveň (Hyvönen et al. 2007; Aertsens et al. 2014; Vacek et al. 2023). Mezi základní vlivy pak lze řadit zejména klimatické změny (Gazol et al. 2015; Bošel'a et al. 2016; Kunz et al. 2018), zvýšenou koncentraci CO₂ v atmosféře (Cole et al. 2010), zvýšené depozice dusíku (Braun et al. 2010; Landuyt et al. 2018), zvýšené koncentrace troposférického ozonu (Matyssek et al. 2010) a z pohledu dynamiky porostů je důležitá i dostupnost světla (Lambers et al. 2008). Následné fyziologické reakce dřevin na tyto abiotické vlivy určují jejich přežití, distribuce a růst (Annighöfer 2018).

Je známo, že různé druhy mohou vykazovat odlišné růstové reakce v závislosti na dostupnosti zdrojů (Petritan et al. 2009; Poorter et al. 2012). Variabilní reakce se rovněž mohou projevit

v rámci jednoho druhu (Rijkers et al. 2000). Vliv klimatických faktorů na vitalitu jednotlivých druhů stromů je zpravidla demonstrativnější u okraje jejich geografického či ekologického rozmezí (Hampe, Petit 2005). Přičemž konečné důsledky klimatických změn mohou vést ke kolísání ekologických a geografických rozmezí různých druhů stromů a ke změně druhového složení (Bolte et al. 2010; Rigling et al. 2013; Vacek et al. 2023), porostní struktury (Choat et al. 2012; Wang et al. 2012), vzájemné kompetice mezi dřevinami (Bittner et al. 2010; Tylianakis et al. 2008), stability lesních porostů (Ives, Carpenter 2007; Lloret et al. 2012) či k dlouhodobým negativním dopadům na ekonomiku lesního hospodářství (Hanewinkel et al. 2013).

U buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) pak právě v hraničních lokalitách bylo zaznamenáno, pomocí produkčních indikátorů, počáteční snižování produktivity (Jump et al. 2006; Peñuelas et al. 2008). V souladu s tím byly u buku zjištěny jak zlepšující se růstové schopnosti, tak i zhoršující se v závislosti na stanovištních podmínkách lokality a nadmořské výšce (Piovesan et al. 2005; Kint et al. 2012; Di Filippo et al. 2015; Machar et al. 2017; Vacek et al. 2023). Do budoucna pak lze předpokládat pokračující změny, kdy se budou dále zvyšovat závažnosti a frekvence horkých a suchých let (Beniston 2004; Bindoff et al. 2013; Vacek et al. 2023), což pro buk v lesích střední Evropy může mít poměrně závažné následky (Gessler et al. 2007; Dulamsuren et al. 2017; Fuchs et al. 2025), zejména v důsledku jeho citlivosti na nedostatek půdní vlhkosti (Ellenberg et al. 1992; Roibu et al. 2017). Některé studie pak prokázaly, že ve smíšených bukových lesích s dubem, lípou, javorem a habrem, byl vlivem klimatických změn nejvýrazněji snížen přírůst právě u buku (Cavin et al. 2013; Zimmermann et al. 2015). Při detailnějším zaměření se na přírůst je pak patrný výrazný pozitivní vliv srážek ve vegetačním období (zejména od května do července) a naopak negativní vliv vysokých teplot ve vegetačním období a také v předcházejícím létě (Scharnweber et al. 2011; Hacket-Pain et al. 2016). Ještě závažnější vliv na vitalitu stromů mají opakovaná sucha, která se projevují významnou redukcí růstu (Lévesque et al. 2016) nebo dokonce odumíráním stromů (Allen et al. 2010).

Vzhledem k výše uvedenému je z pohledu větší odolnosti porostů ke klimatickým změnám žádoucí podporovat smíšené lesní porosty, které jsou považovány za odolnější jak proti disturbancím, tak i extrémním událostem. Oproti porostům nesmíšeným (Griess et al. 2012; Pretzsch et al. 2013a; Yurtseven et al. 2018), mohou poskytovat lepší ekosystémové funkce (Gamfeldt et al. 2013; Brassard et al. 2013) a zvýšenou produktivitu, která je zapříčiněna zejména komplexnějším využitím stanoviště (Morin et al. 2011; Forrester, Albrecht 2014; Vacek, Vacek 2022; Vacek et al. 2023). Proto některé studie naznačují, že produkce lesních porostů bude do budoucna pravděpodobně záviset na jejich druhové skladbě a struktuře lesa

(Coomes et al. 2014; Vacek et al. 2014; Vacek et al. 2023). V souladu s tímto trendem již na řadě míst v Evropě dochází k přeměnám smrkových monokultur na stabilnější smíšené různověké porosty s výrazným zastoupením buku (Knoke et al. 2008; Pretzsch et al. 2014a), který poskytuje v současné době ve středoevropských oblastech postižených chřadnutím smrku vysoký reprodukční a produkční potenciál, s poměrně širokou ekologickou valencí (Ammer et al. 2008; Kolář et al. 2017). Jedna z urgentních výzev současného lesního hospodářství pod tlakem pravděpodobného snížení zastoupení ekonomicky nejvýznamnějších druhů dřevin (cf. Hanewinkel et al. 2013), je totiž nalezení vhodných ekologických a ekonomických trvale udržitelných způsobů hospodaření (Bolte et al. 2009; Vitali et al. 2017). Tyto strategie by měly podporovat schopnost lesů přizpůsobit se změnám klimatu (Linder 2000; De Dios et al. 2007) a vytvářet odolnější ekosystémy (Biggs et al. 2012), které budou mít větší rezistenci proti vnějším vlivům v kombinaci s rychlejším návratem do původního předdisturbančního stavu (Rammer, Seidl 2015).

Hospodářské zásahy v suťových lesích na strmých svazích vyžadují využití specializovaných technologií vzhledem k extrémním sklonům terénu a přítomnosti suťových substrátů. Nasazení lanovkových systémů umožňuje efektivní a bezpečnou těžbu dříví a minimalizuje mechanické poškození zbylých stromů (Poleno et al. 2009). Zároveň představuje příznivější přístup z hlediska hydrologické stability, protože snižuje zhutnění půdy a narušení jejího povrchu, čímž omezuje riziko eroze. Lanovkové soustředování dříví je nicméně technicky nejnáročnější z hlediska přípravy, instalace a řízení těžebního procesu (Ottaviani Aalmo et al. 2016).

3.4. Strukturální a druhová diverzita suťových lesů

Zachování biologické rozmanitosti je významným cílem pro trvale udržitelné hospodaření v lesích (Piussi, Farrell 2000; Spiecker 2003; Machar et al. 2017; Hajek et al. 2020). Tomu odpovídá i současný trend hospodaření v Evropě podporující větší biologickou rozmanitost prostřednictvím zvýšeného využívání přirozené obnovy a tvorby většího podílu smíšených lesů (Matuszkiewicz et al. 2013; Králíček et al. 2017; Slanař et al. 2017). Podle práce Lindenmayer (2000) je porostní druhové složení jednou z nejdůležitějších částí trvalé udržitelnosti a produktivity lesních ekosystémů. Druhová skladba spolu s prostorovou a věkovou strukturou jsou hlavní atributy porostů, které vzájemně ovlivňují funkci ekosystému a zároveň jsou na sobě vzájemně závislé (Crow et al. 2002; Bulušek et al. 2016). Druhové složení porostů ovlivňuje jak lesní biotop poskytováním různého krytu, tak i mikrostanovištní podmínky a

koloběh živin v lesním ekosystému (Carvalho 2011; Vacek et al. 2015a, 2017b; Vacek, Vacek 2022).

Jak vnější, tak vnitřní vlivy, objasňující soužití dřevin ve smíšených lesích jsou předmětem zájmu a výzvou pro řadu autorů (Wilson 2011; Vacek 2014b). Mnoho těchto vlivů ještě stále není v současné době řádně prozkoumáno a zdokumentováno oproti poměrně široce zkoumaným druhovým porostním směrům ve fázi přechodného lesa (Paluch, Jastrzębski 2013). Této fázi zpravidla předchází poměrně velké disturbance, které jsou do značné míry nepředvídatelné a často mohou vést k podstatným změnám v porostní dynamice. Významné rušivé jevy působící na lesní porosty jsou velmi složité komplexy mnoha faktorů, a to jak biotických, tak abiotických (Paluch 2007). Po těchto procesech a na ně navazujících disturbancech následuje fáze přípravného lesa a na ní fáze přechodného lesa (Vacek et al. 2007). V této fázi dochází k pomalé kolonizaci druhů, které jsou citlivé na podmínky volné plochy a pouze navazují na předchozí kolonizaci stanoviště pionýrskými druhy (Poleno et al. 2011). Tato kolonizace v podstatě probíhá pod krytem pionýrských druhů (Chapman et al. 2006) a její vývojový proces je většinou pomalý a může trvat desetiletí až staletí (Matuszkiewicz et al. 2013). Tento vývojový cyklus je ovlivněn řadou omezení, a to např. omezenými možnostmi šíření rostlin (Bellemare et al. 2002), typem opadu či ekologickými a půdními podmínkami (Hermy, Verheyen 2007). Ve výsledku tento vývoj, při absenci disturbance způsobených např. větrem, ohněm či povodní, v důsledku kterých se jednotlivá vývojová stadia mohou opakovaně narušovat, vede k postupnému nahrazení světlomilných druhů dřevin dřevinami k zastínění tolerantnějšími (Petritan et al. 2012). Postupně tak vznikají porosty s poměrně bohatou strukturou. Nicméně někdy složitější strukturu může vykazovat závěrečná klimaxová fáze, ve které dřeviny podobných životních strategií soutěží o podobné zdroje v relativně nezávislých mikrostanovištních podmínkách (Szwagrzyk et al. 2012).

Samotné dřevinné složení porostů je utvářeno mnoha faktory a nároky jednotlivých druhů stromů. Tyto mechanismy pak mohou mít přímý vliv na autoregulační změny v druhovém složení a vzájemné interakce v lesních porostech (Wilson 2011; Vacek 2014b). Mezi nejvýznamnější faktory patří např. požadavky na živiny a světlo, fenologii růstu či kvetení a také dlouhodobá historie rostlinného společenstva a typu lesního hospodářství (Lindenmayer et al. 2000; Silvertown 2004; Kneewshaw, Prévost 2007; Paal et al. 2011; Lhotka 2013; Vacek, Vacek 2022). Zejména pak pěstební zásahy v minulosti často ovlivnily druhové složení daného porostu (Battles et al. 2001; Sitzia et al. 2012; Vacek et al. 2017a, 2023). Kolísání podmínek přírodního prostředí patří k dalším důležitým faktorům, zejména díky specifickému tlaku škůdců (Ammer 1996), znečištění ovzduší (Vacek et al. 2007b; Král et al. 2010) a extrémním

klimatickým jevům (Serra-Diaz et al. 2012). V posledních letech je biodiverzita a struktura lesních ekosystémů silně ovlivněna pokračujícími klimatickými změnami (Čermák et al. 2018; Vacek et al. 2019, 2023). Globální oteplování, dlouhodobá sucha, časté vichřice a požáry a sekundární houbové patogeny, kůrovec a další škůdci způsobily dramaticky změny v rozmanitosti druhů a jejich rozšíření (Iverson, Prasad 2001; Morin et al. 2018). Na druhé straně může biologická rozmanitost lesů zmírnit dopady změny klimatu (Hisano et al. 2018). Obecně platí, že lesní dřeviny mají relativně nízkou kolonizační kapacitu, a proto mají nižší konkurenceschopnost ve srovnání s druhy se širokou ekologickou amplitudou (Wulf 2003; Matuszkiewicz et al. 2013). Velmi důležitá je i dostupnost světla spojená s regeneračními procesy, které jsou úzce provázány s ekologickou adaptabilitou jednotlivých druhů a přímo tak mohou ovlivňovat vývoj lesa a konkurenční vazby mezi jednotlivými druhy (Kneeshaw, Prévost 2007; Lhotka 2013). Nicméně druhové složení však mohou ovlivňovat i mnohé jiné vlivy zatím méně prozkoumané.

Dřevinné složení přírodě blízkých porostů lze také považovat za určité vyjádření regeneračních procesů, což jsou samy o sobě jevy velice stochastické a druhová hojnost a zastoupení tak může výrazně kolísat (Vacek et al. 2007, 2012, 2013; Vacek 2017). Nicméně přirozená obnova a následné mezidruhové interakce v tomto juvenilní stadiu jsou utvářeny zejména jak příznivými mikrostanovištními podmínkami ve kterých mohou semena přežít, klíčit a vytvořit semenáčky, tak i samotnou dostupností semen (Snyder, Chesson 2004; Vacek et al. 2009; Slanař et al. 2017). Jak uvádějí Paluch, Jastrzębski (2013) produkce semen kromě přehoustlých porostů, pozitivně koreluje s počtem mateřských stromů. Paluch, Jastrzębski (2013) také prezentují tezi, že zvýšení zastoupení jednoho druhu vzhledem k jinému je jedním z faktorů, který podporuje jeho vyšší reprodukční šance. Nicméně tento předpoklad je ovlivněn ještě řadou dalších faktorů, které uvádějí v obdobných studiích mnozí další autoři. Jedná se např. o patogeny (Paluch, Stępniewska 2012), vliv býložravců (Vera 2000; Vacek et al. 2013, 2014, 2015) či dalších živočichů, kteří se semeny živí (Lucas-Borja et al. 2012). Důležité jsou i vegetační pokryv (Beckage et al. 2005), vzdálenost mezi mateřskými stromy (Packer, Clay 2003), dostupnost světla (Kunstler et al. 2005) nebo půdní vlhkost (Arrieta, Suarez 2005). Výsledné druhové složení porostů může tak být těmito podmínkami a procesy velmi výrazně ovlivněno. Z porostů jsou často vytlačovány zejména potravně atraktivní listnaté dřeviny a jedle, naopak výrazně nižší potravní atraktivita je zřejmá např. u smrku ztepilého (Vacek et al. 2014, Králíček et al. 2017; Slanař et al. 2017). Tuto myšlenku dále rozvádí Ammer (1996), který uvádí, že v převážné většině případů se zvyšuje potravní atraktivita druhu se snižujícím se podílem dřevin v přirozené obnově.

3.5. Přirozená obnova

Přirozený les jako původní biocenóza je vrcholem přírodního ekosystému, jehož složky se prostřednictvím látkové výměny velmi dlouhodobě vzájemně ovlivňují. Je to typicky komplexní systém se všemi význačnými znaky (Gratzer et al. 2004). V oblasti Sudetské soustavy představuje nejvyspělejší a nejsložitější klimaxový ekosystém, jaký zde může vzniknout a trvale se samovolně udržet (Vacek et al. 2010). Není však ukončením vývoje lesa, ale jeho trvalým pokračováním na základě vnitřních a vnějších znaků a vlivů, vyúsťujících do obecných zákonitostí (Korpeľ 1995).

Základem vývoje původních lesů je princip autoregulace (Veblen 1992). Les je totiž v našich klimatických podmínkách v podstatě jedinou vegetační formací, která je schopná trvale se udržet svými vnitřními silami a životními procesy za předpokladu, že se výrazně nezmění stanovištní a porostní podmínky (Jeník 1979). Modelovým objektem pro výzkum ekologické samostatnosti a vyrovnanosti jsou původní a přírodní lesy (Průša 1985). Přirozená lesní společenstva mají totiž jako ucelený komplex živých organismů na nejvyšší hierarchické úrovni otevřených systémů výraznou tendenci k homeostazi (Mayer, Ott 1991; Brang 2005). Ta poměrně pohotově reaguje na rušivé vlivy prostředí vytvořením specifické konstelace podmínek, znaků a složek, které jsou zárukou další existence původního či přirozeného lesa, kontinuálně navazujícího na současný stav a dosavadní vývoj ekosystémů (Paluch 2007; Šamonil, Vrška 2008).

V mírném pásmu je většina přirozených lesních porostů charakterizována smíšenou skladbou (Buchwald 2005) na rozdíl od intenzivně obhospodařovaných porostů (Peterken 1996). Počet dřevin se může u různých lesních typů lišit (Peterken 1996), ale i přirozené porosty druhově chudých bukových lesů obsahují některé přimíšené či vtroušené druhy (Czajlik et al. 2003; Vacek, Hejman 2012; Bulušek et al. 2016; Feldmann et al. 2018). Smíšené porosty mají mnoho výhod jak z hlediska ochrany přírody, tak z hlediska managementu, ačkoli účinky vysoké druhové bohatosti stromů nejsou univerzální a někdy mohou být i protichůdné (Pommerening, Murphy 2004; Vacek, Vacek 2022). Smíšené lesy si obvykle udržují vyšší biodiverzitu mnoha různých skupin lesních organismů kvůli vyšší diverzitě mikrohabitatů, možných zdrojů potravy a hostitelských druhů (Spiecker 2003; Cavard et al. 2011; Király et al. 2013). Příměsí dřevin je také možno zvýšit ekologickou stabilitu porostů proti biotickému nebo abiotickému stresu a disturbancím (Spiecker 2003; Jactel et al. 2005; Knoke et al. 2008; Králíček et al. 2017; Vacek et al. 2020). Navíc na základě globální metaanalýzy Zhang et al. (2012) zjistili, že vyšší druhová

bohatost má za následek vyšší produktivitu. Poskytuje také vyšší úroveň ekosystémových služeb (Gamfeldt et al. 2013) a může zlepšit adaptaci na změnu klimatu (Brang et al. 2014).

V rámci oblasti Sudetské soustavy je přirozená obnova často ovlivňována několika biotickými a abiotickými faktory (Peterken 1996; Vacek et al. 2014, 2019; Prokúpková et al. 2020). Geomorfologické charakteristiky, jako je nadmořská výška, expozice, sklon svahu nebo produktivita lokality silně ovlivňují reprodukci stromů (Collins, Carson 2004). Druhá skladba lesního porostu ovlivňuje druhovou bohatost a složení přirozené obnovy a spolu s porostní strukturou i nepřímo určuje mikroklimatické podmínky (Ádám et al. 2013; Kovács et al. 2017). Mezi nimi je zejména studován vliv světelných podmínek na přirozenou obnovu jednotlivých druhů a jejich směsí v daných stanovištních a porostních podmínkách prostředí (Emborg 1998; Gaudio et al. 2011; Parker, Dey 2008; Prokúpková et al. 2020). Kromě toho může struktura a složení lesních porostů ovlivnit i půdní podmínky, např. vlhkost půdy nebo dostupnost dusíku, které také ovlivňují regeneraci (Collins, Carson 2004; Finzi, Canham 2000; Vacek et al. 2014; Králíček et al. 2017). Peterken (1996) a Vacek et al. (2015, 2017) navíc zdůrazňují roli substrátu a mikrostanovišť na přirozenou obnovu. Kromě fyzikálních a strukturních charakteristik lokality ovlivňují obnovu lesa také biotické interakce. Podstatné jsou např. vlivy bylinné vegetace (Mihók et al. 2005; Jensen, Löf 2017; Vacek et al. 2017). V Sudetské soustavě přirozenou obnovu nejvíce omezuje vysoká hustota *Calamagrostis villosa* a *Athyrium distentifolium* (Vacek 1981; Vacek et al. 2017). Limitní je i zvýšená přítomnost býložravců (Kuiters, Slim 2002; Modrý et al. 2004; Vacek et al. 2014; Vacek 2017; Vacek et al. 2024). V hrubším prostorovém měřítku může být významným faktorem regenerace charakter krajiny a její zatížení antropogenními faktory (Vacek et al. 2007; D'Orangeville et al., 2008; Chazdon 2017; Bobiec et al. 2018), přičemž v delším časovém měřítku je třeba uvažovat o poruchových režimech, které se na daných typech lesních ekosystémů vyskytují (Frelich 2002; Standovár, Kenderes 2003; Bobiec et al. 2011).

Přirozené evropské bukové a suťové lesy se vyznačují jemnozrnnou dynamikou mezer (Standovár, Kenderes 2003; Schütz et al. 2016), zatímco režim narušení udržující lesy s převahou dubů není tak dobře definován (Cowell et al. 2010; Bobiec et al. 2011, 2018). Kromě velkého množství možných faktorů mohou všechny výše uvedené proměnné ovlivňovat regeneraci také prostřednictvím komplexních interakcí mezi sebou (Kuuluvainen et al. 1993; Janseten Klooster et al. 2007) a relativní význam konkrétních environmentálních faktorů se mezi druhy dřevin liší (Finzi, Canham 2000; Modrý et al. 2004; Lin et al. 2014). Lidské aktivity ovlivňují většinu aspektů přirozené obnovy, ať už přímo nebo nepřímo (Poleno et al. 2009). Lesní hospodářství má evidentní a intenzivní vliv na úrovni porostů, protože silně ovlivňuje

strukturu a složení lesa. Četné studie zkoumají účinky různých obnovních způsobů na podmínky lokality a jejich prostřednictvím na regeneraci stromů (holosečný způsob: Fleming et al. 1998; von Lüpke 1998; podrostní způsoby: Modrý et al. 2004; Brose 2011; Montgomery et al. 2013; výběrné způsoby: Diaci, Firm 2011; Matonis et al. 2011). Jednotlivé postupy přirozené obnovy v podmínkách ČR popisují Vacek et al. (2005).

Současná regenerace však může být ovlivněna historickým využíváním půdy i současným hospodařením, pokud se neakceptují ekologické nároky dřevin diferencovaně dle podmínek prostředí (Bobic et al. 2011; Diaci, Firm 2011). Zejména pak podrostní způsoby přirozené obnovy jsou dlouhodobě ověřovány lesnickým výzkumem a provozní praxí (Matthews 1991; Poleno et al. 2009; Brose 2011), ale v poslední době se na ní rozšiřující přírodě blízké systémy spoléhají zvláště silně (Pommerening, Murphy 2004; Dobrowolska 2006; Schütz et al. 2016). Pochopení nejdůležitějších hnacích sil přirozené obnovy je tedy nezbytné pro aplikaci těchto stále populárnějších přístupů přírodě blízkého managementu. Z ochrannářského hlediska je také důležité prozkoumat podmínky prostředí, které by měly být zachovány nebo zlepšeny při hospodaření ve zvláště chráněných územích, tak aby se podpořila přirozená druhová bohatost při obnově a nepřímo i v budoucích lesích. Jen tak dosáhneme stabilních lesů v podmínkách postupujících globálních klimatických změn (Vacek, Vacek 2022).

3.6. Ekologická omezení a rizika suťových lesů

3.6.1. Škody zvěří

Poškozování lesních porostů spárkatou zvěří, jejíž populace neustále v Evropě narůstá, je dlouhodobě považováno za jeden z nejvýznamnějších biotických faktorů ovlivňujících dynamiku přirozené obnovy a druhovou skladbu lesních ekosystémů (Valente et al. 2020; Carpio et al. 2021). V prostředí smíšených porostů, a zejména na ekologicky citlivých stanovištích suťových lesních ekosystémů, se tento tlak projevuje nejen redukcí hustoty obnovy, ale především výraznou selekcí dřevin podle jejich potravní atraktivity (Brabec et al. 2023). Okus terminálních výhonů a opakované poškozování mladých jedinců vede ke zpomalení růstu a zvýšené mortalitě, čímž dochází k narušení přirozených sukcesních procesů a k omezení dlouhodobé stability porostní struktury (Vacek et al. 2014, 2019).

Řada studií ukazuje, že i při velmi vysokém potenciálu přirozené obnovy může být její skutečná realizace zásadně limitována právě intenzitou okusu zvěří (Gill et al. 1992, Brabec et al. 2023). Selektivní tlak je přitom nejvýraznější u ekologicky a produkčně významných dřevin, jako jsou jedle bělokorá, javor klen, třešeň ptačí, jilm horský i jeřáb ptačí, které jsou zvěří preferovány

před méně atraktivními druhy (Ammer 1996; Konôpka, Pajtík 2015; Turek et al. 2022). Tento proces vede k postupnému posunu druhové skladby obnovy ve prospěch méně atraktivních dřevin a k redukci funkční i strukturální diverzity smíšených porostů. Dlouhodobě tak dochází k výraznému nesouladu mezi potenciální přirozenou obnovou danou stanovištními podmínkami a skutečně realizovanou obnovou, což má negativní dopady na adaptační schopnost porostů v podmínkách probíhající globální klimatické změny (Vacek et al. 2023).

Za kritické období z hlediska vlivu zvěře je považována fáze, kdy jedinci dosahují výšky přibližně 10–30 cm, tedy hranice, při níž se stávají snadno dostupnými a současně nejvíce atraktivními pro okus (Vacek et al. 2014). Opakované poškozování výrazně omezuje schopnost obnovy přerůst do vyšších výškových tříd a představuje zásadní bariéru přechodu do stromové etáže (**Obr. 2**). Důsledkem je dlouhodobé udržování obnovy v juvenilních stádiích, zvýšená mortalita a prostorová fragmentace nárostů, což negativně ovlivňuje nejen produkční funkce lesa, ale i jeho ekologickou stabilitu a biodiverzitu (Brabec et al. 2023). V mlazinách a tyčkovinách pak hraje zásadní negativní roli ohryz a loupání včetně šíření sekundárních houbových patogenů, které snižují jednak produkční potenciál porostu, ale i jeho stabilitu (**Obr. 2**) (Cukor et al. 2019, 2024).



Obr. 2: Škody způsobené okusem u buku lesního (vlevo) a loupáním u smrku ztepilého (vpravo) ve smíšených lesích Krkonoš (foto: Vojtěch Hájek).

Z hlediska ochrany a managementu lesních porostů je proto nezbytné uplatňovat komplexní a integrovaný přístup, který kombinuje pěstební, technická a myslivecká opatření (Konôpka et al. 2015). Krátkodobě se jako účinné ukazuje zejména dočasné oplocování obnovovaných ploch

a individuální ochrana cílových či vtroušených dřevin, což umožňuje alespoň lokální překonání kritických výškových fází obnovy. Současně je však opakovaně zdůrazňováno, že mechanická ochrana nemůže dlouhodobě nahradit regulaci početních stavů spárkaté zvěře odpovídající únosné kapacitě prostředí (Cukor et al. 2024). Bez efektivní harmonizace lesnického a mysliveckého managementu tak zůstává cílená podpora druhově bohatých a strukturálně diferencovaných smíšených porostů, zejména na stanovištně extrémních lokalitách, výrazně omezena (Brabec et al. 2023).

3.6.2. Klimatická změna

Lesní ekosystémy jsou v současné době výrazně ovlivněny probíhající globální klimatickou změnou, která se stala jedním z nejzásadnějších problémů 21. století (Vacek et al. 2023). Dlouhodobé nárůsty teplot, změny srážkových režimů a zvýšený výskyt extrémních povětrnostních jevů mají přímý vliv na růst stromů, zdravotní stav porostů a funkce lesních ekosystémů (Morison, Morecroft 2006; Colangelo et al. 2021). Lesy jsou nejen zdrojem dřevní hmoty, ale také plní nezbytné mimoprodukční funkce, včetně sekvestrace uhlíku, rekreace, retence vody či ochrany před přírodními katastrofami, které jsou nyní vystaveny rostoucím klimatickým rizikům (Kurz et al. 2009; Poleno et al. 2009; Vacek et al. 2023).

Klimatické změny zvyšují četnost a intenzitu různých disturbancí, jako jsou dlouhodobá sucha, požáry, větrné disturbance, invaze hmyzích škůdců či šíření houbových patogenů, což ovlivňuje růst stromů, produktivitu porostů a stabilitu ekosystémů (Dale et al. 2001; Seidl et al. 2011). Změny ve srážkových poměrech a nárůst teplot mohou vést k delším obdobím sucha v nižších polohách, což ovlivňuje druhové složení a odolnost lesních porostů. Například duby (*Quercus* spp.) vykazují ve srovnání s jinými dřevinami nejmenší citlivost růstové reakce na klimatickou změnu (Thuiller et al. 2008). Hanewinkel et al. (2013) předpovídají, že do konce 21. století bude přibližně 34 % lesní plochy v Evropě vhodná pouze pro středomořské druhy dubu. Naopak smrk ztepilý, jako dřevina s výrazně vyšší citlivostí na klimatické změny, vykazuje výrazné snížení produkce a vyšší riziko velkoplošných disturbancí a nahodilých těžeb (Šimůnek et al. 2020). V Evropě se předpokládá jeho pokles až o 50 % oproti současnému areálu (Hanewinkel et al. 2013). Tyto změny zdůrazňují potřebu adaptivního lesního hospodaření, které zohlední klimatické projekce a posílí odolnost lesů (Vacek et al. 2023).

Kromě přímých vlivů na růst a zdravotní stav stromů má klimatická změna také zásadní dopad na prostorové rozložení lesních vegetačních stupňů (Machar et al. 2017). Zvyšující se teploty a proměnlivé srážkové režimy mohou způsobovat posun vegetačních hranic směrem do vyšších

poloh, což ohrožuje zejména stabilitu a skladbu porostů v nižších i středních polohách (Thurm et al. 2018). Stanoviště s extrémními podmínkami, jako jsou suťové lesy nebo skalnaté svahy, jsou přitom výrazně citlivější, protože omezená půdní zásoba vody a tenký půdní profil zvyšují riziko stresu, odumírání stromů a ztráty biodiverzity (Hájek et al. 2021; Vacek et al. 2023). Kromě toho změny klimatu ovlivňují délku vegetačního období, dostupnost vody v půdě, mikroklimatické podmínky a frekvenci extrémních událostí, což komplikuje semenné roky a dynamiku přirozené obnovy a snižuje schopnost porostů adaptovat se bez cíleného lesnického zásahu (Šimůnek et al. 2026).

3.6.3. Ostatní faktory (hmyzí škůdci, houbové patogeny, eroze)

Suťové lesy, které rostou na kamenitých a extrémních stanovištích, jsou vůči klimatickým změnám a ekologickým stresům obzvláště zranitelné. Mezi významné hrozby patří například *Hymenoscyphus fraxineus*, patogen způsobující nekrózu jasanu ztepilého (**Obr. 3**). Infekce se nejčastěji projevuje lézemi a nekrotizací v okolí pupenů a pod odumřelými letorosty dochází k zakládání adventivních výhonů, přičemž napadení může vést až k rychlému odumírání stromů a disturbanci porostů (Vacek et al. 2017). Další významnou hrozbu může představovat *Ophiostoma novo-ulmi*, parazitická věckovýtrusná houba způsobující grafiózu jilmů, která prorůstáním cévních svazků oslabuje stromy a podporuje šíření dalších patogenů či škůdců. Tento patogen způsobil zejména v 60. a 70. letech 20. století masivní odumírání jilmových porostů (Dvořák et al. 2007). Kombinace houbových chorob, extrémních klimatických podmínek, nedostatku vody a eroze půdy může výrazně ohrozit strukturální stabilitu, biodiverzitu i regeneraci suťových lesů (Vacek et al. 2023).

Z hlediska hmyzích škůdců a zájmových území u jedle bělokoré došlo historicky k výraznému úbytku stromového patra v důsledku synergického působení imisní kalamity (vysoké koncentrace SO₂) a zejména napadení korovnicí kavkazskou (*Dreyfusia nordmannianae*) v 80. a 90. letech 20. století (Vacek et al. 2007). U buku lesního byly historicky zaznamenány škody způsobené červcem bukovým (*Cryptococcus fagi*) a bejlmorkou bukovou (*Mikiola fagi*), přičemž v posledních letech se výskyt těchto škůdců vlivem klimatické změny stává stále významnější (**Obr. 3**) (Šimůnek et al. 2019; Fuchs et al. 2024). U smrku ztepilého představuje v současnosti největší hrozbu napadení kůrovci, a to zejména lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*) a lýkožroutem severským (*Ips duplicatus*), kteří v synergii s klimatickou změnou způsobili největší kůrovcovou kalamitu v České republice v letech 2015–2024. Výrazný vliv

na eskalaci kalamity měl zejména extrémně teplý a suchý rok 2018, který vedl k dalšímu nárůstu napadení (Zahradník, Zahradníková 2019, 2025).



Obr. 3: Napadení jasanu ztepilého *Hymenoscyphus fraxineus* (vlevo) a buku lesního *Mikiola fagi* (vpravo) v suťových lesích Sudetské soustavy (foto: Stanislav Vacek, Vojtěch Hájek).

Suťové lesy rostoucí na kamenitých a strmých svazích jsou také výrazně ohroženy půdní erozí, která snižuje stabilitu stanoviště a dostupnost vody a živin pro lesní ekosystémy (Vacek et al. 2003; Vacek, Podrázský 2006; Podrázský et al. 2010). Mělké půdy na prudkých svazích, v kombinaci s odplavováním tenké humusové vrstvy během dešťových srážek, vytvářejí nepříznivé podmínky pro přirozenou obnovu porostů a omezují růst stromů, zejména tím, že snižují schopnost půdy zachycovat semena a podporovat jejich klíčení, což vede k nižší míře přežití semenáčků (Vacek et al. 1996). Orientace svahu dále ovlivňuje množství slunečního záření dopadajícího na půdu, což má významný dopad na vodní bilanci a mikroklima porostu (Liu 2025). V kombinaci s extrémními klimatickými jevy, jako jsou dlouhodobá sucha a častější intenzivní přivalové deště, se riziko degradace těchto ekosystémů a ztráty biodiverzity výrazně zvyšuje, zejména vzhledem k zesílené erozi (Zeng et al. 2025). Lesní porosty hrají na těchto ohrožených stanovištích klíčovou roli při zmírňování půdní eroze a uchovávání organické hmoty v půdě (David Raj et al. 2025).

4. Materiál a metodika

4.1. Charakteristika zájmových území

Zájmová území představují pět lesních oblastí v různých geomorfologických a klimatických podmínkách České republiky, zahrnujících jak chráněná území ponechaná samovolnému vývoji, tak porosty obhospodařované přírodě blízkými pěstebními postupy. Společným jmenovatelem je výskyt či výzkumné zaměření na suťové a koluviální lesy a/nebo porosty s významnou ekologickou stabilizační funkcí na skeletovitých či jinak stanovištně specifických půdách.

4.1.1. NP Krkonoše

Zájmovou oblastí jsou mělké suťové půdy v západních Krkonoších, západně od Harrachova, na svazích v údolí řeky Jizery v nadmořské výšce 590–700 m. Území spadá do II. a III. zóny ochrany NP Krkonoše a je tvořeno bohatě členěnými smíšenými porosty zařazenými mezi lesy zvláštního určení. Převážná část porostů je ponechána samovolnému vývoji; na části ploch probíhá hospodaření výběrným, skupinovitě výběrným nebo podrovním způsobem.

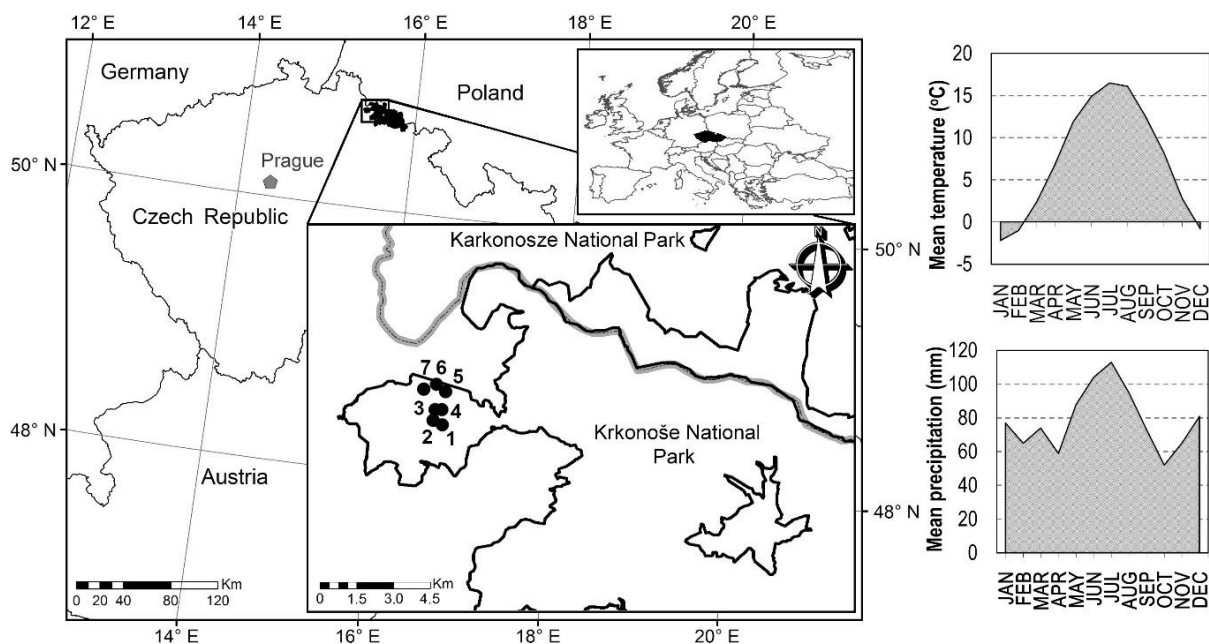
Druhově jde nejčastěji o bučiny, smrkobukové a smíšené porosty s javorem klenem a jedlí bělokorou. V přirozené druhové skladbě byl zastoupen buk lesní (40 %), javor klen (20 %), jedle bělokorá (20 %), smrk ztepilý (10 %) a zbytek tvořil jasan ztepilý a jilm horský. Jedle bělokorá zde z velké části vyhynula a ustoupila ze stromového patra v důsledku synergie imisní kalamity (vysoké koncentrace SO₂) v 80. a 90. letech 20. století a napadení korovnicí kavkazskou (*Dreyfusia nordmanniana*) (Vacek et al. 2007). Předmětná společenstva náleží zejména do svazu *Aceri-Fagetum sylvaticae* a dále do asociace *Luzulo-Abietetum albae*.

Průměrná roční teplota lokality činí 4,9 °C (10,7 °C ve vegetačním období) a roční úhrn srážek je kolem 1 200 mm (600 mm ve vegetačním období) s maximy v červenci (**Obr. 4**). Délka vegetačního období je 122 dní, Langův dešťový faktor dosahuje hodnoty 245. Lokalita je charakterizována jako vlhké kontinentální klimatické pásmo (Köppenova klasifikace). V kontextu globální změny klimatu se průměrná roční teplota za období 1961–2019 zvýšila o 2,1 °C a roční srážky se snížily o 15 mm; zvýšila se rovněž rozkolísanost měsíčních údajů, a to zejména u srážek. Během imisní kalamity se roční průměrné koncentrace SO₂ pohybovaly v rozmezí 120–410 µg·m⁻³, po roce 2000 došlo k výraznému poklesu na současné hodnoty cca 4 µg·m⁻³ (Král et al. 2015). Koncentrace NO_x se pohybuje přibližně kolem 8 µg·m⁻³ a ozonová exponovanost (AOT40F) dosahuje průměrně 27 000 ppbh.

Geologický podklad tvoří převážně kvarcitty a fylity. Převládajícími půdními typy jsou rankery modální a kambické a dále kambizemě rankerové. Hloubka a skeletovitost půdy je v suťových lesích výrazně variabilní a mozaikovitá s četnými skalními výchozy. Na velmi mělkých půdách (do 30–40 cm) a při vysoké skeletovitosti (nad 70 %) se zde uplatňují zejména javor mléč, jasan ztepilý a jilm horský, zatímco na relativně hlubších půdách (nad 50 cm) s nižší skeletovitostí (do 55 %) dominují buk lesní a smrk ztepilý. Porosty jsou obvykle dvou až třítážové, horní etáž dosahuje stáří přibližně 105–130 let. Podle managementu lze TVP rozdělit na plochy ponechané samovolnému vývoji (TVP 1, 2, 5 a 7; více než 30 let) a plochy obhospodařované přírodě blízkými postupy (TVP 3, 4 a 6), včetně vnášení jedle bělokoré po jejím ústupu během imisní kalamity. Souhrnné údaje o TVP jsou uvedeny v **Tab. 1** a znázorněny na **Obr. 4**.

Tabulka 1: Přehled základních stanovištních a porostních charakteristik trvalých výzkumných ploch 1–7 v roce 2020 v západních Krkonoších.

TVP	GPS	Nad. výška (m)	Expozice	Sklon (°)	Lesní typ	Geologie	Půdní typ	Dřeviny	Věk (roky)	Zásoba (m ³ ha ⁻¹)
1	50°44'57"N, 15°24'43"E	600	JZ	15	<i>Acereto-Fagetum lapidosum</i>	fylyt	ranker kambický	SM, BK, KL, JLh	151/18	336
2	50°44'59"N, 15°24'37"E	590	JZ	17	<i>Acereto-Fagetum lapidosum</i>	fylyt	ranker kambický	SM, BK, KL, JLh, JD	121/18	489
3	50°45'03"N, 15°24'40"E	620	JZ	13	<i>Acereto-Fagetum lapidosum</i>	fylyt	ranker kambický	SM, BK, KL, JD	107/17	394
4	50°45'03"N, 15°24'42"E	610	JZ	15	<i>Acereto-Fagetum lapidosum</i>	fylyt	ranker modální	SM, BK, KL, JS	105/7	377
5	50°45'37"N, 15°24'40"E	680	JZ	13	<i>Piceeto-Fagetum lapidosum acidophilum</i>	kvarcit	ranker kambický	SM, BK, KL	128/39/19	419
6	50°45'40"N, 15°24'34"E	700	JZ	32	<i>Piceeto-Fagetum saxatile</i>	kvarcit	ranker modální	SM, BK, KL, JS	130/24	484
7	50°45'38"N, 15°24'25"E	650	Z	15	<i>Piceeto-Fagetum lapidosum acidophilum</i>	kvarcit	ranker kambický	SM, BK, KL, JLh	136/19	359



Obr. 4: Lokalizace trvalých výzkumných ploch 1–7 ve smíšených porostech v západních Krkonoších a průměrné měsíční hodnoty klimatických parametrů v období 1961–2019 (meteorologická stanice Harrachov, českého hydrometeorologického institutu); mapa byla vytvořena v programu ArcGIS (Esri).

4.1.2. CHKO Broumovsko (včetně EVL Kozínek)

Chráněná krajinná oblast Broumovsko je členěna do čtyř zón ochrany přírody s rozdílnou úrovní přirozenosti a režimem ochrany. Rozkládá se na ploše 410 km² v nadmořské výšce 350–880 m, s lesnatostí 39,8 % (16 348 ha). Průměrná roční teplota se pohybuje v rozmezí 5,5–7,0 °C a průměrný roční úhrn srážek činí 650–1 000 mm. Doba výskytu sněhové pokrývky je přibližně 70–90 dní (s možnými inverzemi ve stinných kotlinách a rozsedlinách); převládá západní proudění (Mikeska et al. 2000).

Geologicky je území charakterizováno střídáním slínovců, slepenců a pískovců (Průša 2001). Půdní pokryv tvoří zejména kambizemě, významně jsou zastoupeny litozemě, rankery, kryptopodzoly, pararendziny a pseudogleje (Vacek et al. 2012). Vegetačně se uplatňují zonální lesní vegetační stupně 3.–6. (dubobukový až smrkobukový) a azonální stupeň borů. Nejvýznamnějším typem lesní vegetace jsou květnaté a acidofilní bučiny (*Eu-Fagenion*, *Luzulo-Fagenion*). K nejzachovalejším společenstvům patří reliktní bory na kvádrových pískovcích (*Dicrano-Pinion*) a suťové lesy (*Tilio-Acerion*) na příkrých svazích údolí a kuest polické křídové pánve (AOPK 2013).

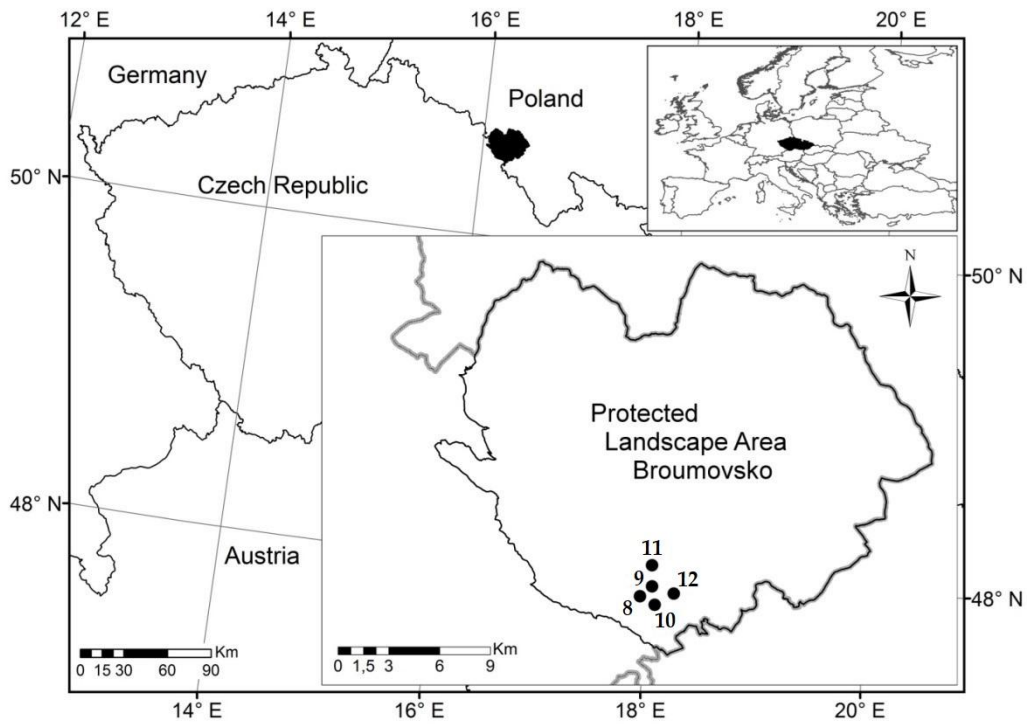
Součástí výzkumu je Evropsky významná lokalita (EVL) Kozínek (CZ0520507), vyhlášená 3. 5. 2004 na ploše 84,08 ha k ochraně evropsky významných stanovišť a druhů (AOPK 2004).

Lokalita je klíčová zejména vysokým zastoupením prioritního biotopu suťových lesů (L4), dále biotopů skalních výchozů (S1.1) a významnou rozlohou květnatých bučin (L5.1). V rámci CHKO jde o nejvýznamnější území z hlediska jednotek L4 a S1.1. EVL Kozínek leží mezi Velkými Petrovicemi, Bezděkovem nad Metují a Žabokrky v jižní části Polické vrchoviny, převážně v I. a II. zóně CHKO. Nadmořská výška činí 378–504 m. Svahy údolí jsou hluboce zaříznuty do opukových plošin s četnými skalními výchozy. Podklad tvoří křídové sedimenty (střední a spodní turon až svrchní cenoman) a kvartérní fluviální a fluviodeluviální sedimenty (Vejlupek 1986, 1990). Půdně dominují pararendziny a kambizemě, ojediněle rankery a fluvizemě (Mikeska et al. 2000).

Klimaticky je lokalita (dle stanice Hronov, 378 m n. m.) řazena do mírně teplé oblasti (MT7; Quitt 1971) s průměrnou roční teplotou 7,2 °C a ročním úhrnem srážek 742 mm (Vesecký 1961; Tolasz et al. 2007). Suťové lesy jsou tvořeny asociacemi *Aceri-Carpinetum*, *Mercuriali-Fraxinetum* a v menší míře *Lunario-Aceretum*, květnaté bučiny asociacemi *Aceri-Fagetum*, *Asperulo-Fagetum*, *Dentario enneaphylli-Fagetum* a rovněž *Tiliocordatae-Fagetum* jako přechodem mezi bučinami a suťovými lesy (Faltysová et al. 2002). Souhrnné údaje o TVP jsou uvedeny v **Tab. 2** a znázorněny na **Obr. 5–6**.

Tabulka 2: Přehled základních charakteristik trvalých výzkumných ploch v EVL Kozínek.

ID GPS	Věk (roky)	Výška (m)	DBH (cm)	Zásoba (m ³ ha ⁻¹)	Nad. výška (m)	Sklon	Slope (°)	Lesní typ	Tvar lesa	Půdní typ
1 50°30' 05" N 16°11'58" E	146	22	37	593	425	SV	45	3J	Střední	ranker modální
2 50°30' 11" N 16°12'23" E	162	25	44	591	435	N	29	3A	Vysoký	kambizem rankerová
3 50° 29' 57" N 16°12' 17" E	108	27	35	699	420	SV	36	3A	Vysoký	kambizem rankerová
4 50°30' 50" N 16°12'49" E	148	17	35	612	440	E	40	3J	Střední	rendzina rankerová
5 50°30' 10" N 16°12' 45" E	63	18	26	340	430	E	28	3J	Nízký	rendzina rankerová



Obr. 5: Lokalizace trvalých výzkumných ploch 8–12 v EVL Kozínek – CHKO Broumovsko; mapa byla vytvořena v programu ArcGIS (Esri).



Obr. 6: Interiér suťového porostu trvalé výzkumné plochy 8 v EVL Kozínek – CHKO Broumovsko (foto: Vojtěch Hájek).

4.1.3. Krušné hory

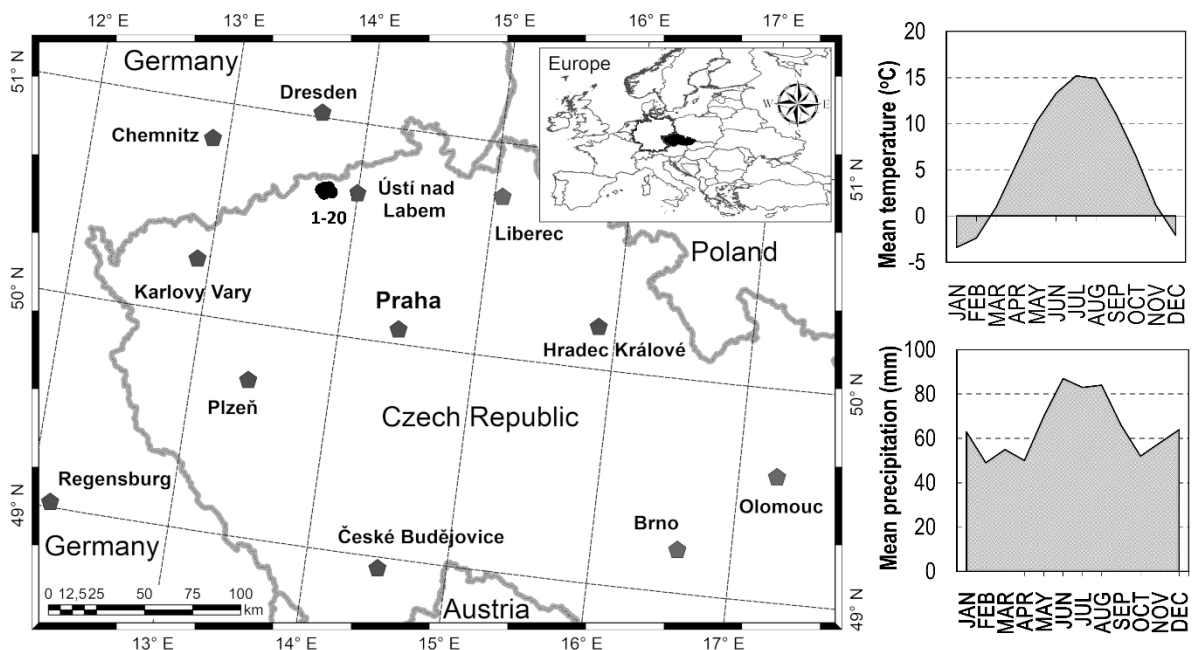
Zájmové území v Krušných horách spadá pod správu Lesů ČR, s. p. (LS Litvínov) a leží v nadmořské výšce 542–603 m (50.6989311 N, 13.7853015 E). Sklon svahů se pohybuje mezi 5–14° a expozice je převážně jižní. Pro sběr dat a založení TVP byl vybrán komplex čtyř sousedících porostů ve věku 86–102 let.

Porosty jsou obhospodařovány decenálními probírkami zaměřenými na rozvoj korun jedinců vyšší kvality a na podporu přírůstu kvalitní dřevní hmoty; součástí pěstební péče je odstraňování poškozených stromů a podpora vtroušených dřevin. Druhovou skladbu tvoří převážně buk lesní a smrk ztepilý s příměsí (do 5 %) habru obecného, modřinu opadavého, břízy bělokoré, borovice lesní a javoru klenu.

Klimatické podmínky odpovídají mírnému oceánickému typu (Cfb) dle Köppena (Köppen 1936) s průměrnou roční teplotou přibližně 7,7 °C a ročním úhrnem srážek 700–810 mm (ČHMÚ 2000–2024). Typologicky se porosty řadí do LT 4K1 (kyselá bučina metlicová; Viewegh et al. 2003). Půdy jsou reprezentovány převážně modální kambizemí a jen ojediněle jde až o ranker kambický; podloží tvoří převážně ryolitový až trachytový ignimbrit a ryolit. Souhrnné údaje o TVP jsou uvedeny v **Tab. 3** a znázorněny na **Obr. 7**.

Tabulka 3: Přehled základních charakteristik trvalých výzkumných ploch 1-20 v Krušných horách v roce 2025.

ID	GPS	Nad. výška (m)	Expozice	Sklon (°)	Dřeviny	Věk (roky)	Lesní typ	DBH (cm)	Výška (m)	Zásoba (m ³ ha ⁻¹)
1-4	50.6997194N 13.7841214E	590-603	J	9	BK, MD, HB	94	4K	37	30	453
5-13	50.6981700N 13.7854947E	550-592	J	14	BK, MD, BR	90	4K	33	28	445
14-15	50.6972186N 13.7811817E	542-551	J	6	BK, SM, HB, BR	96	4S	36	29	490
16-20	50.6979389N 13.7775983E	579-560	JV	5	SM, BK	87	4K	34	27	374



Obr. 7: Lokalizace trvalých výzkumných ploch 1–20 v Krušných horách a průměrné měsíční hodnoty klimatických parametrů v období 1960–2020; mapa byla vytvořena v programu ArcGIS (Esri).

4.1.4. Medník

Národní přírodní památka (NPP) Medník se nachází na levém břehu údolí řeky Sázavy přibližně mezi osadami Pikovice a Luka, na severních až severovýchodních svazích Malého Medníku v nadmořské výšce 220–398 m. Území je chráněno již od 30. let 20. století zejména z důvodu ochrany a podpory druhu kandík psí zub (*Erythronium dens-canis*), kriticky ohroženého v ČR, přičemž tato lokalita představuje nejsevernější výskyt druhu v Evropě (Holub, Procházka 2000). Dalším předmětem ochrany jsou přirozené koluviální lesy s výskytem řady chráněných a ohrožených druhů flóry a fauny na ploše 43,67 ha.

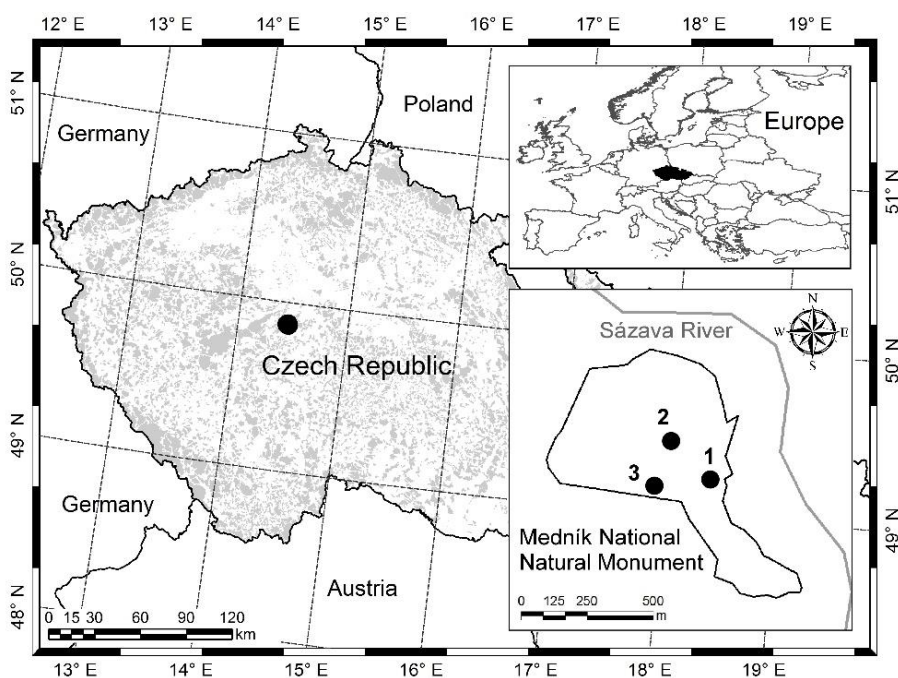
Průměrná roční teplota činí 8–9 °C a roční úhrn srážek se pohybuje okolo 550–600 mm (Tolasz et al. 2007). Podloží tvoří převážně metabazity s výskytem granodioritů. Převládajícími půdními typy jsou mezotrofní kambizemě a rankerové kambizemě až rankery na strmých svazích.

Ve vegetaci převládá lipovo-dubovo-habrový les (63 %), zpravidla ve formě pařeziny s dominancí habru obecného a s příměsí lípy velkolisté, dubu zimního a buku lesního; vtroušeně se uplatňuje javor klen, javor mléč, javor babyka, jilm horský a jeřáb břek. Fytcenologicky jde o společenstva svazu *Carpinion* a asociace *Melampyro nemorosi-Carpinetum* a *Stellario-Tilietum*. Květnaté bučiny jsou zastoupeny významně (30 %), s dominancí buku a s příměsí habru v nižší etáži; náleží k podsvazu *Eu-Fagenion* a asociaci *Dentario enneaphylli-Fagetum*.

Reliktní smrkové porosty sázavského ekotypu smrku ztepilého (svaz *Piceion abietis*) s příměsí břízy zaujímají přibližně 6 %. Souhrnné údaje o TVP jsou uvedeny v **Tab. 4** a znázorněny na **Obr. 8**.

Tabulka 4: Přehled základních charakteristik trvalých výzkumných ploch v NPP Medník.

ID	GPS	Nad. výška (m)	Expozice	Sklon (°)	Asociace	Dřeviny	Věk	DBH (cm)	Výška (m)	Zásoba (m ³ ha ⁻¹)
1A-1B	49.8704725N 14.4503036E	300	SV	28	<i>Carpinion</i>	HB, LP, DBZ, KL, JVM, BB, BK, JLh	75	18,6	15,5	246
2A-2D	49.8713714N 14.4520417E	330	S	5	<i>Fagion</i>	BK, HB, DBZ, BR	116	44,8	29,5	346
3A-3B	49.8703203N 14.4495311E	380	SV	8	<i>Piceion abietis</i>	SM, BR, HB, BO, MD	98	37,7	31,9	458



Obr. 8: Lokalizace sérií TVP 1A až 3B v NPP Medník; mapa byla vytvořena v programu ArcGIS (Esri).

4.1.5. Doutnáč (NPR Karlštejn, CHKO Český kras)

Studovaný lesní komplex Doutnáč (67,64 ha) se šesti TVP leží ve středních Čechách v Národní přírodní rezervaci Karlštejn, která je součástí CHKO Český kras. Historické hospodaření v okolí Karlštejna je doloženo nejméně od první poloviny 15. století (Černý 1949). Do poloviny 20. století byl les využíván jako pařezina s výstavky s vysokou intenzitou těžby, hrabáním steliva a pastvou dobytka; toto intenzivní využívání skončilo před druhou světovou válkou

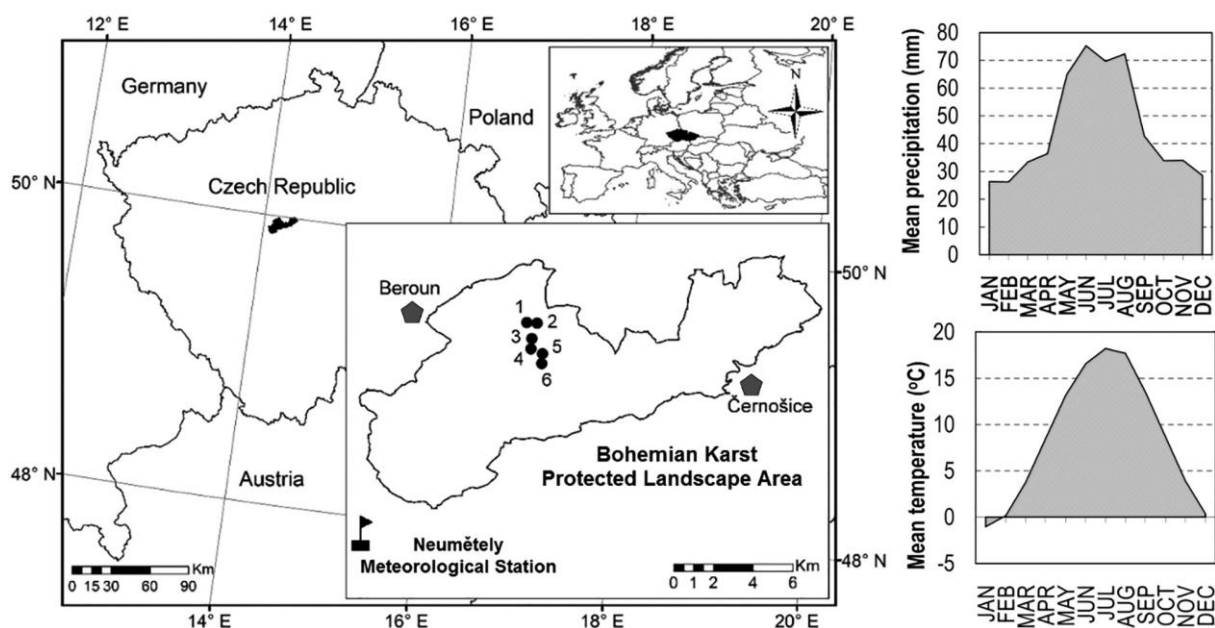
(Průša 1985). Po vyhlášení NPR Karlštejn v roce 1955 bylo hospodaření postupně omezováno s cílem podpořit přirozenou prostorovou, druhovou a věkovou strukturu lesa (Ložek et al. 2005). Současné porosty jsou převážně přestárlé pařeziny (nepravé vysoké lesy) s izolovanými výstavky semenného původu (zejména duby; Janík et al. 2008). Celý komplex byl v roce 2004 oficiálně ponechán přirozené sukcesi; ve studovaných lokalitách se však nehospodaří již od roku 1986.

Doutnác tvoří protáhlý hřbet orientovaný sever–jih s nejvyšším bodem ve 433 m n. m. (Janík et al. 2008). Klima je popsáno jako typ Cfb dle Köppena (Tolasz 2007), s průměrnou roční teplotou 8,6 °C (14,6 °C ve vegetačním období) a ročním úhrnem srážek kolem 540 mm (360 mm ve vegetačním období) v období 1960–2020 (stanice Neumětely). Nejvyšší teploty nastávají v červenci (18,2 °C) a srážková maxima v červnu (75,3 mm), minima teplot v lednu (−1,0 °C) a minima srážek v únoru (26,3 mm; **Obr. 9**). Průměrná délka vegetačního období je 165 dní. V kontextu změny klimatu došlo za posledních 60 let (1960–2020) ke zvýšení průměrné roční teploty o 2,2 °C a k poklesu ročních srážek o 16 mm; současně se zvýšila variabilita měsíčních hodnot teplot i srážek.

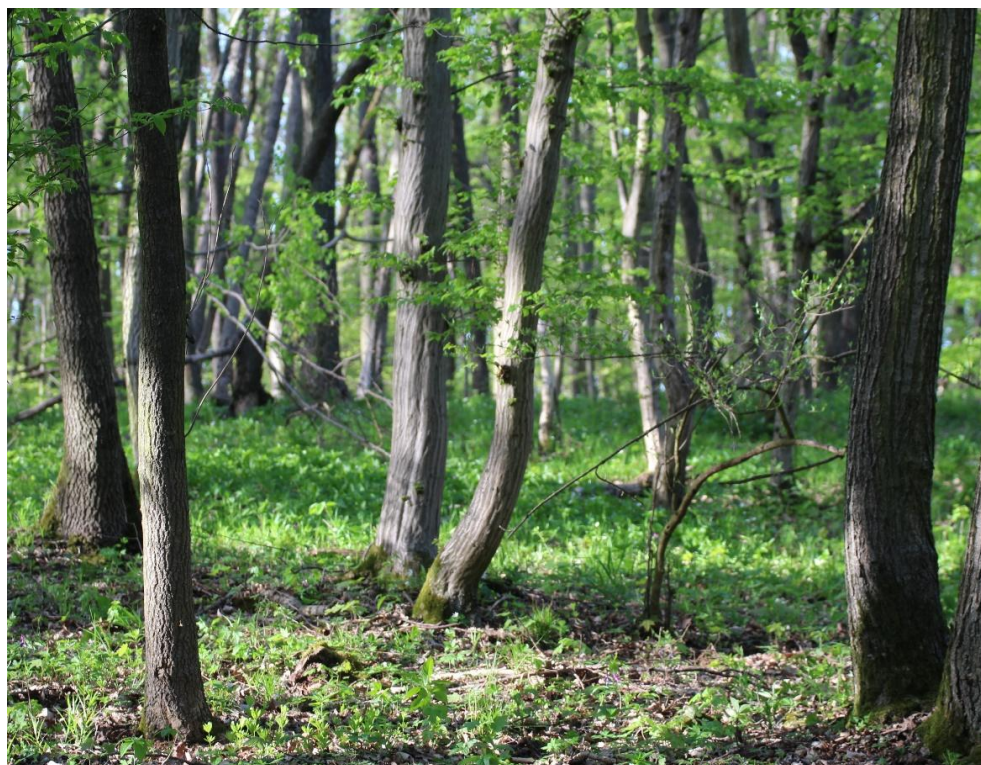
Geologické podloží je tvořeno převážně šedými až červenými vápenci. Půdy zahrnují rendziny, hnědé lesní půdy a kambizemě (Šamonil 2007). Vegetačně jde o doubravy dubového až dubobukového stupně (Janík et al. 2008). V nižších polohách se vyskytují javorové lesy (svaz *Tilio-Acerion*). Na jižním svahu a na západních a východních svazích přecházejí porosty do smíšených lesů s habrem obecným a dubem zimním (asociace *Melampyro nemorosi-Carpinetum*). Směrem k severu roste zastoupení buku lesního a severní partie jsou charakterizovány vápnomilnými bučinami (*Cephalanthero-fagetum*). Lesostep na jižním svahu je lemována doubravou s dubem pýřitým (*Lathyro versicoloris-quercetum pubescentis*) (Průša 1985; Janík et al. 2008). Přehled základních údajů o TVP 1 až 6 je uveden v **Tab. 5** a znázorněn na **Obr. 9–10**.

Tabulka 5: Přehled základních charakteristik trvalých výzkumných ploch na lokalitě Doutnác.

ID	GPS	Nad. výška (m)	Expozice	Sklon (°)	Asociace	Dřevina	Věk	DBH (cm)	Výška (m)	Zásoba (m ³ ha ⁻¹)
1 a 2	49.8704725N 14.4503036E	300	SV	28	<i>Carpinion</i>	HB, LP, DBZ, KL, JVM, BB, BK, JLh	75	18.6	15.5	246
3 a 4	49.8713714N 14.4520417E	330	S	5	<i>Fagion</i>	BK, HB, DBZ, BR	116	44.8	29.5	346
5 a 6	49.8703203N 14.4495311E	380	SV	8	<i>Piceion abietis</i>	SM, BR, HB, BO, MD	98	37.7	31.9	458



Obr. 9: Lokalizace trvalých výzkumných ploch 1–6 na lokalitě Doutnách v NPR Karlštejn v CHKO Český kras a průměrné měsíční hodnoty klimatických parametrů v období 1960–2020 (meteorologická stanice Neumětely, českého hydrometeorologického institutu); mapa byla vytvořena v programu ArcGIS (Esri).



Obr. 10: Interiér smíšeného porostu trvalé výzkumné plochy 3 na lokalitě Doutnách v NPR Karlštejn v CHKO Český kras (foto: Vojtěch Hájek).

4.2. Sběr dat

4.2.1. Stromové patro

Pro určení struktury a produkce mateřského porostu proběhlo měření na výzkumných plochách o rozměrech: 25 x 25 m (625 m²) – 50 × 50 m (2500 m²). K měření bylo využito technologie FieldMap (IFER, Česká republika), která zaznamenává polohy všech stromů s výčetní tloušťkou (DBH) ≥ 4 cm. U všech stromů byla změřena výčetní tloušťka posuvným měřidlem Mantax Blue (Haglöf, Švédsko) s přesností 1 mm, dále pak výška stromů a výška nasazení koruny laserovým výškoměrem Vertex (Haglöf, Švédsko) s přesností 0,1 m. Za nasazení zelené koruny u jehličnatých dřevin je považován přeslen nejméně se dvěma živými větvemi. Za nasazení koruny u listnatých dřevin se pak jedná o první rozdvojení kmene (Sharma et al. 2016). Korunové projekce byly měřeny ve 4 směrech na sebe kolmých. Stromy byly rozděleny dle Kraftovy klasifikace (Kraft, 1884) do následujících tříd: předrůstavé, úrovnové, z části úrovnové, podúrovnové – vrůstavé, podúrovnové – částečně zastíněné, potlačené – životaschopné, potlačené – odumírající a odumřelé.

4.2.2. Přirozená obnova

Při zjišťování přirozené obnovy byly zvoleny trvalé výzkumné plochy v podobě transektů (celkem 10 ploch) o velikosti 3 × 30 m (90 m²) až 5 × 50 m (250 m²) směrem po svahu pomocí lesnického ocelového pásma. Hranice plochy byla vytyčeny minimálně 10 m od okraje porostu. Všechny rohy plochy byly stabilizovány. Následně byly jednotlivé transekty rozděleny na 10 čtvercových ploch (3 × 3 m, respektive 5 × 5m).

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

Hodnocení pěstební kvality jednotlivých jedinců proběhlo podle následující stupnice:

1. kvalita – rovný přímý vitální jedinec bez rozvětvení vykazující dobrý výškový přírůst a tvořící budoucí základ porostu,
2. kvalita – lehce křivý jedinec či jedinec s mírným rozvětvením, který v případě nutnosti může ještě nahradit jedince s kvalitou jedna, opět dobrý přírůst,

3. kvalita – křivý rozvětvený jedinec z pěstebního hlediska nevhodný pro budoucí porost, vykazuje nepravidelný či malý přírůst,
4. kvalita – silně deformovaný či velmi rozvětvený jedinec vykazující minimální až nulový přírůst či odumírající jedinec s typickým keřovitým vzhledem.

4.2.3. Fytocenologie

Fytocenologické snímky na trvalých výzkumných plochách v EVL Kozínek byly pořízeny v roce 1961 dr. Gregorem podle kombinované stupnice abundance/dominance Braun-Blanqueta, upravené pro hodnocení jednotlivých výškových pater a později publikované Zlatníkem (Zlatník 1978). Stejná modifikovaná metodika byla použita v roce 2016 prof. Vackem.

Stupnice použitá při prvním monitoringu podle Zlatníka (1978) byla následující:

- 1 – nadúrovňové stromy,
- 2 – úrovňové úrovně,
- 3 – stromy dosahující výšky $> \frac{1}{2}$ výšky stromů hlavní úrovně a $< \frac{1}{3}$ délky jejich koruny,
- 4 – jedinci s výškou > 130 cm a $< \frac{1}{2}$ výšky stromů hlavní porostní úrovně,
- 51a – jedinci s výškou v rozmezí 25–130 cm,
- 51b – jedinci s výškou < 25 cm,
- 52 – semenáčky s děložními lístky.

U tříd 1–4 byla pro všechny druhy dřevin v rámci hodnocené plochy zaznamenána průměrná výška, tloušťka kmene ve výčetní výšce a počet jedinců. U tříd 51a, 51b a 52 byl stanoven průměrný počet jedinců jednotlivých druhů přepočtený na 1 m².

Bylinné patro bylo na výzkumných plochách hodnoceno v obou obdobích na kruhové ploše kolem centrální půdní sondy o výměře 490 m² (r = 12,5 m). Přírozená obnova byla v roce 1961 hodnocena ve stejné kruhové ploše (490 m²; v roce 2016 plocha 500 m²). Stromové patro bylo v roce 1961 hodnoceno na větší kruhové ploše o poloměru r = 15 m (707 m²; v roce 2016 plocha 2 500 m²).

4.2.4. Dendrochronologie

Pro analýzu radiálního růstu byly na každé ploše z 20 až 30 stromů (dle dřeviny) odebrány dendrochronologické vývrty pomocí Presslerova nebozezu (Haglöf, Švédsko) ve výšce 1,3 m nad zemí ve směru po svahu. Výběr stromů probíhal náhodně (RNG funkce) a zaměřoval se na předrůstavé a dominantní jedince podle Kraftovy klasifikace (Kraft 1884), které reprezentují

horní stromové patro s tloušťkou ve výčetní výšce nad 25 cm. Odběr vzorků byl na vybraných výzkumných plochách proveden pro následující dřeviny: buk lesní, smrk ztepilý, dub zimní, jasan ztepilý, javor klen, jilm horský a lípu srdčitou. Letokruhy byly měřeny s přesností 0,01 mm pomocí binokulárního mikroskopu Olympus na měřícím stole LINTAB a zaznamenávány v softwaru TsapWin (Rinntech).

4.3. Analýza dat

4.3.1. Diverzita a produkce

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

Pro každou trvalou výzkumnou plochu byly pro stromové patro i přirozenou obnovu vypočteny indexy druhové bohatosti podle Margalefa (1958), druhové heterogenity podle Shannona (1948) a druhové vyrovnanosti podle Pielou (1975). Vertikální struktura byla hodnocena indexem druhového profilu podle Pretzsche (1992), vertikální diverzitou dle Jaehneho a Dohrenbusche (1997) a Giniho indexem (1921). Horizontální struktura byla analyzována indexem agregace podle Clarka a Evanse (1954), kde hodnoty pod 1 značí shlukovitost a nad 1 pravidelnost rozmístění. Strukturální diferenciaci zahrnovala diferenciaci průměrů a výšek podle Földnera (1995) a diferenciaci korun dle Jaehneho a Dohrenbusche (1997). Komplexní diverzita porostu byla posuzována jako kombinace druhové diverzity, vertikální struktury, prostorového rozložení a diferenciaci korun.

Tabulka 6: Přehled indexů diverzity porostu a jejich interpretace.

Kritérium	Kvantifikátor	Zkratka	Reference	Interpretace
Druhá 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
	Giniho index	G (Gi)	Gini (1921)	rozsah 0–1; nízká diferenciaci G < 0,3, velmi vysoká G > 0,7
Strukturální diferenciaci	Diferenciaci tlouštěk	TMd (Fi)	Füldner (1995)	rozsah 0–1; nízká TM < 0,3, velmi vysoká diferenciaci TM > 0,7
	Diferenciaci výšek	TMh (Fi)		
	Diferenciaci korun	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 diferenciaci K > 2,0
Komplexní diverzita	Diverzita porostu	B (J&Di)	Jaehne a Dohrenbusch (1997)	monotónní struktura B < 4; nerovnoměrná struktura B = 6–8; velmi diverzifikovaná struktura B > 9

4.3.2. Dendrochronologie

Letokruhové přírůstové série byly jednotlivě křížově datovány s využitím statistických testů v programu CDendro a vizuální revize odhalených nesrovnalostí. V dalším zpracování byly vyhodnoceny negativně významné roky, v nichž došlo k poklesu přírůstu pod 40 % průměru z předchozích čtyř let, u 20 % nebo více jedinců v porovnávaném souboru (Schweingruber et al. 1990). Jednotlivé křivky byly dále standardně detrendovány v programu R, věkem podmíněný exponenciálně klesající růstový trend byl odstraněn v prvním kroku, načež byla data detrendována metodou spline s časovým oknem 67 % stáří série (Cook, Kairiukstis 1990). Z detrendovaných dat byla vytvořena průměrná letokruhová série pro každou dřevinu a TVP. Následně byly vyhodnoceny korelace těchto sérií s historickými měsíčními úhrny srážek průměrnými měsíčními teplotami za použití programu DendroClim (Biondi, Waikul 2004). Data z hodnocení tloušťkového přírůstu ve vazbě k imisním datům (koncentrace SO₂, NO_x a O₃) byla statisticky zpracována pomocí programu Statistica10 a Canoco5. Spektrální analýzy pro detrendovaný radiální přírůst byly vytvořeny softwarem Statistica 13 (StatSoft 2013). Výpočet byl proveden funkcí „Single Furier (Spectral) Analysis“, přičemž byl použit výstup „Periodogram“ plot by „Period“. Vývoj teplotních a srážkových poměrů byl studován na základě dat průměrné roční teploty, teploty vegetačního období, průměrné teploty

v jednotlivých měsících, teplotních minim a maxim, ročního úhrnu srážek, úhrnu srážek za vegetační období a srážkových minim a maxim v letech 1960–2024. Pro odvození stresových faktorů vázaných na imise byla použita měření koncentrací SO₂, NO_x a O₃ ze stanic imisního monitoringu. Pro hodnocení byly použity jak průměrné a maximální hodnoty koncentrací v $\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$, tak i jejich 95kvantily.

4.3.3. *Statistické analýzy*

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

Vztahy mezi produkčními parametry, radiálním růstem, klimatickými faktory, strukturou porostu, poškozením okusem a managementem byly hodnoceny pomocí analýzy hlavních komponent (PCA) v programu CANOCO 5 (Šmilauer, Lepš 2014). Před analýzou byla data standardizována a logaritmována. Výsledky byly prezentovány formou ordinačních diagramů a prostorové rozložení ploch bylo zpracováno v ArcGIS 10 (Esri 2011).

5. Výsledky

5.1. Přehled publikovaných prací

Přehled publikovaných prací zahrnuje dva tematické okruhy, které jsou spolu úzce provázané s důrazem na dynamiku smíšených porostů. První tematický okruh je zaměřen na analýzu druhové diverzity a prostorové struktury smíšených lesních ekosystémů v zájmových územích nižších a středních poloh s důrazem na roli klimatické změny, jak z hlediska dlouhodobé dynamiky porostů či jejich adaptačních opatření. Druhý tematický okruh se soustředí na hodnocení vlivu klimatických a environmentálních faktorů a rozdílných způsobů lesnického managementu na radiální růst vybraných dřevin a dynamiku smíšených lesních porostů včetně škod zvěří, a to v různých přírodních podmínkách zájmových chráněných územích. Tematický okruh 1 s názvem **Diverzita a struktura smíšených lesních ekosystémů v kontextu klimatické změny** tvoří dva články (článek 1: Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years a článek 2: Mixed forests as a strategy for climate change adaptation: the future of silviculture management in the Ore Mountains). Tematický okruh 2 s názvem **Vliv klimatických faktorů a managementu na radiální růst a dynamiku smíšených lesů** tvoří čtyři články (článek 3: Dynamics of mixed lowland forests in Central Bohemia over a 20-year period, článek 4: Effect of Climate Change on the Growth of Endangered Scree Forests in Krkonoše National Park (Czech Republic), článek 5: Effects of environmental factors and management on dynamics of mixed calcareous forests under climate change in Central European lowlands a článek 6: Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe).

Šest článků bylo publikováno: 1krát v Central European Forestry Journal, 1krát v Dendrobiology, 2krát v Journal of Forest Science, 1krát ve Forests, 1krát ve Zprávy lesnického výzkumu). Jednotlivé články na sebe tematicky úzce navazují a snaží se podchytit danou problematiku biodiverzity, dynamiky a managementu smíšených porostů nižších a středních poloh v České republice, a to zejména s důrazem na klimatické změny.

5.2. Tematický okruh 1: Diverzita a struktura smíšených lesních ekosystémů v kontextu klimatické změny

5.2.1. Článek 1: *Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years*

Citace: Hájek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Prausová, R., Linda, R., Bulušek, D., Králíček, I. (2020): Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems in Central Europe over 55 years. *Central European Forestry Journal*, 66: 4: 202–217.

Abstrakt: Dlouhodobé studie jsou nezbytné pro pochopení trajektorií vývoje lesních ekosystémů, zejména v kontextu probíhajících sukcesních procesů a globální klimatické změny. Pouze více dekadové sledování na trvalých výzkumných plochách umožňují zachytit změny ve struktuře porostů, v dynamice přirozené obnovy a ve vývoji lesních ekosystémů jako celku, které jsou v krátkých časových řadách často nepřesné. Takovéto unikátní datové soubory proto představují klíčový podklad pro posuzování stability, adaptability a biodiverzity lesů v dlouhodobém měřítku. Druhové složení (bohatost, vyrovnanost a heterogenita), prostorová struktura (vertikální a horizontální) a věková diferenciacce patří mezi základní parametry, které určují funkčnost lesních ekosystémů. V rámci zájmové území CHKO Broumovsko (evropsky významná lokalita Kozínek) byl v letech 1961–2016 proveden dlouhodobý výzkum zaměřený na vývoj druhové a strukturální diverzity stromového patra, přirozené obnovy a bylinného patra v modelových lokalitách: suťových lesích a květnatých bučinách. Cílem této studie bylo komplexně vyhodnotit změny ve struktuře, druhové a komplexní diverzitě těchto porostů a identifikovat dlouhodobé trendy spojené s historickým i současným hospodařením. Zájmové plochy o velikosti 50 × 50 metru se nacházely v nadmořské výšce 420 až 440 m se zásobou porostu od 340 do 699 m³/ha dle hospodářského způsobu. Suťové lesy vykazují mimořádně druhově i strukturně bohaté ekosystémy, zatímco květnaté bučiny dosahovaly střední úrovně diverzity. Obě studované varianty ekosystémů byly signifikantně ovlivňovány maloplošnými způsoby hospodaření, zejména pařezním či podrostmím způsobem s výběrnými principy. Nejvyšší druhová diverzita byla zaznamenána v suťových lesích, kde se výrazněji uplatňovalo historické pařezinové hospodaření. Srovnání tvaru lesa nízkého a vysokého ukázalo, že pařeziny vykazují v dlouhodobém měřítku vyšší úroveň biodiverzity než srovnatelné porosty obhospodařované jako vysoký les. Zatímco druhová bohatost měla během sledovaného období vzestupný trend, druhová vyrovnanost dosahovala sestupné tendence. Ve výmladkových

suťových lesích docházelo ke zvýšení heterogenity ve stromovém patře i v přirozené obnově, zatímco bylinné patro vykazovalo opačný trend. Lesy generativního původu vykazovaly naopak větší strukturní diferenciaci a méně výrazné změny v čase. Mezi nejzřetelnější posuny v bylinné vegetaci patřil ústup světlomilných druhů a zároveň nárůst druhů tolerantních k zastínění, vyšší vzdušné vlhkosti a dostupnosti živin. Nejvýrazněji se šířily nitrofilní druhy. Kromě toho byl potvrzen nárůst výskytu teplomilných druhů a ústup druhů chladnomilných, což koresponduje s probíhající klimatickou změnou. Celkově dlouhodobé výsledky ukazují, že tradiční maloplošné hospodaření, zejména pařezním, významně podporovalo heterogenitu a dlouhodobou dynamiku lesních ekosystémů suťových lesů, zatímco vysoké lesy zůstaly stabilnější, avšak druhově chudší. Studie tak poskytuje unikátní pohled na dlouhodobé změny biodiverzity a zdůrazňuje význam kontinuálního sledování lesních porostů v měnících se podmínkách prostředí.

Klíčová slova: biodiverzita; dynamika lesa; struktura porostů; fytocenologie; evropsky významná lokalita Kozínek



Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years

Vojtěch Hájek¹, Zdeněk Vacek^{1,*}, Stanislav Vacek¹, Lukáš Bílek¹,
Romana Prausová², Rostislav Linda¹, Daniel Bulušek¹, Ivo Králíček²

¹ Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Department of Silviculture, Kamýcká 129, CZ – 165 21 Prague, Czech Republic

² University of Hradec Králové, Faculty of Science, Rokitanského 62, CZ – 500 03 Hradec Králové, Czech Republic

Abstract

Species composition along with spatial and age structure are the main attributes of forest ecosystems. The diversity of scree forests and herb-rich beech forests was analyzed in the Broumovsko Protected Landscape Area, the Czech Republic. The paper objective was to evaluate forest structure and dynamics of species diversity of tree layer, natural regeneration and herb layer in the period 1961–2016. Scree forests were structurally, and species very rich forest stands, in herb-rich beech forests the stands were of medium richness. Studied stands managed by small-scale methods, in the past especially by coppicing and later by shelterwood and selection felling, have maintained high species biodiversity during the 55 years of observation. Substantially higher biodiversity was found out in scree forests compared to herb-rich beech forests. Based on the comparison of predominantly coppiced forest stand and stand of generative origin at sites of scree forests, coppice have maintained higher biodiversity than high forests. Species richness increased during the observation period, but species evenness had mostly decreasing tendency. Species heterogeneity in coppiced scree forests increased in tree layer and natural regeneration, but it decreased in herb layer; inverse dynamics was observed in the high forests. Changes in biodiversity dynamics were remarkable for coppice, while high forests showed relatively high level of stability. During study period herb population of light-demanding species and species characteristic for broadleaved forests decreased, while an increase in shade tolerant, moisture-demanding and nutrient-demanding species, especially nitrophilous species was confirmed. Moreover, occurrence of thermophilic plants increased, respectively cold-tolerant plant population decreased in relation to climate change.

Key words: biodiversity; forest dynamics; stand structure; phytosociology; Natura 2000

Editor: Bohdan Konôpka

1. Introduction

Conservation of biological diversity is a crucial goal for sustainable management in forests (Piussi & Farrell 2000; Specker 2003; Machar et al. 2017). This is consistent with the present trend of forest management in Europe supporting higher biological diversity by the increased use of natural regeneration and creation of a higher proportion of mixed forests (Matuszkiewicz et al. 2013; Slanař et al. 2017). According to Lindenmayer (2000) the species composition of forest stand belongs among the most important elements of forest ecosystem sustainability and productivity. Species composition along with spatial and age structure are the main attributes of forest stand, influencing the ecosystem function and are mutually related with each other (Crow et al. 2002; Bulušek et al. 2016). The species composition

of forest stands influences both the forest biotope by providing different cover and the microsite conditions and nutrient cycle in a forest ecosystem (Carvalho 2011; Vacek et al. 2015a, 2017b).

The tree species composition of forest stands is affected by many factors and requirements of the particular tree species. These mechanisms may have a direct influence on self-regulatory changes in the species composition and a mutual interaction in forest stands (Wilson 2011; Vacek 2014b). Among the most important factors are e.g. requirements for nutrients and light, growth or flowering phenology, long-term history of plant community and the type of forest management (Lindenmayer et al. 2000; Silvertown 2004; Kneewshaw & Prévost 2007; Paal et al. 2011; Lhotka 2013). Particularly silvicultural practices in the past often influenced the species

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

composition of a given forest stand (Battles et al. 2001; Sitzia et al. 2012; Vacek et al. 2017a). Fluctuations in the natural environment belong to other important factors, mainly specific pressure of pests (Ammer 1996), air pollution load (Král et al. 2017) and extreme climate events (Serra-Diaz et al. 2012). In recent years, biodiversity and structure of forest ecosystems is strongly affected by ongoing climatic change (Čermák et al. 2018; Vacek et al. 2019a). Global warming, long-term droughts, frequent windstorms and fires and secondary fungal pathogens, insects (especially bark beetle) and other pests have caused distinct changes in species diversity and its distributions (Iverson & Prasad 2001; Morin et al. 2018). On the other site, forest biodiversity may mitigate climate change impacts (Hisano et al. 2018). In general, forest tree species have relatively low colonization capacity and therefore they have lower competitiveness compared to the species with wide ecological amplitude (Wulf 2003; Matuszkiewicz et al. 2013).

Tree species composition of near-natural forests can be considered as a certain expression of regeneration processes, which are highly stochastic phenomena, and so species abundance and representation may fluctuate substantially (Vacek et al. 2014a; Remeš et al. 2015; Bošela et al. 2016). Natural regeneration and subsequent interspecific interactions at this juvenile stage are influenced mainly by favourable microsite conditions in which seeds can survive, germinate and produce seedlings, and by seed availability (Snyder & Chesson 2004; Vacek et al. 2015a). According to Paluch & Jastrzębski (2013) an increase in the representation of one species in relation to another species is one of the factors increasing its reproduction chances. On the other hand, factors such as pathogens (Paluch & Stępniewska 2012), vegetation cover (Beckage et al. 2005), distance between parent trees (Packer & Clay 2003), light availability (Kunstler et al. 2005), soil moisture (Arrieta & Suarez 2005), herbivores (Vera 2000) or other animals feeding on seeds (Lucas-Borja et al. 2012) can strongly influence regeneration success of particular tree species. So especially food-attractive broadleaved tree species and silver fir (*Abies alba* Mill.) are often eliminated from forest stands while considerably lower food attractiveness is evident in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) – (Motta 2003; Vacek et al. 2015b, Mattila & Kjellander 2017, Meier et al. 2017).

Studied herb-rich beech forests and scree forests in nature protection area (Natura 2000) Kozínek have maintained a high degree of forest stand naturalness and therefore a research on their diversity was launched in 1961. Long-term research plots are the most valuable objects for monitoring changes in forest ecosystems (Bakker et al. 1996). Currently the importance of these researches is confirmed by increasing number of publications dealing with long-term dynamics of forests (Hédl et al. 2017; Heinrichs & Schmidt 2017).

The objective of the present paper was to determine changes in species diversity of tree layer, tree natural regeneration and herb layer of beech forests ecosystems from 1961 to 2016 in protected area with emphasis on structural and overall diversity of tree layer in 2016. Basic questions were: 1) How varied the biodiversity in coppice, coppice with standards (combined forest) and high forest? 2) What species and structural changes of forest stands occurred over the past 55 years in Kozínek? 3) Did distinct changes of species diversity appear in herb layer of scree forest and herb-rich beech forests? 4) Which factors caused changes in diversity of vegetation?

2. Material and methods

2.1. Study site

The research was conducted on five permanent research plots (PRP) situated in the locality Kozínek (Fig. 1, Table 1) – a protected locality in the Natura 2000 network. It was established on the area of 84.08 ha in 2004 as Special Area of Conservation (SAC) and Special Protection Area (SPA) – (AOPK 2004). The Kozínek SAC (CZ 0520507) is important for abundant occurrence of the priority biotope of scree forests (L4) along with biotopes of rock outcrops (S1.1) and also for its vast area of herb-rich beech forests (L5.1). By the representation of units L4 and S1.1 it is the most important locality in southern part of the Broumovsko Protected Landscape Area (PLA). Altitude of the locality above sea level is 378–504 m. The slopes with many rock outcrops of the valley are deeply cut into marlstone tablelands. The bedrock is mostly built of cretaceous sediments, of middle and lower Turonian or upper Cenomanian, while fluvial and fluvial-deluvial quaternary sediments are also represented (Vejlupek 1986, 1990). Prevailing soil types are Pararendzinas, Cambisols and Rankers (Mikeska et al. 2000). Climatically, according to the Hronov meteorological station (378 m a.s.l.) the Kozínek locality belongs to a moderately warm region (MT7 region; Quitt 1971) with average annual temperature of 7.2 °C and annual precipitation amount of 742 mm (Vesecký 1961; Tolasz et al. 2007). In relation to climatic change, temperature increased by 1.8 °C in period 1963–2017, while no changes were observed in precipitation regime.

Scree forests are composed of the plant associations *Aceri-Carpinetum*, *Mercuriali-Fraxinetum* and also *Lunario-Aceretum* to a lesser extent; herb-rich beech forests consist of the associations *Aceri-Fagetum*, *Asperulo-Fagetum* and *Dentarioenneaphylli-Fagetum*, and also of the association *Tiliocordatae-Fagetum*, which is a transition between beech forests and scree forests (Faltysová et al. 2002). Stand on PRP 2 and 3 was a high forest, coppice with standards (combined forest) were presented on PRP 1 and 4 (8% of trees) and coppice was characterized on PRP 5.

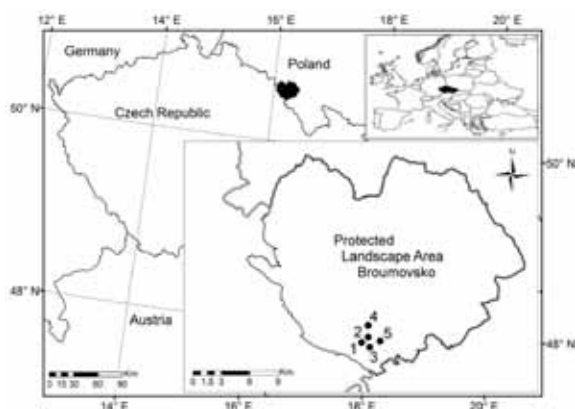


Fig. 1. Localization of permanent research plots 1 – 5 at Kozínek Special Area of Conservation.

3 – trees reaching a heights $> 1/2$ the height of the main level trees and $< 1/3$ of the length of their crown, 4 – tree individuals of heights > 130 cm and $< 1/2$ the height of the trees of the main level, 5_{1a} – individuals of heights in range 25 – 130 cm, 5_{1b} – individuals of heights < 25 cm, 5_2 – seedlings with uterine petals. In grades 1 – 4 average height, DBH and number of individuals were recorded for all tree species on the image area. For individual grades 5_{1a} , 5_{1b} and 5_2 , the average number for each species per 1 m^2 was stated. In 2016, this scale was modified for comparing both periods, where grades 5_{1b} , 5_{1a} and part of the grade 4 were indicated as natural regeneration (data recalculated from 2016 to 1961 for threshold value of DBH = 4 cm) and classes 1 – 3 and the rest of grade 4 as tree layer.

Table 1. Overview of the basic characteristics of permanent research plots (PRP) 1 – 5.

PRP	GPS	Age	Height [m]	DBH [cm]	Volume [m^3ha^{-1}]	Altitude [m]	Exposure	Gradient [°]	Plant associations	Forest type	Soil type
1	50°30'05.0" N 16°11'57.6" E	146	22	37	593	425	SE	45	<i>Aceri-Carpinetum</i>	Combined forest	Leptosol skeletal
2	50°30'10.5" N 16°12'22.6" E	162	25	44	591	435	S	29	<i>Asperulo-Fagetum</i>	High forest	Cambisol skeletal
3	50°29'57.1" N 16°12'17.4" E	118	27	35	699	420	NE	36	<i>Tilio cordatae-Fagetum</i>	High forest	Cambisol skeletal
4	50°30'49.8" N 16°12'49.0" E	148	17	35	612	440	W	40	<i>Tilio cordatae-Fagetum</i>	Combined forest	Leptosol calcaric
5	50°30'09.5" N 16°12'45.2" E	73	18	26	340	430	W	28	<i>Mercuriali-Fraxinetum</i>	Coppice	Leptosol calcaric

2.2. Data collection

Midpoints of permanent research plots (PRP) at Kozínek SAC were always located near the central tree of typological plots dating back to 1961. In 2016 Field-Map technology (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.) was used to determine the structure of the tree layer of tree species in forest ecosystems on five PRP of 50×50 m in size ($2,500\text{ m}^2$). Using this system, the position of all tree layer individuals of breast height diameter (DBH) ≥ 4 cm (to 1 mm accuracy) on five PRP and crown projections at a minimum of four directions perpendicular to each other were localized. In the tree layer tree heights and heights of live crown base were measured by a Vertex laser hypsometer (to 0.1 m accuracy).

In 2016 natural regeneration (seedlings older than 1 year, DBH < 4 cm) was measured on PRP in 10×50 m (500 m^2) transects that were representative with regard to regeneration. These characteristics of natural regeneration were measured: position, heights, heights of green crown base and crown width.

Phytocoenological relevés on PRP 1 – 5 were recorded in 1961 by Dr. Gregor according to the combined Braun-Blanquet abundance/dominance scale as adapted and later published by Zlatník within the particular height layers (Zlatník 1978). The same modified methodology was used in 2016 by prof. Vacek. Scale used for the 1st monitoring according to Zlatník (1978) was following: 1 – predominant trees (dominant), 2 – main level trees,

In summary, herb layer on PRP was evaluated in circular plot around the central soil probe covering an area of 490 m^2 ($r = 12.5$ m) in both periods (1961, 2016). In 1961, natural regeneration was evaluated in the same circular plot (size 490 m^2 ; 500 m^2 in 2016). In this year, tree layers were described and evaluated on a larger circular area with radius $r = 15$ m (size 707 m^2 ; $2,500\text{ m}^2$ in 2016).

2.3. Data processing

Tree species and structural diversity were evaluated by following indices: species richness D_1 (Margalef 1958) and D_2 (Menhinick 1964), species heterogeneity λ (Simpson 1949) and H' (Shannon 1948) and species evenness E_1 (Pielou 1975) and E_2 (Hill 1973). Structural and overall diversity was evaluated by these indices: Arten-profile index A (Pretzsch 2006), diameter TM_d and height differentiation index TM_h (Füldner 1995), index of non-randomness α (Pielou 1959, Mountford 1961), aggregation index R (Clark and Evans 1954) and total diversity index B (Jaehne and Dohrenbusch 1997). The criteria for these indices are given in Table 2.

The program PointPro (Zahradník, ČZU) was used to calculate the characteristics describing the spatial pattern of the overstorey. The test of significance of deviations from expected values for the random arrangement of points was done by Monte Carlo simulations. Basic stand characteristics and structural diversity of the tree

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

Criterion	Quantifiers	Label	Reference	Evaluation
Species diversity	Species richness	D_1 (Mai)	Margalef 1958	minimum $D=0$, higher D = higher values
		D_2 (Mei)	Menhinick 1964	
	Species heterogeneity	λ (Sii)	Simpson 1949	range 0 – 1; minimum $\lambda=0$, maximum $\lambda=1$
		H' (Shi)	Shannon 1948	
Species evenness	Species evenness	E_1 (Pii)	Pielou 1975	range 0 – 1; minimum $E=0$, maximum $E=1$
		E_2 (Hi)	Hill 1973	
Vertical diversity	Arten-profile index	A (Pri)	Pretzsch 2006	range 0 – 1; balanced vertical structure $A < 0.3$; selection forest $A > 0.9$
Structure differentiation	Diameter diff. Height diff.	TM_d (Fi) TM_h (Fi)	Füldner 1995	range 0 – 1; low $TM < 0.3$; very high differentiation $TM > 0.7$
Horizontal structure	Index of non-randomness	α (Pi&Mi)	Pielou 1959; Mountford 1961	mean value $\alpha = 1$; aggregation $\alpha > 1$; regularity $\alpha < 1$ mean value $R = 1$; aggregation $R < 1$; regularity $R > 1$
	Aggregation index	R (C&Ei)	Clark & Evans 1954	
Complex diversity	Stand diversity	B (J&Di)	Jaehne & Dohrenbusch 1997	monotonous structure $B < 4$; uneven structure $B = 6 - 8$; very diverse structure $B > 9$

layer were evaluated by the simulator SIBYLA (Fabrika & Ďurský 2005). Based on the measured dendrometric data stand characteristics including stand volume (Petráš & Pajčík 1991), stocking (Reinike 1933) and canopy density (crown closure and crown projection area) were computed. Localization figures were made in ARCGIS program (Esri). Ellenberg's indicator values (EIV) documenting ecological preferences of species were used for the interpretation of changes in environmental conditions. For each relevé unweighted means of EIV were computed for light, nutrients, moisture, soil reaction, temperature and continentality (Ellenberg et al. 1992). Analyses were processed in R software (R Core Team 2018). The differences in species diversity indices of tree layer, natural regeneration and vegetation cover between 1961 and 2016 and among research plots were separately tested by paired t-test. In addition, canopy of tree layer and herbal cover with species diversity were tested by the Pearson correlation coefficient. Unconstrained principal component analysis (PCA) in the CANOCO program (Šmilauer & Lepš 2014) was used to analyse relationships among species diversity of tree layer, herb layer and natural regeneration and stand characteristics, canopy parameters, soil type, forest type, plant associations and time in order to reveal similarity of five PRP in course of

time (1961, 2016). Data were centred and standardized during the analysis.

3. Results

3.1. Tree layer structure

In 2016, the number of live trees ranged from 240 to 720 trees ha^{-1} with the stand density index (SDI) 0.70 ± 0.09 SD (Table 3). The stand volume was $340 - 699 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ in 2016, the highest stand volume of $699 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ was on PRP 3 and the lowest volume of $340 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ was on PRP 5. The tree layer was composed by three dominant species: European beech (*Fagus sylvatica* L.), Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.; Table 3, Fig. 2). Beech was the dominant species on all research plots with the exception of PRP 5. On PRP 2 its volume share was nearly 99% almost without any admixture, on PRP 4 than 83%. The maple was dominantly abundant on PRP 5 (42%), while on other plots without PRP 1 (18%) maple did not exceed 4%. Lime was relatively abundant on PRP 3 (35%), while on other plots it reached the maximum of 4%. The share of other tree species (*Carpinus betulus* L., *Picea abies* [L.] Karst., *Quercus petraea* [Matt.] Liebl.)

Table 3. Basic stand characteristics of permanent research plots 1 – 5 in 2016.

PRP	Age	Crown closure	Crown projection [ha]	Stand density index	PAI [m ³ ha ⁻¹ y ⁻¹]	MAI	Tree species ¹⁾	Height [m]	DBH [cm]	Stand volume [m ³ ha ⁻¹]	Number of trees [trees ha ⁻¹]	Basal area [m ² ha ⁻¹]
1	146	0.94	3.48	0.76	6.8	4.1	E. beech	26.2	47.9	274	104	18.6
							S. maple	27.8	55.0	108	32	7.5
							E. hornbeam	20.6	33.3	80	88	7.6
							N. maple	20.6	28.4	43	56	3.5
							S. elm	17.8	28.5	41	68	4.3
2	162	0.87	2.28	0.55	7.0	3.6	E. ash	23.3	31.7	28	36	2.8
							E. beech	28.9	49.5	582	184	35.4
							E. beech	28.7	38.1	417	240	27.3
3	118	0.94	3.21	0.79	8.2	5.9	S.-l. lime	27.4	34.8	246	176	16.7
							S. maple	23.7	27.8	27	36	2.1
							E. beech	16.8	38.0	505	300	33.9
4	148	0.92	2.93	0.71	6.5	4.1	N. spruce	27.4	43.2	69	44	6.4
							S. fir	31.3	47.9	28	12	2.1
							S. maple	18.7	25.7	142	288	14.9
							E. beech	18.1	32.4	53	64	5.2
5	73	0.90	2.63	0.71	8.9	5.4	S. oak	19.2	32.0	46	64	5.1
							S. birch	17.5	23.2	27	88	3.7
							S. fir	22.1	31.7	17	20	1.5

Notes: ¹⁾ tree species reaching $\geq 5\%$ share.

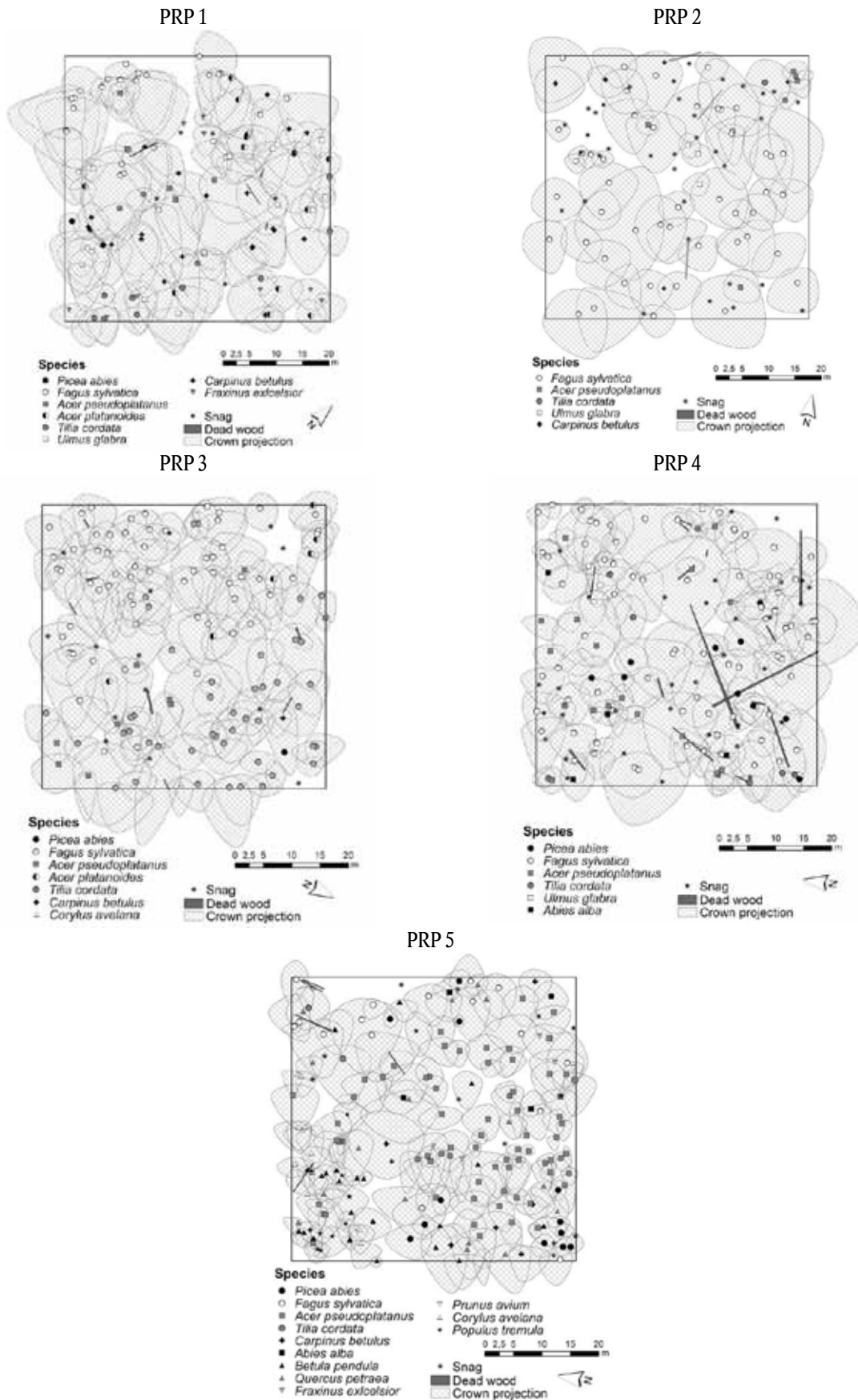


Fig. 2. Horizontal structure of forest stands on permanent research plots 1 – 5 in 2016.

ranged from 0 to 13%. Average basal area in 2016 was 36.7 – 47.0 m² ha⁻¹, periodic annual increment (PAI) ranged from 6.5 to 8.9 m³ ha⁻¹ y⁻¹ and mean annual increment (MAI) was 3.6 – 5.9 m³ ha⁻¹ y⁻¹.

Spatial pattern of tree layer on PRP 1 was aggregated according to both indices (Table 4), however it was not statistically significant in the case of *R*. On PRP 2 the horizontal structure of tree layer was regular (not significant by α). On PRP 3 – 5 the horizontal structure of individuals of tree layer was random to regular. The vertical structure of tree layer was distinctly diversified on PRP 1 and 2 according to *A*, on PRP 3 and 4 it was moderately differentiated and on PRP 5 it was weakly diversified. According to *TM_d* diameter differentiation was medium on all PRP while *TM_h* height differentiation was low on PRP 1, 3 and 5, and on PRP 2 and 4 it was medium. With respect to tree layer, PRP 1, 3 and 5 represented an extraordinarily diversified stand structure on, while the structural diversity on PRP 4 and 2 was considerably lower.

Table 4. Structural diversity of tree layer on permanent research plots 1 – 5 in 2016.

PRP	<i>A</i> (Pri)	<i>TM_d</i> (Fi)	<i>TM_h</i> (Fi)	α (Pi&Moi)	<i>R</i> (C&Ei)	<i>B</i> (J&Di)
1	0.718	0.371	0.296	1.620*	0.865	10.339
2	0.252	0.364	0.305	0.806	1.341*	7.088
3	0.497	0.369	0.266	0.980	1.083	9.272
4	0.546	0.496	0.429	1.085	1.057	8.648
5	0.674	0.374	0.289	1.173	1.072	11.277

Notes: *A* – Arten-profile index, *TM_d* – diameter differentiation index, *TM_h* – height differentiation index, α – index of non-randomness, *R* – aggregation index, *B* – total diversity index; *statistically significant (0.95 confidence interval) for spatial pattern – *R* and α indexes.

3.2. Species diversity of tree layer

The species richness according to tree layer *D₁* was high on PRP 1, 3 and 5 and it was medium on PRP 2 and 4 in 1961 (Table 5). Until 2016 a moderate increase of species diversity was observed on all PRP. Tree layer *D₂* was medium in 1961 on PRP 1, 3 and 5 and it was low on PRP 2 and 4. Until 2016 its slight to moderate increase to a medium level was found out on all PRP. In 1961 the species heterogeneity according tree layer λ was high on PRP 1, 3, 4 and 5 and medium on PRP 2. Over 55 years it moderately increased on PRP 5, on PRP 2–4 it decreased moderately. Tree layer entropy *H'* was high in 1961 on PRP 1 and 5, and it was medium on PRP 2 – 4. Until

2016 it moderately increased on PRP 5, and it decreased slightly to moderately on PRP 2 – 4. In 1961, the species evenness according to tree layer *E₁* indicated high biodiversity on PRP 1, 4 and 5, on PRP 2 and 3 medium biodiversity; in 2016 the species evenness was the same on PRP 1 and it moderately decreased on PRP 2 – 5. Tree layer *E₂* index indicated high biodiversity on PRP 1 and 3 in 1961 while medium diversity was recorded on PRP 2, 4 and 5. Until 2016 it moderately increased on PRP 3 whereas it moderately decreased on the other plots.

Comparing species diversity of tree layer in 1961 and 2016, forest stands showed several differences. In the course of 55 years, species richness in tree layer increased significantly (parameter *D₂*, paired t-test, $t = -7.22$, $df = 4$, $p = 0.002$), but no significant changes were observed in species heterogeneity ($p > 0.05$ in all cases). In terms of species evenness, there was found marginal insignificance in terms of decrease (parameter *E₁*, paired t-test, $t = 2.41$, $df = 4$, $p = 0.07$). Overall, the most substantial change occurred in coppice on PRP 5, where the species diversity increased by 17.3%, conversely high forest on PRP 3 showed its stability in diversity during study period (decrease -0.4%). The highest diversity was on PRP 5 and 1, while the lowest diversity was observed on PRP 2 representing high forest.

3.3. Species diversity of natural regeneration

The density of natural regeneration ranged on studied PRP from 13,880 recruits ha⁻¹ on PRP 4 to 186,462 recruits ha⁻¹ on PRP 2 with increasing share of maples and European ash compared to tree layer. Natural regeneration *D₁* (species richness) was high on PRP 1, 3 and 5 in 1961 whereas it was medium on PRP 2 and 4 (Table 6). Until 2016 it substantially increased on PRP 4, it was the same on PRP 2, on PRP 3 and 5 there was a moderate decrease and on PRP 1 a distinct decrease. Natural regeneration *D₂* was medium on PRP 1 in 1961, low on PRP 2 – 4 and very low on PRP 5. Until 2016 it substantially decreased on PRP 1 – 3 while it decreased moderately on PRP 4 and 5. In 1961 natural regeneration λ (species heterogeneity) was high on PRP 1, 3, 4 and 5 and medium on PRP 2. Over 55 years it increased moderately on PRP 2 and 4 while vice versa on PRP 1, 3 and 5. Natural regeneration entropy *H'* was high in

Table 5. Change of species diversity of tree layer on permanent research plots 1 – 5 from 1961 to 2016.

PRP	Year	<i>n</i> (ind)		<i>D₁</i> (Mai)	<i>D₂</i> (Mei)	λ (Sii)	<i>H'</i> (Shi)	<i>E₁</i> (Pii)	<i>E₂</i> (Hi)	
1	1961	8		1.105	0.337	0.837	1.908	0.917	0.892	
	2016	8	→	1.155	0.387	↗	0.836	1.912	↗	0.885
2	1961	4		0.525	0.229	↗	0.477	0.911	↘	0.613
	2016	5	↗	0.730	0.323	↗	0.394	0.823	↘	0.509
3	1961	7		0.919	0.268	↗	0.662	1.342	↘	0.693
	2016	7	→	0.969	0.317	↗	0.620	1.175	↘	0.729
4	1961	6		0.762	0.225	↗	0.672	1.420	↘	0.653
	2016	6	→	0.812	0.276	↗	0.559	1.172	↘	0.568
5	1961	7		1.031	0.382	↗	0.723	1.566	↗	0.690
	2016	13	↗	1.672	0.447	↗	0.794	1.975	↗	0.620

Notes: *n* – number of species, *D₁* and *D₂* – indexes of species richness, λ and *H'* – indexes of species heterogeneity, *E₁* and *E₂* – indexes of species evenness; code abbreviation of species diversity tendency over 55 years: ↘ decreasing index value, ↗ increasing index value, → no change index value.

1961 on PRP 1, 3–5, and medium on PRP 2. Until 2016 there was a moderate increase on PRP 2 and 4, a substantial decrease on PRP 1 and 5, and a moderate decrease on PRP 3. Natural regeneration E_1 (species evenness) indicated in 1961 high biodiversity on PRP 1, 3–5 and medium biodiversity on PRP 2. Over 55 years it slightly increased on PRP 2 while it moderately decreased on PRP 1, 3–5. Natural regeneration E_2 indicates in 1961 high biodiversity on PRP 1, 3–5 and medium biodiversity on PRP 2. Until 2016 it moderately increased on PRP 2, it was the same on PRP 4, on PRP 1 and 3 it moderately decreased and on PRP 5 it substantially decreased.

Comparing species diversity of natural regeneration in 1961 and 2016, plots showed also several significant differences, similarly such as in tree layer. Comparing PRP at the beginning and the end of the observation period, there were significant decrease in species richness trough all PRP (parameter D_2 , paired t-test, $t = 2.8$, $df = 4$, $p = 0.049$). No significant changes were observed in species heterogeneity ($p > 0.05$), while marginal insignificance was found in species evenness (parameter E_1 , paired t-test, $t = 2.17$, $df = 4$, $p = 0.10$). Overall, the most substantial change occurred on PRP 1, where the species diversity decreased by 41.9%, conversely PRP 4 showed its stability in diversity for 55 years (increase 4.2%). The highest species diversity was in coppice with standards on PRP 4, while the lowest diversity was observed in high forest on PRP 2.

3.4. Species diversity of herb layer

The species richness of herb layer was high in 1961 on PRP 1–3 and very high on PRP 4 and 5 (Table 7). Until 2016 it increased rather substantially on PRP 1–4, only

on PRP 5 it moderately decreased. Herb layer λ (species heterogeneity) was high in PRP 1–5 in 1961. Until 2016 there was a moderate increase on PRP 2 and 3, and it decreased moderately on PRP 1. Herb layer entropy H' was high in 1961 on PRP 4, and medium on PRP 1–3 and 5. Until 2016 it increased moderately on PRP 2–4, while opposite dynamics were on PRP 1 and 5. Herb layer E_1 (species evenness) indicated in 1961 high biodiversity on PRP 4 and medium biodiversity on PRP 1–3 and 5 while in 2016 it moderately decreased on all PRP. Herb layer E_2 indicated in 1961 high biodiversity on PRP 4 and medium biodiversity on PRP 1–3 and 5. Until 2016 it moderately increased on PRP 3 and 5, and it moderately decreased on PRP 1 and 2.

Comparing species diversity of herb layer in 1961 and 2016, PRP showed no significant difference. Species richness showed marginal insignificance in term of increase (parameter D_1 , paired t-test, $t = -2.6$, $df = 4$, $p = 0.06$) and no significant changes were observed in species evenness and especially in species heterogeneity (parameter H' , paired t-test, $t = 0.03$, $df = 4$, $p = 0.98$). Overall, the most substantial change in species diversity occurred in high forest on PRP 3 (increase 11.2%), respectively the minimum changes in coppice on PRP 5 (decrease -2.0%), both conversely than in tree layer and natural regeneration. The highest species diversity was on PRP 4, while the lowest diversity on PRP 3 in 1961, respectively on PRP 1 in 2016.

Retreating species were mainly light demanding ones like *Veronica chamaedrys* agg., *Hypericum hirsutum*, *Melica nutans* and *Fragaria vesca*. Partly disappeared also species typical for broadleaved forests like *Lilium martagon*, *Viola mirabilis* and *Poa nemoralis* and also cold-tolerant species (*Actaea spicata*, *Campanula trache-*

Table 6. Change of species diversity of natural regeneration on permanent research plots 1–5 from 1961 to 2016.

PRP	Year	n (ind)	D_1 (Mai)	D_2 (Mei)	λ (Sii)	H' (Shi)	E_1 (Pii)	E_2 (Hi)
1	1961	9	1.227	0.345	0.824	1.844	0.839	0.880
	2016	8	0.657	0.039	0.608	1.219	0.586	0.651
2	1961	7	0.831	0.189	0.476	1.015	0.522	0.517
	2016	13	0.824	0.025	0.691	1.397	0.583	0.735
3	1961	7	0.967	0.214	0.715	1.505	0.724	0.717
	2016	11	0.880	0.038	0.599	1.158	0.483	0.685
4	1961	7	0.767	0.140	0.687	1.372	0.705	0.745
	2016	11	1.048	0.093	0.750	1.612	0.672	0.746
5	1961	13	1.301	0.095	0.821	2.001	0.758	0.718
	2016	13	1.159	0.074	0.550	1.339	0.522	0.433

Notes: n – number of species, D_1 and D_2 – indexes of species richness, λ and H' – indexes of species heterogeneity, E_1 and E_2 – indexes of species evenness; code abbreviation of species diversity tendency over 55 years: \(\searrow\) decreasing index value, \(\nearrow\) increasing index value, \(\rightarrow\) no change index value.

Table 7. Change of species diversity of herb layer on permanent research plots 1-5 from 1961 to 2016.

PRP	Year	n (ind)	D_1 (Mai)	D_2 (Mei)	λ (Sii)	H' (Shi)	E_1 (Pii)	E_2 (Hi)
1	1961	19	4.801	2.915	0.822	2.053	0.697	0.680
	2016	26	6.759	4.091	0.688	1.746	0.536	0.633
2	1961	16	3.744	1.859	0.792	1.866	0.646	0.699
	2016	24	5.008	2.415	0.812	2.015	0.634	0.663
3	1961	14	3.150	1.778	0.779	1.922	0.728	0.604
	2016	23	4.918	2.457	0.835	2.191	0.699	0.639
4	1961	33	9.160	5.753	0.939	3.008	0.860	0.799
	2016	38	10.374	6.387	0.942	3.073	0.845	0.794
5	1961	41	9.033	4.479	0.863	2.587	0.697	0.513
	2016	40	8.514	4.049	0.858	2.396	0.649	0.605

Notes: n – number of species, D_1 and D_2 – indexes of species richness, λ and H' – indexes of species heterogeneity, E_1 and E_2 – indexes of species evenness; code abbreviation of species diversity tendency over 55 years: \(\searrow\) decreasing index value, \(\nearrow\) increasing index value, \(\rightarrow\) no change index value.

lium, *Abies alba*, *Picea abies*). On the contrary, increase was confirmed in the case of shade tolerant species like *Athyrium filix-femina*, *Geum urbanum*, *Viola reichenbachiana* and seedlings of tree species (*Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*). Increase in case of thermophilic plants was also observed (*Heptica nobilis*, *Isopyrum thalictroides*, *Acer platanoides*, *Carpinus betulus*). From nitrophilous species increase was also recorded (*Urtica dioica*, *Galeobdolon montanum* and invasive *Impatiens parviflora*).

3.5. Relationships among species diversity and stand characteristics

Results of the PCA analysis are presented in the form of the ordination diagram in Fig. 3. The first ordination axis explained 32.8%, the first two axes together 57.3% and the first four axes together 85.1% variability data. The first axis x represented age, volume and canopy of tree layer, but also species richness of regeneration. Second axis y represented regeneration canopy with species evenness of regeneration. All indices of stand species diversity positively correlated to each other, while these parameters were negatively correlated with degree of naturalness (closer to autochthonous stands), regeneration canopy and species evenness of herb layer. Volume, age and canopy of tree layer were increasing in the course of time, while species diversity of regeneration and species richness of vegetation were decreasing in time. Canopy of tree layer were negatively correlated with regeneration D_1 ($r = -0.70$, $p < 0.05$), λ ($r = -0.63$, $p < 0.05$) and H' ($r = -0.75$, $p < 0.01$) and regeneration canopy ($r = -0.64$, $p < 0.05$). Cover herb was negatively correlated with species diversity of natural regeneration and herb too, especially herb layer λ ($r = -0.79$, $p < 0.01$) and H' ($r = -0.70$, $p < 0.05$) and regeneration E_2 ($r = -0.74$, $p < 0.01$). Species indices of individual layers (herb, tree, natural regeneration) were often very significantly correlated ($p < 0.001$), in the greatest extent in the tree layer. The dynamics of parameters in the course of 55 years was remarkable especially for coppice stands on the PRP 5, as marks of each record are relatively distant from one another, whereas marks for PRP 2 and 3 representing the high forests were relatively close together in the diagram. Slope and regeneration richness had relatively small importance for the explanation of the data variability. PRP were very different amongst one another; high forests on skeletal cambisol occupied the right part of the diagram typical for higher stand volume and age of tree layer, coppice or combined forest (coppice with standard) on leptosols were characterized by higher species diversity. According to the plant associations the greatest overall species diversity was observed at *Mercuriali-Fraxinetum*, the lowest at *Asperulo-Fagetum*.

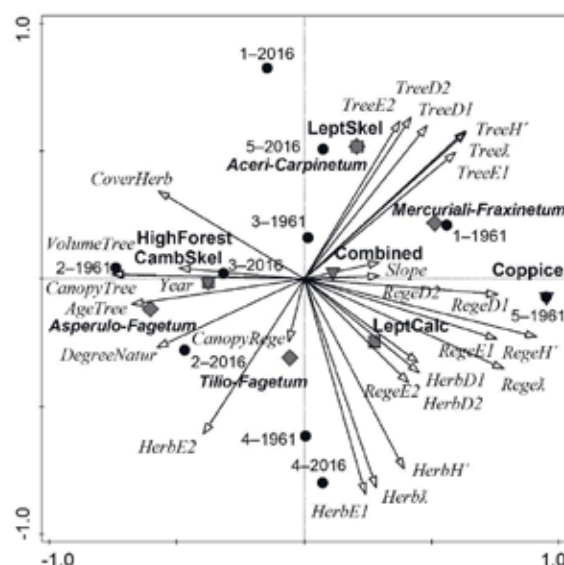


Fig. 3. Ordination diagram showing results of PCA analysis of relationships among species diversity of tree layer, herb layer and natural regeneration ($E1$ and $E2$ species richness, H' and λ species heterogeneity, $D1$ and $D2$ species evenness, $Rege$ natural regeneration); stand characteristics ($AgeTree$ mean age of stand, $VolumeTree$ stand volume, $Slope$ of plot); canopy parameters ($CanopyRege$, $CanopyTree$, $CoverHerb$); soil type ($CambSkel$ Cambisol Skeletic, $LeptSkel$ Leptosol Skeletic, $LeptCalc$ Leptosol Calcaric); forest type ($Coppice$, $High Forest$, $Combined$ variant of the previous two type), plant associations (*Tilio cordatae-Fagetum*, *Aceri-Carpinetum*, *Asperulo-Fagetum*, *Mercuriali-Fraxinetum*) and time ($Year$). Code abbreviation: ● identification of PRP and year of the record (1961, 2016), ◆ plant associations, ■ soil type and ▼ forest type.

4. Discussion

4.1. Structure and diversity of tree layer

Based on our results, the stand volume ranged from $340 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ on PRP 5 (coppice forest) to $699 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ on PRP 3 (high forest) in 2016. Similarly, the highest timber production was observed in high forest in Český kras PLA, respectively the lowest stand volume in coppice (Vacek et al. 2019b). In relation to spatial distribution, pronounced variability of the horizontal structure of tree layer has been revealed. On PRP 1 the structure was aggregated, on PRP 2 it was regular and on PRP 3–5 random to regular. Our results are consistent with those of Szwagrzyk & Czerwczak (1993), who studied tree distribution in old-growth forest stands in the Czech Republic and in Poland. They stated that the dominant spatial distribution of trees tends to be between random and regular arrangement. Similar results for trees with diameter at breast height larger than 35 cm from near-natural forest were reported by Szwagrzyk et al. (1997). Also, von Oheim et al. (2007) reported random distribution of canopy-forming full-grown trees on 8 ha of near-natural forest in north-eastern Germany. Similar

results from the beech forest of Sudeten range in the Czech Republic and Poland are reported by Vacek et al. (2014a, 2015c) and Bulušek et al. (2016). The total stand diversity was the highest in coppice (PRP 5), while the lowest was observed in high forest (PRP 2). The lowest biodiversity was also documented in lowland forest in middle Bohemia, although the highest total diversity was found in coppice with standards (Vacek et al. 2019b).

For the tree layer (such as herb layer), the highest number of species was recorded on PRP 5 in 2016. It is a plot in the scree forest that can be classified as overgrown coppice because 58% of the trees originated from shoots. In spite of its lowest age the forest stand on this plot has very high biodiversity. This trend, but less pronounced, was observed on the other plots in scree forests, especially on PRP 1 with 20% of the trees of vegetative origin and on PRP 4 with 8% of the trees of vegetative origin. There was an opposite trend in the herb-rich beech forest stand on PRP 2 (high forest).

On PRP 1 – 4 the number of species in the tree layer has not changed at all. A pronounced change has occurred only on PRP 5, where their number has increased almost to a double, which is caused by taking the relevés of forest stand shortly after coppicing when some species of trees have not grown up to the tree layer yet. Generally, species richness of tree layer significantly increased, while species evenness decreased during the observed 55 years. Comparable trend was observed from lowland stands during forest dynamics of 15 years (Vacek et al. 2019b). Overall, the most substantial change (diversity increase by 17%) occurred in coppice on PRP 5. Conversely, studies from Denmark (Strandberg et al. 2005) and in Italy (Ciancio et al. 2006) showed decreasing biodiversity trend in coppice forests.

4.2. Diversity of natural regeneration

On PRP 2 – 4 number of natural regeneration species increased by 57 – 86%, on PRP 5 it remained the same and on PRP 1 it decreased by 11%. The highest increase in the number of natural regeneration species was observed in herb-rich beech forest. On all plots except PRP 5 the number of individuals of particular species of natural regeneration increased several times. The increase of the beech natural regeneration over the past two decades was also documented by many researches in the Sudeten range (Vacek et al. 2015a; Slanař et al. 2017). Expansion of beech can be explained by air pollution load (high SO₂ concentrations) fading from the 80's and 90's (Králiček et al. 2017; Vacek et al. 2017a; Šimůnek et al. 2019) and tree species distribution shift due to climatic change (Kramer et al. 2010; Dulamsuren et al. 2017). The highest species diversity was in coppice with standards (PRP 4), while the lowest diversity was observed in high forest (PRP 2).

In the studied locality partial eutrophication of vegetation have taken place since 1961 (Hédli et al. 2010). Among the commonly appearing tree seedlings, newly occur *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra* and *Acer* sp. that further contribute by their litterfall to eutrophication (Hofmeister et al. 2004). The trend of nutrient increase in the environment is evident from a comparison of EIV for nutrients and from soil analyses. The trend of eutrophication is very frequent in lowland forests (Van Calster et al. 2007; Keith et al. 2009). It is due to two factors that started to act approximately at the same time and that cannot be fully separated from each other. One factor is atmospheric deposition of nitrogen that has increased twice since the mid-20th century (Falkengren-Grerup 1995; Dentener et al. 2006; Hůnová et al. 2017), the other is a change in the management regime (Rackham 2008; Verheyen et al. 2012). Unlike the previous intensive removal of biomass, now organic matter remains in the environment and is accumulated there (Dzwonko & Gawroński 2002). Eutrophication is also fostered by the above-mentioned higher representation of tree species requiring more nutrients in the environment (Hofmeister et al. 2004).

Generally, newly appearing were shade-tolerant trees seedlings. On the other side in relation to climate change, increase occurrence of *Acer platanoides* and *Carpinus betulus* and decrease of *Abies alba* and *Picea abies* was observed in natural regeneration and may be closely related to rising temperature in study area. Decline of *Picea abies* in middle-elevations and increase of broad-leaved lowland tree species due to climatic change was observed also in other studies (Falk & Hempelmann 2013; Sedmáková et al. 2019). Similarly, decline of *Abies alba* in changing environmental conditions was documented by Mrkva (1994) and Mikulenkova et al. (2020).

The frequently reported impact of red deer on vegetation – in many localities causing severe browsing and bark stripping damage to regeneration (Corney et al. 2008; Rogers et al. 2008; Hédli et al. 2010; Vacek et al. 2015b; Cukor et al. 2019), was not confirmed in our study.

4.3. Diversity of herb layer

In the herb layer the relative level of species richness has increased on all plots except PRP 5. The species heterogeneity on PRP 2-4 has increased moderately, while it decreased slightly to moderately only on PRP 1 and 5. It was proved at the Kozínek SAC that the higher species richness of herb layer is usually characteristic of forest stands with higher tree species diversity. Similar conclusions were drawn by Vockenhuber et al. (2011). Some studies reported positive relations between the diversity of tree layer and herb layer (Ingerpuu et al. 2003; Mölder et al. 2008), others did not find any significant relation (Borchsenius et al. 2004; Houle 2007). In the study of

Mölder et al. (2014) a positive relationship between the biodiversity of tree layer and herb layer was demonstrated in the Hainich National Park. In general, compared to coniferous forests higher biodiversity was observed in broadleaved forests (Berger & Puetzman 2000; Hart & Chen 2008).

Currently, the herb layer on the studied plots (except PRP 5) is more shaded and trophic than in 1961 thanks to more abundant natural generative regeneration. On PRP 1-5 the number of species in the herb layer increased by 15-64% while on PRP 5 it decreased by 2%. This increase is caused mainly by a high number of seedlings of different tree species. But the total number of species in all relevés on PRP 1-5 has not basically changed. In similar studies a moderate increase in the number of species in a relevé is reported (Thimonier et al. 1994; Wild et al. 2004; Van Calster et al. 2007; Šamonil & Vrška 2008), but mostly a moderate to pronounced decrease was observed (Hédl 2004; Rogers et al. 2008; Naaf & Wulf 2010; Kopecký et al. 2013). There are also studies showing that the number of species did not change in time (Taverna et al. 2005; Keith et al. 2009), which is consistent also with our results.

Scree forests were richer in species number than herb-rich beech forests in the studied locality. However, they were highly variable proportionally to their developmental stage. In scree forests the number of species in the herb layer was a reaction mainly to light quantity when the species diversity was decreasing with increasing overshadowing. In herb-rich beech forests the effect of lower light intensities did not have any influence, but the effect of a change in moisture played its role.

Declining species were mainly light-demanding ones (e.g. *Veronica chamaedrys* agg.). On the contrary, among the newly appearing ones there were shade-tolerant species (e.g. *Athyrium filix-femina*, *Geum urbanum*, *Viola reichenbachiana*). The majority of the above-mentioned newly appearing species are also plants requiring higher soil moisture. Among the newly appearing species, increased the representation of the species of nutrient-rich sites (e.g. *Gallium odoratum*) (Hofmeister et al. 2004). As a result of natural regeneration graminoids were also declining (mainly *Melica nutans* and *Poa nemoralis*). In relation to global warming, increase occurrence of *Hepatica nobilis* and *Isopyrum thalictroides* and decrease of *Actaea spicata* and *Campanula trachelium* was observed in study area.

In the forest vegetation due to an increase in the canopy closure (frequently caused by advanced natural regeneration) species were prospering that were adapted to overshadowing and specific conditions given by the leaf shedding of broadleaved species (e.g. *Hepatica nobilis*). The adaptation to restricted light access consists in a shift of phenological phases to earlier spring when the trees do not have any leaves yet, which allows the plants to receive sufficient solar radiation even in conditions of overshadowing (Dahlgren et al. 2006; Kopecký et al.

2013). An increase in the number of spring species was recorded by Brewer (1980) but von Oheim & Brunet (2007) reported a decrease.

Average Ellenberg's indicator values did not confirm any change in the moisture characteristics but other studies showed that the restriction of light and radiation into a forest stand decreases evapotranspiration from the undergrowth and the environment becomes more humid (Decocq et al. 2005; Hédl et al. 2010); on the contrary, moisture is decreasing with opening canopy (Hédl 2004).

There was no difference in EIV for the soil reaction, thus we conclude that the influence of acidification has not been evident in the area of Kozínek SAC in the last 55 years. Since the soil reaction has a crucial influence on diversity (Brunet et al. 1997; Hofmeister et al. 2009; Vacek et al. 2017a), an increase in soil acidity is considered as important factors changing the type of forest vegetation (Falkengren-Grerup 1995). The calcareous marlstone bedrock probably plays its role (Mikeska et al. 2000), acting as a buffer against acidification (Thimonier et al. 1994). However, in other areas changes caused by soil acidification were recorded (Hédl 2004; Van Calster et al. 2007). Important factors are atmospheric depositions of compounds, and forest succession and nitrogen accumulation in the environment that contributes to soil acidification (De Schrijver et al. 2006; Hůnová et al. 2017).

4.4. Effect of forest management

It is to state that studied forest stands which were managed by small-scale systems, in the past mainly by coppicing, and later by shelterwood and selection felling, have maintained high species biodiversity during the years of observation. Significantly higher biodiversity was observed in scree forests in comparison with herb-rich beech forests. Based on a comparison of PRP 5 (forest with prevailing coppice shoots in the tree layer) and PRP 3 (forest of generative origin) it is to conclude that at sites of scree forests coppice maintain higher biodiversity than high forests. Such a comparison is not available for herb-rich beech forests because they have always been regenerated generatively.

Similar results from forests where coppicing was abandoned were described by Corney et al. (2008), Rogers et al. (2008), Verheyen et al. (2012). Our results confirm the conclusions about vegetation changes presented by Mölder et al. (2008). Comparing different functional groups of forests Vockenhuber et al. (2011) found that higher tree diversity is consistent with an increased number of flowering herbs. It may be caused by plant functional groups that have different requirements for sources and therefore they have different reactions to gradients of ecological conditions (Tinya et al. 2009). Trees species often influence the herb layer by a change in the availability of resources and ecological conditions in the lower forest storeys (Barbier et al. 2008). It is especially

the influence of light availability for the herb layer, which is a result of different light transmittance through the tree crowns, or the influence on the soil structure and its acidity through litterfall and its decomposability (Mölder et al. 2014).

Our study provided results that are many times consistent with similar published researches from other areas in the Czech Republic and in other countries (Hédl 2004; Van Calster et al. 2007; Rogers et al. 2008; Rooney 2008; Baeten et al. 2009; Keith et al. 2009; Bunn et al. 2010; Hédl et al. 2010; Verheyen et al. 2012; Kopecký et al. 2013). At the Kozínek SAC it is mainly a gradual change in forest management, i.e. conversion of coppice forest to high forest that modified the forest environment. This assumption is consistent with Durak (2012), who considered the forest management method as one of the most important factors influencing forest site and stand conditions.

5. Conclusion

The studied nature protected area Kozínek of the Natura 2000 belongs to the most valuable remnants of natural mixed beech forests in the Czech Republic. Biodiversity of scree forests in the past managed as a coppice or coppice with standards was greater than in herb-rich beech forests in both observation periods. There are several potential causes of changes in the biodiversity of scree forests and herb-rich beech forests at Kozínek SAC. The main cause is a change in forest management from coppice forest to high forest while small-scale management methods have been maintained. Climate change has also influenced the species diversity dynamics, but on a smaller scale compared to silviculture practises. In this connection, increase in the population of thermophilic plants was documented. During the 55 years, canopy of tree layer increased and thus a decrease was observed in light-demanding species of herb layer, while population of shade tolerant herb species and seedlings of trees increased. An important role played considerable expansion of natural regeneration. Eutrophication was also an important factor, especially due to nitrogen deposition. As a result, new species of nitrophilous herbs appeared. The most substantial changes occurred in species richness, especially in its increase in the tree layer. However, limited number of research plots and slight differences of used methods in both periods in this case study must be considered when interpreting the present results.

Acknowledgement

This study was supported by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Internal Grant Agency, Project No. A_20_03. We are grateful to two anonymous reviewers and editor for their constructive comments and valuable suggestions that helped to improve the manuscript.

References

- 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.
- Arrieta, S., Suarez, F., 2005: Spatial patterns of seedling emergence and survival a critical phase in holly (*Ilex aquifolium* L.) woodland recruitment in Central Spain. *Forest Ecology and Management*, 205:267–282.
- Baeten, L., Bauwens, B., De Schrijver, A., De Keersmaecker, L., Van Calster, H., Vandekerckhove, K. et al., 2009: Herb layer changes (1954–2000) related to the conversion of coppice-with-standards forest and soil acidification. *Applied Vegetation Science*, 12:187–197.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008: Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254:1–15.
- Battles, J. J., Shlisky, A. J., Barrett, R. H., Heald, R. C., Allen-Diaz, B. H., 2001: The effects of forest management on plant species diversity in a Sierran conifer forest. *Forest Ecology and Management*, 146:211–222.
- Beckage, B., Lavine, M., Clark, J. S., 2005: Survival of tree seedling across space and time: estimates from long-term count data. *Journal of Ecology*, 93:1177–1184.
- Bellemare, J., Motzkin, G., Foster, D. R., 2002: Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography*, 29:1401–1420.
- Berger, A. L., Puettmann, K. J., 2000: Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of northern Minnesota. *The American Midland Naturalist*, 143:111–125.
- Borchsenius, F., Nielsen, P. K., Lawesson, J. E., 2004: Vegetation structure and diversity of an ancient temperate deciduous forest in SW Denmark. *Plant Ecology*, 175:121–135.
- Bošela, M., Štefančík, I., Petráš, R., Vacek, S., 2016: The effects of climate warming on the growth of European beech forests depend critically on thinning strategy and site productivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 222:21–31.
- Brewer, R., 1980: A half-century of changes in the herb layer of a climax deciduous forest in Michigan. *Journal of Ecology*, 68:823–832.
- Brunet, J., 2007: Plant colonization in heterogeneous landscapes: an 80-year perspective on restoration of broadleaved forest vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 44:563–572.

- Bulušek, D., Vacek, Z., Vacek, S., Král, J., Bílek, L., Králíček, I., 2016: Spatial pattern of relict beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *Journal of Forest Science*, 62:293–305.
- Bunn, W. A., Jenkins, M. A., Brown, C. B., Sanders, N.J. et al., 2010: Change within and among forest communities: the influence of historic disturbance, environmental gradients, and community attributes. *Ecography*, 33:425–434.
- Carvalho, J. P. F., 2011: Composition and structure of natural mixed-oak stands in northern and central Portugal. *Forest Ecology and Management*, 262:1928–1937.
- Ciancio, O., Corona, P., Lamonaca, A., Portoghesi, L., Travaglini, D., 2006: Conversion of clearcut beech coppices into high forests with continuous cover: A case study in central Italy. *Forest Ecology and Management*, 224:235–240.
- Clark, P. J., Evans, F. C., 1954: Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology*, 35:445–453.
- Corney, P. M., Kirby, K. J., Le Duc, M. G., Smart, S. M., McAllister, H. A., Marrs, R. H., 2008: Changes in the field-layer of Wytham Woods – assessment of the impacts of a range of environmental factors controlling change. *Journal of Vegetation Science*, 19:287–298.
- Crow, T. R., Buckley, D. S., Nauertz, E. A., Zasada, J. C., 2002: Effects of management on the composition and structure of northern hardwood forests in Upper Michigan. *Science*, 48:129–145.
- 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*, 10:320.
- Čermák, P., Mikita, T., Trnka, M., Štěpánek, P., Jurečka, F., Kusbach, A., Šebesta, J., 2018: Changes of Climate Characteristics of Forest Altitudinal Zones within the Czech Republic and their Possible Consequences for Forest Species Composition. *Baltic Forestry*, 24:234–248.
- Dahlgren, J. P., Eriksson, O., Bolmgren, K., Strindell, M., Ehrlén, J., 2006: Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science*, 17:577–582.
- David, F. N., Moore, P. G., 1954: Notes on contagious distributions in plant populations. *Annals of Botany of London*, 18:47–53.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Bardat, J., Watzef-Franger, A., Saguez, R. et al., 2005: Silviculture-driven vegetation change in a European temperate deciduous forest. *Annals of Forest Science*, 62:313–323.
- Dulamsuren, C., Hauck, M., Kopp, G., Ruff, M., Leuschner, C., 2017: European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). *Trees*, 31:673–686.
- Dentener, F., Stevenson, D., Ellingsen, K., Van Noije, T., Scultz, M., Amann, M. et al., 2006: The global atmospheric environment for the next generation. *Environmental Science and Technology*, 40:3586–3594.
- De Schrijver, A., Mertens, J., Geudens, G., Staelens, J., Campforts, E., Luysaert, S. et al., 2006: Acidification of forested podzols in North Belgium during the period 1950–2000. *The Science of the Total Environment*, 361:189–95.
- Durak, T., 2012: Changes in diversity of the mountain beech forest herb layer as a function of the forest management method. *Forest Ecology and Management*, 276:154–164.
- Dzwonko, Z., Gawroński, S., 2002: Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biological Conservation*, 106:389–398.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18:1–248.
- Emborg, J., Christensen, M., Heilmann-Clausen, J., 2000: The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 126:173–189.
- Fabrika, M., Ďurský, J., 2005: Algorithms and software solution of thinning models for SIBYLA growth simulator. *Journal of Forest Science*, 51:431–445.
- Falk, W., Hempelmann, N., 2013: Species favourability shift in Europe due to climate change: a case study for *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* (L.) Karst. based on an ensemble of climate models. *Journal of Climatology*.
- Falkengren-Grerup, U., 1995: Long-term changes in flora and vegetation in deciduous forests of southern Sweden. *Ecological Bulletins*, 44:215–226.
- Faltysová, H., Mackovčín, P., Sedláček, P. et al., 2002: Chráněná území ČR, svazek V. Královéhradecko. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha.
- Füldner, K., 1995: Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv*, 66:235–606.
- Hart, S. A., Chen, H. Y. H., 2008: Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs*, 78:123–140.
- Hédli, R., 2004: Vegetation of beech forests in the Rychlebské Mountains, Czech Republic, re-inspected after 60 years with assessment of environmental changes. *Plant Ecology* 170: 243–265.

- Hédli, R., Kopecký, M., Komárek, J., 2010: Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions*, 16:267–276.
- Hédli, R., Bernhardt-Römermann, M., Grytnes, J. A., Jurasinski, G., Ewald, J., 2017: Resurvey of historical vegetation plots: a tool for understanding long-term dynamics of plant communities. *Applied Vegetation Science*, 20:161–163.
- Heinrichs, S., Schmidt, W., 2017: Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 years. *Applied Vegetation Science*, 20: 271–281.
- Hermý, M., Verheyen, K., 2007: Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, 22:361–371.
- Hill, M. O., 1973: Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54:427–432.
- Hisano, M., Searle, E. B., Chen, H. Y., 2018: Biodiversity as a solution to mitigate climate change impacts on the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 93:439–456.
- Hofmeister, J., Mihaljevič, M., Hošek, J., 2004: The spread of ash (*Fraxinus excelsior*) in some European oak forests: an effect of nitrogen deposition or successional change? *Forest Ecology and Management*, 203:35–47.
- Hofmeister, J., Hošek, J., Modrý, M., Roleček, J., 2009: The influence of light and nutrient availability on herb layer species richness in oak-dominated forests in central Bohemia. *Plant Ecology*, 205:57–75.
- Houle, G., 2007: Determinants of fine-scale plant species richness in a deciduous forest of northeastern North America. *Journal of Vegetation Science*, 18:345–354.
- Chapman, J. I., McEwan, R. W., 2013: Spatiotemporal dynamics of α - and β -diversity across topographic gradients in the herbaceous layer of an old-growth deciduous forest. *Oikos*, 122:1679–1686.
- 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.
- Ingerpuu, N., Vellak, K., Liira, J., Partel, M., 2003: Relationships between species richness patterns in deciduous forests at the north Estonian limestone escarpment. *Journal of Vegetation Science*, 14:773–780.
- Iverson, L. R., Prasad, A. M., 2001: Potential changes in tree species richness and forest community types following climate change. *Ecosystems*, 4:186–199.
- Jaehne, S. C., Dohrenbusch, A., 1997: Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 116:333–345.
- Keith, S. A., Newton, A. C., Morecroft, M. D., Bealey, C. E., Bullock, J. M., 2009: Taxonomic homogenization of woodland plant communities over 70 years. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, 276: 3539–3544.
- Kneeshaw, D. D., Prévost, M., 2007: Natural canopy gap disturbances and their role in maintaining mixed species forests of central Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1534–1544.
- Kopecký, M., Hédli, R., Szabó, P., 2013: Non-random extinctions dominate plant community changes in abandoned coppices. *Journal of Applied Ecology*, 50:79–87.
- Král, J., Vacek, S., Vacek, Z., Putalová, T., Bulušek, D., Štefančík, I., 2015: Structure, development and health status of spruce forests affected by air pollution in the western Krkonoše Mts. in 1979–2014. *Forestry Journal*, 61:175–187.
- Králíček, I., Vacek, Z., Vacek, S., Remeš, J., Bulušek, D., Král, J. et al., 2017: Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. *Dendrobiology*, 77:119–137.
- Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M. T., de Winter, W., 2010: Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change—range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecology and Management*, 259:2213–2222.
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepart, J., 2005: Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 35:1657–1668.
- Lhotka, J. M., 2013: Effect of gap size on mid-rotation stand structure and species composition in a naturally regenerated mixed broadleaf forest. *New Forests*, 44:311–325.
- Lindenmayer, D. B., Margules, C. R., Botkin, D. B., 2000: Indicators of biodiversity for ecological sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14:941–950.
- Lucas-Borja, M. E., Fonseca, T. F., Lousada, J. L., Silva-Santos, P., Garcia, E. M., Abellán, M. A., 2012: Natural regeneration of Spanish black pine [*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco] at contrasting altitudes in a Mediterranean mountain area. *Ecological Research*, 27:913–921.
- Machar, I., Vozenilek, V., Simon, J., Pechanec, V., Brus, J., Fulneček, P., Vitek, T., 2017: Joining of the historical research and future prediction as a support tool for the assessment of management strategy for European beech-dominated forests in protected areas. *Nature Conservation*, 22:51–78.
- Margalef, R., 1958: Information theory in ecology. *General Systematics*, 3:36–71.
- Mattila, M., Kjellander, P., 2017: The tree species matrix, influence on the level of herbivore browsing in mixed forest stands in southwest Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 32:1–5.

- 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.
- Meier, M., Stöhr, D., Walde, J., Tasser, E., 2017: Influence of ungulates on the vegetation composition and diversity of mixed deciduous and coniferous mountain forest in Austria. *European Journal of Wildlife Research*, 63:29.
- Menhinick, C. F., 1964: A comparison of some species–individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, 45:859–861.
- Mikeska, M. et al., 2000: Oblastní plán rozvoje lesů – PLO 24 – Sudetské mezihoří. ÚHÚL Brandýs nad Labem, Hradec Králové.
- Mikulenka, P., Prokūpková, 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.
- Mölder, A., Bernhardt-Römermann, M., Schmidt, W., 2008: Herb-layer diversity in deciduous forests: raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management*, 256:272–281.
- Mölder, A., Streit, M., Schmidt, W., 2014: When beech strikes back: How strict nature conservation reduces herb-layer diversity and productivity in Central European deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 319:51–61.
- Motta, R., 2003: Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 181:139–150.
- Mountford, M. D., 1961: On E. C. Pielou's index of non-randomness. *Journal of Ecology*, 49:271–275.
- Mrkva, R., 1994: Korovnice kavkazská (*Dreyfusia nordmanniana* Eckstein), obrana proti ní a její podíl na ústupu jedle. *Lesnictví – Forestry*, 40:361–370.
- Naaf, T., Wulf, M., 2010: Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation*, 143:848–855.
- Paal, J., Turb, M., Köster, T., Rajandu, E., Liira, J., 2011: Forest land-use history affects the species composition and soil properties of old-aged hillock forests in Estonia. *Journal of Forest Research*, 16:244–252.
- Packer, A., Clay, K., 2003: Soil pathogens and *Prunus serotina* seedling and sapling growth near conspecific trees. *Ecology*, 84:108–119.
- Paquette, A., Vayreda, J., Coll, L., Messier, C., Retana, J., 2018: Climate change could negate positive tree diversity effects on forest productivity: a study across five climate types in Spain and Canada. *Ecosystems*, 21:960–970.
- Paluch, J. G., 2007: The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.) – silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: A patch-mosaic perspective. *Forest Ecology and Management*, 253:161–170.
- Paluch, J. G., Jastrzębski, R., 2013: Natural regeneration of shade-tolerant *Abies alba* Mill. in gradients of stand species compositions: Limitation by seed availability or safe microsites? *Forest Ecology and Management*, 307:322–332.
- Paluch, J. G., Stepniowska, H., 2012: Effect of microsites on the survival, density, and ectomycorrhizal status of shade-tolerant *Abies alba* regeneration attacked by fungal pathogens. *Canadian Journal of Forest Research*, 42:720–732.
- Petráš, R., Pajtík, J., 1991: Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis – Forestry Journal*, 37:49–56.
- Petritan, A. M., Biris, I. A., Merce, O., Turcu, D. O., Petritan, I. C., 2012: Structure and diversity of a natural temperate sessile oak (*Quercus petraea* L.) – European Beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. *Forest Ecology and Management*, 280:140–149.
- Pielou, E. C., 1959: The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *Journal of Ecology*, 47:607–613.
- Pielou, E. C., 1975: *Ecological diversity*. 1st Ed. Wiley, New York.
- Piovesan, G., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Biondi, F., Schirone, B., 2005: Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines. *Journal of Vegetation Science*, 16:13–28.
- Piussi, P., Farrell, P., 2000: Interaction between society and forest ecosystems: challenges for the near future. *Forest Ecology and Management*, 132:21–28.
- Poleno, Z., Vacek, S. et al., 2011: Pěstování lesů I. Ekologické základy pěstování lesů. *Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy*.
- Pretzsch, H., 2006: Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald*, 61:1158–1159.
- Quitt, E., 1971: Klimatické oblasti Československa. *Academia, Studia Geographica* 16, Brno.
- Rackham, O., 2008: Ancient woodlands: modern threats. *New Phytologist*, 180:571–86.
- Remeš, J., Bílek, L., Novák, J., Vacek, Z., Vacek, S., Putalová, T., Koubek, L., 2015: Diameter increment of beech in relation to social position of trees, climate characteristics and thinning intensity. *Journal of Forest Science*, 61:456–464.
- Reineke, L. H., 1933: Perfecting a stand density index for even-aged forests. *Journal Agricultural Research*, 46:627–638.
- Rogers, D. A., Rooney, T. P., Olson, D., Waller, D. M., 2008: Shifts in southern Wisconsin forest canopy and understory richness, composition, and heterogeneity. *Ecology*, 89:2482–2492.

- Rooney, T. P., 2008: Comparison of co-occurrence structure of temperate forest herb-layer communities in 1949 and 2000. *Acta Oecologica*, 34:354–360.
- Sedmáková, D., Sedmák, R., Bosela, M., Ježík, M., Blaženec, M., Hlásny, T., Marušák, R., 2019: Growth-climate responses indicate shifts in the competitive ability of European beech and Norway spruce under recent climate warming in East-Central Europe. *Dendrochronologia*, 54:37–48.
- Serra-Diaz, M. J., Ninyerol, M., Lloret, F., 2012: Coexistence of *Abies alba* (Mill.) – *Fagus sylvatica* (L.) and climate change impact in the Iberian Peninsula: climatic-niche perspective approach. *Flora*, 207:10–18.
- Shannon, C. E., 1948: A mathematical theory of communications. *The Bell System Technical Journal*, 27:379–423.
- Silvertown, J., 2004: Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 605–611.
- Simpson, H., 1949: Measurement of diversity. *Nature*, 163:688.
- Sitzia, T., Trentanovi, G., Dainese, M., Gobbo, G., Lingua, E., Sommacal, M., 2012: Stand structure and plant species diversity in managed and abandoned silver fir mature wood lands. *Forest Ecology and Management*, 270:232–238.
- Snyder, R. E., Chesson, P., 2004: How the spatial scales of dispersal, competition, and environmental heterogeneity interact to affect co-existence. *American Naturalist*, 164:633–650.
- Spiecker, H., 2003: Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *Journal of Environmental Management*, 67:55–65.
- Strandberg, B., Kristiansen, S. M., Tybirk, K., 2005: Dynamic oak-scrub to forest succession: effects of management on understorey vegetation, humus forms and soils. *Forest Ecology and Management*, 211:318–328.
- Szwagrzyk, J., Czerwczak, M., 1993: Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe. *Journal of Vegetation Science*, 4:469–476.
- Szwagrzyk, J., Szewczyk, J., Bodziarczyk, J., 1997: Spatial variability of a natural stand in the Babia Góra National Park. *Folia Forestalia Polonica, Series A*, 39:61–78.
- Szwagrzyk, J., Szewczyk, J., Maciejewski, Z., 2012: Shade-tolerant tree species from temperate forests differ in their competitive abilities: a case study from Roztocze, south-eastern Poland. *Forest Ecology and Management*, 282:28–35.
- Šamonil, P., Vrška, T., 2008: Long term vegetation dynamics in the Šumava Mts. Natural spruce-fir-beech forests. *Plant Ecology*, 196:197–214.
- Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Králíček, I., Vančura, K., 2019: Growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) natural forests: Dendroclimatic study from Krkonoše National Park. *Central European Forestry Journal*, 65:92–102.
- Taverna, K., Peet, R. K. and Phillips, L. C., 2005: Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. *Journal of Ecology*, 93: 202–213.
- Thimonier, A., Dupouey, J. L., Bost, F., Becker, M., 1994: Simultaneous eutrophication and acidification of a forest in North-East France. *New Phytologist*, 126:533–539.
- Tinya, F., Márialigeti, S., Király, I., Németh, B., Ódor, P., 2009: The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Órség, Western Hungary. *Plant Ecology*, 204:69–81.
- Tolasz, R., Míková, T., Valeriánová, T., Voženilek, V., 2007: Climate atlas of Czechia. Czech Hydrometeorological Institute and Palacký University, Olomouc.
- Vacek, S., Vacek, Z., Podražský, V., Bílek, L., Bulušek, D., Štefančík, I. et al., 2014a: Structural Diversity of Autochthonous Beech Forests in Broumovské Stěny National Nature Reserve, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science*, 131:191–214.
- Vacek, S., Vacek, Z., Bulušek, D., Bílek, L., Schwarz, O., Simon, J., Šticha, V., 2015b: 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., Podražský, V., Mikeska, M., Králíček, K., 2017a: Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 398:75–90.
- Vacek, S., Vacek, Z., Ulbrichová, I., Bulušek, D., Prokūpková, A., Král, J., Vančura, K., 2019b: Biodiversity dynamics of differently managed lowland forests left to spontaneous development in Central Europe. *Austrian Journal of Forest Science*, 136:249–282.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Král, J., Remeš, J., Bulušek, D., Králíček, I., 2014b: Ungulate Impact on Natural Regeneration in Spruce-Beech-Fir Stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlické Hory Mountains, Case Study from Central Sudetes. *Forests* 5: 2929–2946.
- Vacek, Z., Vacek, S., Podražský, V., Bílek, L., Štefančík, I., Moser, W. K. et al., 2015a: Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. *Polish Journal of Ecology*, 63:233–246.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Remeš, J., Štefančík, I., 2015c: Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology*, 73:33–45.

- Vacek, Z., Bulušek, D., Vacek, S., Hejčmanová, P., Remeš, J., Bílek, L., Štefančík, I., 2017b: Effect of microrelief and vegetation cover on natural regeneration in European beech forests in Krkonoše national parks (Czech Republic, Poland). *Austrian Journal of Forest Science*, 134:75–96.
- Vacek, Z., Vacek, S., Slanař, J., Bílek, L., Bulušek, D., Štefančík, I. et al., 2019a: Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. *Central European Forestry Journal*, 65:129–144.
- Van Calster, H., Baeten, L., Schrijver, A. D., Keersmaecker, L. D., Rogister, J. E., Verheyen, K., Hermy, M., 2007: Management driven changes (1967–2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, 241:258–271.
- Vejlupek, M., 1986: Strukturní stavba polické a svatoňovicko-hronovské pánve. *Věstník Ústředního ústavu geologického*, 61:139–148.
- Vejlupek, M., 1990: Geologická mapa ČR, 1 : 50 000, list 04-33. Náchod, Ústřední ústav geologický.
- Vera, F. W. M., 2000: *Grazing ecology and forest history*. CABI Publishing, Oxon.
- Verheyen, K., Baeten, L., Frenne, P.D., Bernhardt-Roemermann, M., Brunet, J., Cornelis, J. et al., 2012: Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology*, 100:352–365.
- Vesecký, A., Briedoň, V., Karský, V., Petrovič, Š., 1961: *Podnebí Československé socialistické republiky – tabulky*. Praha, Hydrometeorologický ústav.
- Vockenhuber, E. A., Scherber, C., Langenbruch, C., Meißner, M., Seidel, D., Tschardtke, T., 2011: Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13:111–119.
- von Oheimb, G., Westphal, Ch., Härdtle, W., 2007: Diversity and spatiotemporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*). *European Journal of Forest Research*, 126:359–370.
- von Oheimb, G., Brunet, J., 2007: Dalby Söderskog revisited: long-term vegetation changes in a south Swedish deciduous forest. *Acta Oecologica*, 31:229–242.
- Ward, J. S., Parker, G. R., Ferrandino, F. J., 1996: Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 83:189–202.
- Wild, J., Neuhauslová, Z., Sofron, J., 2004: Changes of plant species composition in the Šumava spruce forests, SW Bohemia, since the 1970s. *Forest Ecology and Management*, 187:117–132.
- Wilson, J. B., 2011: The twelve the ories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science*, 22:184–195.
- Wulf, M., 2003: Preference of plant species for woodlands with different habitat continuities. *Flora*, 198:444–460.
- Zlatník, A., 1978: *Lesnická fytoocenologie*. SZN, Praha.

Other sources

- AOPK, 2004: *Evropsky významné lokality ČR. CZ0520507 – Kozínek, Praha, AOPK ČR.*
- R Core Team, 2018: *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available on <https://www.R-project.org/>.

5.2.2. Článek 2: *Mixed forests as a strategy for climate change adaptation: the future of silviculture management in the Ore Mountains*

Citace: Hamerová, V., Hájek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Gallo, J., Cukor, J., Trojan V. (2025): Smíšené lesy jako strategie adaptace na klimatickou změnu: budoucnost hospodaření v Krušných horách. [Mixed forests as a strategy for climate change adaptation: the future of silviculture management in the Ore Mountains]. *Zprávy lesnického výzkumu*, 70: 3: 129–141.

Abstrakt: Zrychlující se dopady probíhající globální změny klimatu významně ovlivňují strukturu, dynamiku a funkce lesních ekosystémů napříč Evropou. Mezi hlavní faktory, které stojí za těmito změnami, patří nárůst teplot, změny v distribuci srážek, vyšší frekvence extrémních meteorologických jevů a zvýšený výskyt sekundárních škodlivých činitelů, zejména hmyzích škůdců a houbových patogenů. Tyto procesy mají zásadní dopad na stabilitu i produkční funkce lesů, zejména u monokulturních porostů, které se ukazují jako méně odolné vůči disturbancím. V tomto kontextu se podpora druhové i prostorové rozmanitosti, především prostřednictvím pěstování smíšených porostů, jeví jako jedna z nejúčinnějších adaptačních strategií, jak zachovat dlouhodobou ekologickou i produkční stabilitu lesních ekosystémů v kontextu klimatických změn. Tento výzkum byl realizován v Krušných horách (542–603 m n. m.) na 20 trvalých výzkumných plochách o velikosti 25 × 25 m, založených ve věkově vyrovnaných (86–102 let) porostech buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) a smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst). Cílem studie bylo vyhodnotit vliv různých podílů obou dřevin (0, 25, 50, 75 a 100 %) na druhovou diverzitu a produkční charakteristiky jednodruhových a smíšených porostů. Typologicky se zkoumané porosty řadí do LT 4K1 – kyselá bučina metlicová. Statistické analýzy potvrdily významné rozdíly ($p < 0,001$) mezi jednotlivými variantami zastoupení dřevin u většiny sledovaných produkčních i diverzitních parametrů. Smíšené porosty dosahovaly v průměru o 33 % vyšší hustoty stromů, o 47 % vyšší kruhové základny a o 54 % vyšší zásoby dřeva ($558 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$) ve srovnání s monokulturami ($362 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$). Nejvyšší zásoba byla zjištěna u varianty s rovnoměrným zastoupením obou druhů (50 % smrk a 50 % buk; $614 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$). Naopak nejvyšší objem středního kmene vykazovala varianta s převažujícím podílem buku (75 % buk + 25 % smrk; $1,6 \text{ m}^3$). Klíčovým faktorem ovlivňujícím produkci se ukázala být druhová vyrovnanost (ne druhová bohatost). Indexy diverzity jednoznačně potvrdily přínos smíšených porostů, přičemž nejvyšší hodnoty celkové porostní diverzity byly dosaženy u vyváženého zastoupení obou dřevin ($B = 5,64$), zatímco nejnižší diverzita byla zjištěna u smrkových monokultur ($B = 3,21$), následovaných čistými bukovými porosty ($B = 4,66$). Získané výsledky jednoznačně potvrzují, že smíšené buk-smrkové porosty vykazují

vyšší produkční potenciál, a tím i větší schopnost sekvestrace uhlíku, což je zásadní z hlediska mitigace dopadů klimatické změny. Současně tyto porosty vykazují vyšší prostorovou a strukturální heterogenitu, která přispívá ke zvýšení ekologické stability a adaptability ekosystému. V obdobných stanovištních podmínkách lze proto cílenou podporu buk-smrkových směsí doporučit jako vhodné pěstební opatření ke zvýšení odolnosti, stability a multifunkčnosti lesů v kontextu probíhající globální změny klimatu. Přitom je však nezbytné, aby cílenými pěstebními zásahy nedošlo k redukci pozitivních efektů směsi, a to například snížením počtu stromů na úroveň monokultur či odstraňováním stínomilných dřevin z podúrovně.

Klíčová slova: smrk ztepilý; buk lesní; produkční potenciál; porostní struktura; biodiverzita, Krušné hory

SMÍŠENÉ LESY JAKO STRATEGIE ADAPTACE NA KLIMATICKOU ZMĚNU: BUDOUCNOST HOSPODAŘENÍ V KRUŠNÝCH HORÁCH

MIXED FORESTS AS A STRATEGY FOR CLIMATE CHANGE ADAPTATION: THE FUTURE OF SILVICULTURE MANAGEMENT IN THE ORE MOUNTAINS

VERONIKA HAMMEROVÁ¹⁾ - VOJTĚCH HÁJEK¹⁾ - ZDENĚK VACEK¹⁾ - STANISLAV VACEK¹⁾ - JOSEF GALLO¹⁾ ✉
- JAN CUKOR^{1,2)} - VÁCLAV TROJAN¹⁾

¹⁾Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Katedra pěstování lesů, Kamýcká 129, CZ 165 00 Praha 6 - Suchbát, Czech Republic

²⁾Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Strnady 136, 252 02 Jíloviště, Czech Republic

✉ e-mail: gallo@fld.czu.cz

ORCID:	V. Hájek	0000-0001-8354-1504	J. Gallo	0000-0002-7169-6477
	Z. Vacek	0000-0002-7269-4174	J. Cukor	0000-0002-0003-3174
	S. Vacek	0000-0002-5234-1881		

ABSTRACT

Global climate change (GCC) underscores the need to increase the resistance of forest ecosystems, with mixed stands increasingly considered a key adaptation strategy for maintaining both productive and ecological stability. The study was conducted in the Ore Mountains (542–603 m a.s.l.) on 20 permanent research plots in 86–102-year-old stands of European beech (*Fagus sylvatica* L.; BK) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst; SM). The aim was to evaluate the effect of species admixture on diversity and production potential in pure and mixed stands across five variants (admixture of 0, 25, 50, 75, and 100%). The results demonstrated significant differences ($p < 0.001$) between admixture variants for most of the studied parameters. Mixed stands showed 32.5% higher tree density, 47.4% higher basal area, and 54.1% higher stand volume ($558 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) compared to monocultures ($362 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$), with the highest stand volume observed in the SM 50% + BK 50% variant ($614 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$). In terms of production, species evenness proved to be the most important factor. Diversity indices of the tree layer revealed a strong advantage of mixtures, particularly in the SM 50% + BK 50% variant, which also reached the highest values of overall diversity (B 5.64), whereas spruce monocultures showed the lowest values (B 3.21). Mixed stands achieve higher production potential, carbon sequestration, and structural diversity compared to monospecific stands. The promotion of mixed beech–spruce stands can be recommended as a suitable silvicultural strategy to enhance stability, resilience, and multifunctionality of forests under GCC in similar site conditions.

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

Klíčová slova: smrk ztepilý; buk lesní; produkční potenciál; porostní struktura; biodiverzita

Key words: Norway spruce; European beech; production potential; stand structure; biodiversity

ÚVOD

Postupující globální klimatická změna (GCC) má značný dopad na evropské lesy a vede ke změnám v růstu stromů (GRACE et al. 2002; MARTÍNEZ-SANCHO et al. 2020; FORZIERI et al. 2021; VACEK Z. et al. 2023), jejich zvýšené úmrtnosti (ALLEN et al. 2015; SCHEFFERS et al. 2016; BOŠELA et al. 2021), změnám v druhovém složení (HANEWINKEL et al. 2013; AMMER 2019) a modifikacím funkčnosti lesních ekosystémů (FREEMAN et al. 2018; LIANG et al. 2023). Lesy totiž vykazují značnou citlivost na změny teplotních a srážkových poměrů (MARCHI et al. 2018). Zejména pak dřeviny rostoucí ve středních a vyšších zeměpisných šířkách jsou na tyto dopady obzvláště citlivé (FU et al. 2024). Zvyšující se teploty vzduchu způsobují distribuční změny (např. migraci dřevin na sever nebo do vyšších poloh) a místní

vymírání mnoha lesních druhů, čímž negativně ovlivňují biologickou rozmanitost, stabilitu a udržitelnost těchto ekosystémů (SAENZ-ROMERO et al. 2017; GÁRATE-ESCAMILLA et al. 2019; FU et al. 2024).

Vhodným příkladem pro tyto změny je zejména smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst) a buk lesní (*Fagus sylvatica* L.). Zejména pak smrk ztepilý vykazuje obzvláště vysokou citlivost na přímé a nepřímé důsledky GCC, což dokazují velkoplošné disturbance napříč Evropou (THURM et al. 2018; BURAS, MENZEL 2019; VACEK Z. et al. 2023; ŠIMŮNEK et al. 2025). V zájmové oblasti Krušných hor byly navíc smrkové porosty postiženy imisní kalamitou a lesní stanoviště narušena buldozerovou přípravou, což bude vyžadovat delší dobu pro jejich revitalizaci (BORŮVKA et al. 2005; PODRÁZSKÝ et al. 2005, 2006; PODRÁZSKÝ 2008). Bylo rovněž prokázáno, že druhová skladba porostu

ovlivňuje chování těžkých kovů v půdě. Zatímco pod smrkem dochází k jejich vyšší mobilizaci do hlubších horizontů, buk podporuje jejich zadržování v povrchových vrstvách (JUŘIČKA et al. 2023), což podtrhuje ekologický význam přítomnosti listnatých dřevin při obnově imisně zatížených stanovišť (HANEWINKEL et al. 2013; MACHAR et al. 2017; FUCHS et al. 2024). Ačkoli buk lesní v přirozených podmínkách dominoval středoevropským lesům (LEUSCHNER 2020; ČERNÝ et al. 2024), byl silně zasažen nedávnými lety silného sucha, což na mnoha místech vede ke snížení jeho konkurenceschopnosti (SCHULDT et al. 2020; MATHES et al. 2023). Byla pozorována jeho defoliace a odumírání porostů (MEYER et al. 2022; MATHES et al. 2023).

Globální oteplování často zvyšuje růst dřevin v horských oblastech, zatímco v nížinách ji snižuje (PRIMICIA et al. 2015; SIDOR et al. 2015; MARQUÉS et al. 2016). Několik nedávných studií uvedlo pokles růstu i rozšíření související s GCC jak u smrku ztepilého (VOSPERNIK, NOTHDURFT 2018; PUTALOVÁ et al. 2019; D'ANDREA et al. 2023), tak i buku lesního (MACHAR et al. 2017; FUCHS et al. 2024). V poslední době se proto často diskutuje nejen o možnosti využití vhodných geograficky nepůvodních dřevin (VACEK Z. et al. 2021b; NOVOTNÝ et al. 2023; VACEK Z., VACEK S. 2023; PODRÁZSKÝ et al. 2024, 2025), ale zejména o tvorbě porostních směsí jako o vhodné strategii adaptace na GCC (AMMER, WAGNER 2005; PRETZSCH et al. 2018; AMMER 2019). Smíšené lesy mohou dosahovat jednak vyššího produkčního potenciálu, ale jsou také rezistentnější vůči zvyšující se frekvenci klimatických extrémů při porovnání s monokulturami (VACEK Z. et al. 2021a; BRABEC et al. 2023). Například na rozsáhlém souboru 33 tripletů borovice a dubu v Evropě bylo prokázáno, že stejnověká směs těchto dvou dřevin vykazuje stabilní produkci napříč širokým ekologickým gradientem, přičemž borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) více profituje na živnějších stanovištích a dub (*Q. robur* L., *Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) na chudších (PRETZSCH et al. 2020). Studie na stejném souboru výzkumných ploch uvádí, že směsí borovice a dubu zmírňují zranitelnost stromů vůči suchu díky komplementárnímu využití zdrojů (STECKEL et al. 2020) a že dvoudruhové stejnověké směsi mají nejen vyšší průměrný přírůstek, ale i významně vyšší stabilitu produkce oproti monokulturám (DEL RÍO et al. 2022).

GCC významně ovlivňují lesní ekosystémy prostřednictvím změných mikroklimatických podmínek stanoviště (ALTMAN et al. 2017). Podle lokálních podmínek a konkrétního stávajícího porostu může změna klimatických podmínek na daný porost působit v rozsahu negativního až pozitivního působení. Produktivita lesa a rozmanitost dřevin se obvykle zvyšuje se zvyšující se teplotou, srážkami a dostupností živin i způsoby obhospodařování (DAS 2004). Za těchto okolností je trvale udržitelné hospodaření možné pouze tehdy, pokud jsou hospodářské strategie přizpůsobeny přírodním procesům anebo jsou tyto procesy cíleně ovlivňovány na základě znalostí jejich dynamiky a vnějších činitelů (FÜRST et al. 2007). Pro zdárný růst a vývoj výše uvedených dřevin pod vlivem GCC je při jejich pěstování potřebné vycházet z exaktních poznatků o jejich ekologických nárocích, struktuře a dynamice vývoje v daných stanovištních poměrech (KRÁLÍČEK et al. 2017; SLANAŘ et al. 2017; VACEK Z. et al. 2021a, 2023). Vytváření trvalých smíšených porostů cílových dřevin je mimořádně náročným a složitým úkolem (VACEK Z., VACEK S. 2022). Je totiž vhodné, aby na jednom stanovišti rostly alespoň základní, stanovišti odpovídající cílové dřeviny a plnily všechny funkce lesa lépe než porosty tvořené jednou dřevinou (VACEK S. et al. 2007). Při větší složitosti a náročnosti tohoto úkolu je to však úkol reálný (POLENO et al. 2009; VACEK Z. et al. 2023). Cílem tohoto článku proto bylo zhodnotit strukturu, diverzitu a produkční potenciál smrku ztepilého a buku lesního v jednodruhových a smíšených porostech v Krušných horách v podmínkách GCC jako podkladu pro tvorbu a pěstování smíšených porostů v obdobných stanovištních poměrech.

MATERIÁL A METODIKA

Zájmové území

Zájmové území spadá pod správu Lesů ČR, s. p., LS Litvínov a nachází se v nadmořské výšce 542–603 m (souřadnice 50.6989311 N, 13.7853015 E). Sklon svahů se pohybuje mezi 5–14° a expozice je převážně jižní. Pro sběr dat a založení trvalých výzkumných ploch (TVP) byl vybrán komplex čtyř sousedících porostů ve věku 86 až 102 let, jež jsou obhospodařovány prostřednictvím decenálních probírek zaměřených na rozvoj korun jedinců vyšší jakosti a intenzivní přírůstek kvalitní dřevní hmoty. Součástí péče je také odstraňování poškozených stromů a podpora vtroušených dřevin. Porosty jsou tvořeny převážně bukem lesním (BK) a smrkem ztepilým (SM) s příměsí habru obecného (*Carpinus betulus* L.), modřinu opadavého (*Larix decidua* Mill.), břízy bělokoré (*Betula pendula* Roth), borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) a javoru kleny (*Acer pseudoplatanus* L.) do 5 %. Klimatické podmínky území odpovídají mírnému oceánickému typu (Cfb) podle klasifikace Köppena (KÖPPEN 1936) s průměrnou roční teplotou přibližně 7,7 °C a ročním úhrnem srážek mezi 700–810 mm (ČHMÚ 2000–2024). Typologicky se porosty řadí do kategorie 4K1 (kyselá bučina metlicová; VIEWEGH et al. 2003). Půdní poměry jsou reprezentovány modální kambizemí, podloží tvoří převážně ryolitový až trachytový ignimbrit a ryolit.

Sběr dat

Z hlediska analýzy struktury a produkce lesních ekosystémů byla použita technologie Field-Map (IFER, ČR), pomocí níž byly v roce 2025 zaznamenány jednotlivé pozice jedinců stromového patra, které měly výčetní tloušťku (DBH) ≥ 7 cm a u jednotlivých stromů byla změřena korunová projekce minimálně ve čtyřech kardinálních směrech (S, V, J, Z). Výčetní tloušťka (dva průměry na sebe kolmé) byla měřena pomocí průměrky Mantax Blue (Haglöf, Švédsko) s přesností 1 mm a výška jednotlivých stromů a výška nasazení zelené koruny pomocí výškoměru Vertex Laser (Haglöf, Švédsko) s přesností 0,1 m. Klasifikace cenotického postavení stromů byla provedena dle publikace KRAFT (1884). U studovaných smíšených porostů ve fázi kmenoviny bylo zaměřeno 20 TVP o velikost 25 × 25 m, které byly rozděleny dle druhové skladby do 5 variant (4 plochy v každé variantě): 1) 92,5–100 % smrk, 2) 75±7,5 % smrk a 25±7,5 % buk, 3) 50±7,5 % smrk a 50±7,5 % buk, 4) 25±7,5 % smrk a 75±7,5 % buk a 5) 92,5–100 % buk (VACEK Z. et al. 2021a).

Analýza dat

U stromového patra byly na každé TVP zhodnoceny strukturální a růstové parametry, produkce, horizontální a vertikální struktura a celková biodiverzita pomocí softwaru SIBYLA Triquetra 10.0 (FABRIKA, ĎURSKÝ 2005). Objem stromů byl vypočítán podle objemových rovnic publikovaných v práci PETRÁŠ, PAJTÍK (1991). Z ukazatelů hustoty porostu byly spočítány: stupeň zápoje (CC; CROOKSTON, STAGE 1999) a index hustoty porostu (SDI; REINEKE 1933). Z hlediska diverzity lesních porostů, prostorové rozmístění bylo na jednotlivých TVP zhodnoceno u všech jedinců stromového patra. Pro výpočet horizontální struktury byl spočítán Clark-Evansův index (CLARK, EVANS 1954), jenž reprezentuje způsob rozmístění jedinců po ploše porostu. Dále byly v rámci hodnocení diverzity horní etáže spočítány: indexy tloušťkové diferenciaci a výškové diferenciaci (FÜLDNER 1995), index korunové diferenciaci (JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997), index druhové různorodosti (SHANNON 1948), index druhové vyrovnanosti (HILL 1973), index druhové bohatosti (MARGALEF 1958), Arten-profil index (PRETZSCH 2006), vertikální diverzita (JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997) a index celkové porostní diverzity (JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997).

Celková diverzita vyjadřuje agregaci parciálních složek diverzity: diverzity druhového složení, vertikální strukturu, prostorového rozmístění stromů a diverzitu korunové diferenciace. Do výpočtu vstupuje počet dřevin, maximální a minimální zastoupení dřevin, maximální a minimální výška stromu v porostu, maximální a minimální rozestup stromů, minimální výška nasazení koruny a minimální a maximální průměr koruny. Kritéria druhových, strukturálních a komplexních indexů jsou uvedeny v Tab. 1. Detailní informace o výpočtech jednotlivých indexů jsou uvedeny v práci VACEK Z. et al. (2020).

Statistické analýzy diverzity, struktury a produkce lesních porostů mezi jednotlivými variantami smíšení byly zpracovány v softwaru Statistica 13.1 (TIBCO Software, USA). Data byla nejprve testována Shapiro-Wilk testem normality a poté Bartlett testem rozptylu. Při splnění obou požadavků byly rozdíly mezi zkoumanými parametry testovány analýzou rozptylu (ANOVA) a následně Tukey HSD testem. Pokud nebyla splněna normalita a rozptyl, byly zkoumané charakteristiky testovány neparametrickým Kruskal-Wallis testem. Analýza hlavních komponent (PCA) byla provedena v programu CANOCO 5 (ŠMILAUER, LEPŠ 2014) pro hodnocení vztahů mezi strukturou porostu a produkčními parametry v kontextu jednotlivých variant smíšení. Před analýzou byla data standardizována, centralizována a logaritmizována. Výsledky PCA byly prezentovány ve formě ordinačních diagramů.

VÝSLEDKY

Produkční potenciál

Výsledky v Tab. 2 dokumentují signifikantní ($p < 0,041-0,001$) rozdíly mezi jednotlivými variantami smíšení ve většině zkoumaných parametrů kromě průměrné výčetní tloušťky. Signifikantně nejvyšší objem středního kmene dosahuje varianta SM25:75BK oproti monokulturám. Se zvyšujícím se zastoupením smrku se zvyšuje průměrná výška porostu. Počet stromů je signifikantně nejvyšší u varianty SM75:25BK

a následně SM50:50BK. Nejvyšší kruhové základny dosahuje varianta s rovnoměrným zastoupením obou dřevin ($49,4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$), resp. nejnižší u bukové monokultury ($29,2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$). Smíšené varianty jsou charakteristické o 54,1 % vyšší zásobou ($558 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) oproti jednodruhovým porostům ($362 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$). Konkrétně nejvyšší zásoba je u varianty SM50:50BK – $614 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Štíhlostní kvocient vykazuje signifikantně nejvyšší hodnotu u smrkové monokultury (78,2) a se zastoupením smrku klesá. U stupně zápoje dominuje varianta SM25:75BK, resp. u hustoty porostu opět SM50:50BK.

Diverzita stromového patra

Rozdíly v diverzitě jsou zjištěny u druhové heterogenity, druhové vyrovnanosti, vertikální struktury, vertikální diverzity a u celkové diverzity (Tab. 3). Z 10 hodnocených ukazatelů diverzity dosahuje v osmi případech nejvyšších hodnot varianta SM50:50BK. Naproti tomu diverzita nejchudší je varianta se 100% zastoupením smrku. Druhová bohatost a různorodost je napříč variantami nízká, vyjma druhové vyrovnanosti u směsi dosahující velmi vysokých hodnot. Rozmístění stromů je na všech plochách náhodné s tendencí ke shlukovitosti u bukové monokultury a pravidelnosti u směsi využívající optimálně svůj prostor. Vertikální struktura je u smrkové monokultury nízká, u bukové střední a u smíšených porostů vysoká, obdobně jako vertikální diverzita. Strukturální diferenciace jak tloušťková, tak výšková je ve všech hodnocených případech nízká až střední. Signifikantně nejvyšších hodnot komplexní diverzity porostu dosahuje varianta SM50:50BK (B 5,64) s nerovnoměrnou strukturou oproti monotónní struktuře u smrkové varianty (B 3,21).

Interakce mezi produkcí, diverzitou a formou smíšení

Výsledky PCA vyjadřující vztah mezi produkčním potenciálem, strukturou, diverzitou a jednotlivými variantami smíšení jsou prezentovány formou ordinačního diagramu na Obr. 1. První ordinační osa prezentuje 43,1 %, první dvě osy 70,2 % a čtyři osy dohromady vysvětlí

Tab. 1.

Přehled indexů popisujících diverzitu porostu a jejich interpretace.

Overview of indices describing stand diversity and their interpretation.

Kritérium/Criterion	Kvantifikátor/ Quantifier	Označení/ Designation	Reference/ Reference	Hodnocení/ Assessment
Vertikální struktura/ Vertical structure	Arten-profil index	Ap (Pi)	PRETZSCH 2006	rozpětí 0–1; vyrovnaná vertikální struktura $Ap_i < 0,3$, výběrný les $Ap_i > 0,9$
	Vertikální diverzita	S (J&Di)	JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997	nízká $Si < 0,3$, střední $Si = 0,3-0,5$, vysoká $Si = 0,5-0,7$, velmi vysoká diferenciace $Si > 0,7$
Strukturální diferenciace/ Structural differentiation	Tloušťková diferenciace	TM_d (Fi)	FÜLDNER 1995	rozpětí 0–1; nízká $TMi < 0,3$, střední $TMi = 0,3-0,5$, vysoká $TMi = 0,5-0,7$, velmi vysoká diferenciace $TMi > 0,7$
	Výšková diferenciace	TM_h (Fi)	FÜLDNER 1995	
	Korunová diferenciace	K (J&Di)	JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997	nízká $Ki < 1,0$, střední $Ki = 1,0-1,5$, vysoká $Ki = 1,5-2,0$, velmi vysoká diferenciace $Ki > 2,0$
Horizontální struktura/ Horizontal structure	Agregační index	R (C&Ei)	CLARK, EVANS 1954	střední hodnota $Ri = 1$, shlukovitost $Ri < 1$, pravidelnost $Ri > 1$
	Druhová bohatost	D (Mi)	MARGALEF 1958	minimum $Di = 0$, vyšší $Di =$ vyšší hodnota
Druhová diverzita/ Species diversity	Druhová heterogenita	H' (Si)	SHANNON 1948	rozpětí 0–1; minimum $H'i = 0$, maximum $H'i = 1$ – pro 10 dřevin (Hertleyova míra)
	Druhová vyrovnanost	E (Hi)	HILL 1973	rozpětí 0–1; minimum $Ei = 0$, maximum $Ei = 1$
Komplexní diverzita/ Complex diversity	Porostní diverzita	B (J&Di)	JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997	monotónní struktura $Bi < 4$, nerovnoměrná struktura $Bi = 6-8$, velmi různorodá struktura $Bi > 9$

luji 92,3 % variability dat. Celková variabilita činí 11,9 %, doplňkové proměnné vysvětlují 52,24 % (upravená vysvětlená variabilita 39,5 %). Osa *y* představuje stíhlostní kvocient, průměrnou výšku porostu a objem středního kmene. Osa *x* prezentuje celkovou porostní diverzitu, počet stromů a druhovou heterogenitu. Zásoba porostu je pozitivně korelována s kruhovou základnou, zakmeněním a vertikální strukturou. Objem kmene je pozitivně korelován s výškou porostu, nicméně tyto ukazatele jsou negativně korelovány se stíhlostním kvocientem.

Nejnižší vysvětlující proměnou je výška a následně tloušťková a výšková diference porostu. Nejvyšší variabilita v datech mezi plochami je u varianty SM75:25BK, zatímco relativně homogenní data se nachází u bukové monokultury. Smíšené porosty nacházející se na pravé části diagramu jsou charakteristické vysokou diverzitou a produkcí oproti monokulturám (levá část grafu). Nejvyšších hodnot v těchto sledovaných parametrech pak dosahuje ve většině případech varianta SM50:50BK.

Tab. 2.

Základní porostní charakteristiky sruženého porostu diferencované dle variant smíšení v roce 2025; signifikantní rozdíly jsou znázorněny rozdílným písmenem a u p-hodnot podtržením.

Basic stand characteristics differentiated by admixture variants in 2025; significant differences are indicated by different letters and p-values are underlined.

Varianta	dbh (cm)	h (m)	f	v (m ³)	N (ks ha ⁻¹)	G (m ² ha ⁻¹)	V (m ³ ha ⁻¹)	HDR	CC (%)	SDI
BK100	34,3a	23,2a	0,514c	1,120a	312a	29,2a	354a	67,7a	91,9bc	0,50ab
SM25:75BK	39,7a	26,3ab	0,483bc	1,578b	324a	39,1ab	498ab	66,4a	93,7c	0,66bc
SM50:50BK	36,9a	26,1ab	0,473bc	1,324ab	468b	49,4b	614b	70,8ab	91,4bc	0,76c
SM75:25BK	27,9a	26,7b	0,448ab	1,178ab	480b	47,0b	564b	75,7bc	86,4b	0,72c
SM100	35,3a	27,6b	0,419a	1,134a	328a	32,1a	371a	78,2c	60,0a	0,48a
test	KW	ANO	ANO	KW	KW	ANO	KW	ANO	KW	ANO
p-hodnota	0,268	<u>0,007</u>	<u><0,001</u>	<u>0,041</u>	<u><0,001</u>	<u><0,001</u>	<u><0,001</u>	<u><0,001</u>	<u><0,001</u>	<u><0,001</u>

Vysvětlivky: dbh – kvadratický průměr výčetní tloušťky, h – průměrná výška, f – výtvarnice, v – objem středního kmene, N – počet stromů na hektar, G – výčetní kruhová základna, V – porostní zásoba, HDR – stíhlostní kvocient, CC – stupeň zápoje, SDI – index hustoty porostu, ANO – analýza rozptylu, KW – Kruskal-Wallis test
Captions: dbh – quadratic mean diameter at breast height, h – mean height, f – form factor, v – mean stem volume, N – number of trees per hectare, G – basal area, V – stand volume, HDR – slenderness ratio, CC – canopy closure, SDI – stand density index, ANO – analysis of variance, KW – Kruskal-Wallis test

Tab. 3.

Základní ukazatelé diverzity sruženého porostu diferencované dle variant smíšení v roce 2025; signifikantní rozdíly jsou znázorněny rozdílným písmenem a u p-hodnot podtržením.

Basic indicators of stand diversity differentiated by admixture variants in 2025; significant differences are indicated by different letters and p-values are underlined.

Varianta	D (Mi)	H' (Si)	E (Hi)	R (C&Ei)	Ap (Pi)	TM _d (Fi)	TM _h (Fi)	S (J&Di)	K (J&Di)	B (J&Di)
BK100	0,18a	0,09a	0,36ab	0,88a	0,44ab	0,36a	0,23a	0,68ab	1,27a	4,66ab
SM25:75BK	0,21a	0,27b	0,77bc	1,07a	0,58b	0,34a	0,21a	0,66ab	1,08a	4,72ab
SM50:50BK	0,24a	0,32b	0,88c	1,00a	0,59b	0,37a	0,24a	0,76b	1,31a	5,64b
SM75:25BK	0,28a	0,30b	0,73bc	1,06a	0,53b	0,32a	0,21a	0,75b	1,28a	5,55b
SM100	0,09a	0,05a	0,26a	0,94a	0,24a	0,25a	0,15a	0,44a	0,88a	3,21a
test	KW	ANO	KW	ANO	ANO	ANO	ANO	KW	KW	ANO
p-hodnota	0,225	<u><0,001</u>	<u><0,001</u>	0,099	<u>0,002</u>	0,278	0,485	<u>0,016</u>	0,328	<u>0,024</u>

Vysvětlivky: D – druhová bohatost, H' – druhová heterogenita, E – druhová vyrovnanost, R – agregační index, Ap – vertikální Arten profil index, S – vertikální diverzita, TM_d – tloušťková diference, TM_h – výšková diference, K – korunová diference, B – celková porostní diverzita, ANO – analýza rozptylu, KW – Kruskal-Wallis test

Captions: D – species richness, H' – species heterogeneity, E – species evenness, R – aggregation index, Ap – vertical Arten-profile index, S – vertical diversity, TM_d – diameter differentiation, TM_h – height differentiation, K – crown differentiation, B – overall stand diversity, ANO – analysis of variance, KW – Kruskal-Wallis test

DISKUSE

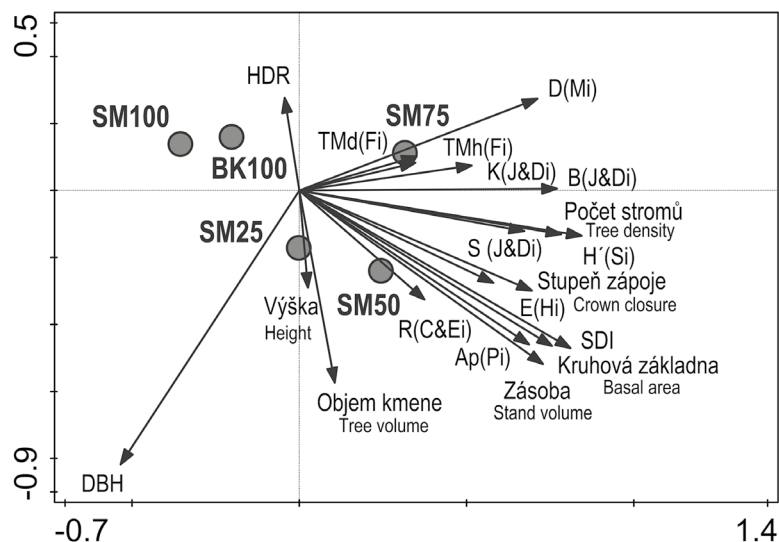
Produkční potenciál

Při porovnání smíšených a jednodruhových porostů buku lesního a smrku ztepilého v Krušných horách byl potvrzen významný vliv smíšení na produkci porostů. Nejvyšší objem ze všech zkoumaných variant smíšení byl zjištěn u varianty SM 50:50 BK ($614 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) a následně u varianty SM 75:25 BK ($564 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$), zatímco nejnižší objem byl patrný u monokultury buku ($354 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) a druhý nejnižší u monokultury smrku ($371 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$). Podobně je tomu u stejných studovaných variant smrku a buku v autochtonních porostech ve vyšších nadmořských výškách v Krkonoších s tím rozdílem, že nejvyšší produkce byla zjištěna u varianty SM 75:25 BK ($656 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) a následně u varianty SM 50:50 BK ($512 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; VACEK Z. et al. 2021a). V tomto případě se produkce ve studovaných smíšených porostech snižovala s vyšším podílem buku, podobně jako u studie ze Slovenska (SHARMA et al. 2019). Nižší objem srovnatelných smrkobukových porostů (v průměru $449 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) byl zjištěn v jiné studii z Krkonoš (VACEK S. et al. 2015). KRÁLÍČEK et al. (2017) také uvádějí nižší objem porostů ($239\text{--}536 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) ve smíšených smrkobukových porostech v podobných biotopech (905–990 m n. m.) v Orlických horách. Naproti tomu bukوسmrkojedlové porosty v jiné oblasti Orlických hor vykazovaly podobnou produkci ($538 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ – VACEK Z. 2017) jako v naší studii. Srovnávací studie nesmíšených porostů v Krkonoších ukázaly, že jak jednodruhové bukové porosty (nadmořská výška 940–1030 m, zásoba $198 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; ŠIMŮNEK et al. 2020), tak smrkové porosty (nadmořská výška 710–1250 m, zásoba $322 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; PUTALOVÁ et al. 2019) vykazovaly

nižší objemy porostů ve srovnání se smíšenými porosty. Podobné výsledky byly zjištěny i v jiných kombinacích dřevin, např. ŠPULÁK et al. (2018) prokázali, že příměs dubu v borových porostech zvýšila zásobu oproti čistým monokulturám, aniž by byla narušena jejich stabilita. Ta může být vyjádřena např. štíhlostním kvocientem. Z naší studie vyplývá, že se zvyšujícím se podílem buku klesají hodnoty štíhlostního kvocientu (BK75 HRD = 64,4; BK50 HRD = 70,8; BK25 HRD = 75,7), tj. zvyšuje se statická stabilita porostů. Podobně to uvádějí například ŠTEFANČÍK (2015), SHARMA et al. (2016, 2019), ŠTEFANČÍK et al. (2018) či VACEK Z. et al. (2021a).

V naší studii byl průměrný objem kmene o 21,4 % vyšší u buku a o 19,9 % vyšší u smrku ve smíšených porostech než v porostech jednodruhových. Nižší rozdíly uvádějí též VACEK Z. et al. (2021a) z Krkonoš, kde byl průměrný objem kmene o 9,7 % vyšší u buku a o 7,7 % vyšší u smrku ve smíšených porostech než v monokulturách. Též PRETZSCH (2016) z Německa uvádí, že smíšené porosty produkují o 11–30 % větší objem kmenů než monokultury. Na širší evropské úrovni se pozitivní vliv směsí potvrzuje i u jiných kombinací dřevin. VOSPERNIK et al. (2023) zaznamenali, že ve směsích dubu a borovice je růst stromů ovlivněn nejen klimatem a lokální konkurencí, ale také strukturální diverzitou a smíšením. To mělo pozitivní vliv na růst borovice, zatímco u dubu byl tento efekt méně výrazný.

Převládající pozitivní vliv příměsí buku lesního a smrku ztepilého na produkci potvrzuje i řada dalších prací (PRETZSCH, SCHÜTZE 2009; PRETZSCH et al. 2010, 2012, 2013). Kromě produkce může charakter směsi také významně ovlivnit počet stromů, zápoje a index hustoty porostu (AMOROSO, TURNBLOM 2006; PRETZSCH, BIBER 2016; PRETZ-



Obr. 1.

Ordinační diagram zobrazující výsledky PCA závislosti mezi produkcí (DBH – výčetní tloušťka, výška, počet stromů, zásoba porostu, objem kmene, kruhová základna, SDI – index hustoty porostu, CC – stupeň zápoje, HDR – štíhlostní kvocient), diverzitou (TMd – tloušťková diferenciace, TMh – výšková diferenciace, S – vertikální diverzita, Ap – vertikální struktura, R – horizontální struktura, D – druhová bohatost, H' – druhová heterogenita, E – druhová vyrovnanost, B – celková diverzita porostu) a pěti variantami smíšení (●) v roce 2025.

Fig. 1.

Ordination diagram showing the PCA results of the relationships between production (DBH – diameter at breast height, height, number of trees, stand volume, stem volume, basal area, SDI – stand density index, CC – canopy closure, HDR – slenderness ratio), diversity (TMd – diameter differentiation, TMh – height differentiation, S – vertical diversity, Ap – vertical structure, R – horizontal structure, D – species richness, H' – species heterogeneity, E – species evenness, B – overall stand diversity), and five admixture variants (●) in 2025.

SCH, ZENNER 2017). To rovněž odpovídá výsledkům naší studie, kde byl počet stromů ve smíšených porostech o 32,5 % vyšší ve srovnání s monokulturami (o 50 % vyšší ve variantě SM 75:25 BK). Nižší rozdíly uvádí práce VACEK et al. (2021c) z Krkonoš, kde byl počet stromů ve smíšených porostech o 15,5 % vyšší ve srovnání s monokulturami (o 27,2 % vyšší ve variantě SMS 75:25 BK). Produktivita včetně sekvestrace uhlíku smíšených porostů ve srovnání s monokulturami je pozitivně ovlivněna vyšší hustotou porostů, plochou korunových projekcí a strukturální rozmanitostí, např. asymetrií a rozsahem tloušťkové distribuce stromů (PRETZSCH et al. 2014).

Jednodruhové porosty mají relativně méně složitou korunovou výstavbu (převažuje horizontální nad vertikální) a nižší variabilitu struktury v rámci porostů (FORRESTER, ALBRECHT 2014; PRETZSCH 2014). Stromy ve smíšených porostech mohou vykazovat vyšší účinnost využívání zdrojů, a proto mít výrazně vyšší tempo růstu ve srovnání s monokulturami (RICHARDS et al. 2010; PRETZSCH et al. 2016; SHARMA et al. 2016, 2017) v důsledku odlišných ekologických nároků (živiny, vlhkost, klimatické faktory, osvětlení atd.) jednotlivých dřevin (KNOKE et al. 2008; VACEK S. et al. 2019b; MIKULENKA et al. 2020). Zároveň i relativně malá příměs může vyvolat silné pozitivní účinky (PRETZSCH 2014). V našem případě přimísení do 25 % zvýšilo objem porostu až o 46,5 % ve srovnání s monokulturou. V práci VACEK Z. et al. (2021a) se uvádí, že přimísení buku jednou dřevinou do 25 % zvýšilo objem porostu o 26,7 % ve srovnání s monokulturou. Produkční potenciál ve sledovaných podmínkách může být ještě výše pozitivně ovlivněn příměsí dalších dřevin, např. jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.) či javoru klenu (VACEK S. et al. 2018; BLEĐÝ et al. 2024). S vyšší produkcí smíšených lesů jsou spojeny i ekonomické výhody (AGESTAM et al. 2006; FELTON et al. 2010). Na druhou stranu tyto porosty čelí větším škodám způsobeným zvěří, zejména okusem (BRABEC et al. 2024).

Diverzita stromového patra

Z hlediska druhové diverzity naše studie potvrdila, že druhová bohatost (D 0,14), heterogenita (H' 0,07) a vyrovnanost (E 0,31) byly významně nižší v monokulturách ve srovnání se všemi variantami smíšených porostů (D 0,24, H' 0,30 a E 0,79). Též studie VACEK et al. (2021c) uvádí, že druhová bohatost (D 0,01), heterogenita (H' 0,02) a vyrovnanost (E 0,03) byly významně nižší v monokulturách ve srovnání se všemi variantami smíšených smrkobukových porostů (D 0,18, H' 0,25 a E 0,82). Podobné hodnoty druhové diverzity stromů byly zjištěny ve smrkobukovém lese v Jizerských horách (D 0,17, H' 0,20, E 0,66; VACEK S. et al. 2019). Na druhou stranu byla ve smrkobukovém lese v Orlických horách pozorována vyšší diverzita v druhové bohatosti a heterogenitě a nižší v druhové vyrovnanosti (VACEK Z. 2017). To bylo způsobeno příměsí dalších dřevin, jako je jedle bělokorá, jeřáb ptačí a javor klen.

V naší studii byly největší rozdíly mezi variantami smíšení zjištěny v druhové vyrovnanosti a heterogenitě. Nejvyšší (významně v případě indexů H' a E) druhová heterogenita a vyrovnanost byly zjištěny u varianty SM 50:50 BK, u bohatosti to bylo u varianty SM 75:25 BK a naopak nejnižších hodnot indikátorů druhové diverzity bylo dosaženo v monokultuře smrku. Velmi podobně to bylo i v případě studie VACEK Z. et al. (2021a). Mnoho studií primárně využívá druhovou bohatost k vysvětlení vztahu diverzita – produktivita (MORIN et al. 2011; GILLMAN et al. 2015), ale zejména druhová vyrovnanost a heterogenita by měly být zahrnuty do modelů z hlediska druhové diverzity a mezidruhových interakcí (NIJS, ROY 2000; ZHANG et al. 2012). Globální metaanalýza 54 studií ukázala, že nejlepším prediktorem při vysvětlení modelu produktivity byla druhová vyrovnanost (34 %), zatímco druhová bohatost vysvětlila pouze 13 % variability (ZHANG et al. 2012). Naše studie však ukázala, že rovnoměrné rozložení velikosti

smrku a buku (SM 50:50 BK, vysoká vyrovnanost) zvyšuje produktivitu, obdobně jak bylo potvrzeno v komplexních analýzách horských smíšených lesů v sedmi evropských zemích (TORRESAN et al. 2020).

Z hlediska prostorového rozmístění stromů nebyl zjištěn žádný významný vliv smíšení na prostorové rozmístění dřevin. Horizontální struktura v monokulturách však vykazovala tendenci k agregovanosti, zatímco smíšené porosty vykazovaly náhodné až mírně pravidelné rozmístění optimálněji využívající prostor. Podobně tomu bylo i ve studii VACEK et al. (2021a) v Krkonoších. Náhodné rozložení stromového patra bylo zjištěno i ve smíšených porostech v Orlických horách (KRÁLÍČEK et al. 2017; VACEK Z. 2017), v Boubínské přehleze (ŠEBKOVÁ et al. 2011) a v Polsku (SZWAGRZYK, CZERWCZAK 1993). Podobná tendence k agregaci v bukových a smrkových monokulturách v obdobných nadmořských výškách byla zjištěna i v dalších oblastech České republiky (VACEK S. et al. 2014; KRÁL et al. 2015; VACEK Z. et al. 2019). Horizontální struktura stromového patra v přirozených a přírodě blízkých lesích je ve většině případů náhodná (VON OHEIMB et al. 2005; HÁJEK et al. 2020; VACEK et al. 2020a), ale s rostoucím věkem a bohatostí stanovišť se zvyšuje i konkurence, a struktura se mění z agregované na náhodnou a nakonec na pravidelnou (WIJDEVEN 2003; RUGANI et al. 2013; BULUŠEK et al. 2016). V počátečních fázích růstu (přirozená obnova) nebo v extrémních stanovištích (horní hranice lesa, skály) dochází k agregaci jedinců (NAGEL et al. 2006; VACEK, HEJCMAN 2012; VACEK Z. et al. 2015).

Z hlediska strukturální diferenciace neměly příměsi příliš velký vliv na tloušťkovou a výškovou diferenciaci. Smíšené porosty (TMd 0,34, TMh 0,22) nicméně vykazovaly vyšší diferenciaci ve srovnání s monokulturami (TMd 0,31, TMh 0,19). Podobně tomu bylo ve studii VACEK Z. et al. (2021a), kde též smíšené porosty (TMd 0,33, TMh 0,25) vykazovaly vyšší diferenciaci ve srovnání s monokulturami (TMd 0,25, TMh 0,20). Obdobně byla zjištěna vyšší diferenciace průměru ve smíšených porostech v Krkonoších (TMd 0,47 – VACEK Z. 2017) a v Orlických horách (TMd 0,40 – KRÁLÍČEK et al. 2017) ve srovnání s monokulturami v Krkonoších (TMd 0,33 – VACEK Z. et al. 2015; TMd 0,36 – KRÁLÍČEK et al. 2017) a na Slovensku (TMd 0,36 – ŠTEFANČÍK 2015).

Smíšené porosty také vykazovaly vyšší vertikální diverzitu (Ap 0,34) ve srovnání s monokulturami (Ap 0,57). Podobně tomu bylo i ve studii z Krkonoš (VACEK Z. et al. 2021a). Též diferenciace korun byla převážně vyšší ve smíšených porostech a výrazně nejnižší ve smrkové monokultuře. Vyšší korunovou diferenciaci smíšených smrkobukových porostů ve srovnání s monokulturami uvádějí opět VACEK Z. et al. (2021a). Bohatá vertikální diverzita a diferenciace korun umožňuje smíšeným porostům rychleji uzavírat mezery v koruně než jednopatrovým jednodruhovým porostům. To snižuje poškození a zvyšuje hustotu, růst a produkci smíšených versus jednodruhových porostů (PRETZSCH, FORRESTER 2017). PRETZSCH et al. (2022) navíc ukázali, že vícevrstevná struktura snižuje transpirační stres menších stromů, čímž zmírňuje dopady sucha. Kromě toho mnohem hustší a diverzifikovanější vyplnění prostoru korun ve smíšených porostech může zvýšit zachycení světla, hustotu porostu, produktivitu, ale také rezistenci růstu vůči extrémům (PRETZSCH 2014; PRETZSCH et al. 2021).

Při hodnocení efektivity smíšení je důležitá analýza celkové diverzity porostů včetně druhového složení, vertikální struktury, prostorového rozložení a diferenciace korun (JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997). Výše uvedené výsledky ukazují, že celková diverzita byla ve smíšených porostech výrazně vyšší (B 5,3) ve srovnání s monokulturami (B 3,9). Podobně tomu je i ve studii VACEK Z. et al. (2021a) z Krkonoš (smíšené porosty B 5,0) ve srovnání s monokulturami (B 3,4). To je i v souladu s dalšími výsledky dokumentujícími vyšší celkovou diverzitu smíšených buk-smrkových porostů (B 7,2 – KRÁLÍČEK et al. 2017; B 8,5 – VACEK Z. 2017) ve srovnání s monokulturami smrku (B 6,2 – KRÁLÍČEK et al. 2017) a monokulturami buku (B 6,4 – VACEK Z. et al. 2015).

ZÁVĚR

Výsledky studie jasně prokázaly pozitivní vliv smíšených buk-smrkových porostů na produkční parametry i strukturální a druhovou diverzitu ve srovnání s monokulturami. Nejlepších hodnot z hlediska porostní zásoby, kruhové výčetní základny i komplexní diverzity dosáhla varianta se stejným zastoupením buku a smrku. Smíšené porosty rovněž vykazovaly příznivější prostorovou a vertikální strukturu, což podporuje jejich stabilitu a rezistenci. Z pohledu produkčního potenciálu a sekvestrace uhlíku se ukazuje, že klíčovým faktorem není samotná druhová bohatost, ale především druhová vyrovnanost, která zásadně ovlivňuje využití růstového prostoru a stabilitu porostu. Limitací studie je však skutečnost, že vychází z relativně úzkého rozsahu stanovištních podmínek a počtu ploch, což může ovlivňovat generalizaci výsledků. Nicméně na základě těchto poznatků lze doporučit podporu a aktivní zakládání smíšených buk-smrkových porostů jako efektivní adaptační opatření na probíhající GCC. Pro praxi je žádoucí rozvíjet diverzifikační strategie hospodaření a neomezovat pozitivní efekt směsí (např. redukcí stromů na úroveň monokultur), zatímco budoucí výzkum by měl směřovat k dlouhodobému monitoringu vývoje těchto směsí a k hodnocení jejich odolnosti vůči disturbancím.

Poděkování:

Článek vznikl za podpory Grantové služby Lesů ČR, s. p., v rámci řešeného projektu „Stav dospělých bukových porostů pod vlivem klimatických změn na LS Litvínov“ (č. 139) a projektu Technologické agentury ČR „Bohatě strukturované smíšené porosty jako klíčová forma adaptace lesního hospodářství na probíhající změny klimatu“ (TQ03000107).

LITERATURA

- AGESTAM E., KARLSSON M., NILSSON U. 2006. Mixed forests as a part of sustainable forestry in southern Sweden. *Journal of Sustainable Forestry*, 21: 101–117. DOI: 10.1300/J091v21n02_07
- 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 (8): art129. DOI: 10.1890/ES15-00203.1
- ALTMAN J., FIBICH P., ŠANTRŮČKOVÁ H., DOLEŽAL J., ŠTĚPÁNEK P., KOPÁČEK J., HŮNOVA I., OULEHLE F., TUMA J., CIENCIALA E. 2017. Environmental factors exert strong control over the climate-growth relationships of *Picea abies* in Central Europe. *Science of The Total Environment*, 609: 506–516. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.07.134
- AMMER C., WAGNER S. 2005. An approach for modelling the mean fine-root biomass of Norway spruce stands. *Trees – Structure and Function*, 19 (2): 145–153. DOI: 10.1007/s00468-004-0373-4
- AMMER C. 2019. Diversity and forest productivity in a changing climate. *New Phytologist*, 221 (1): 50–66. DOI: 10.1111/nph.15263
- AMOROSO M.M., TURNBLOM E.C. 2006. Comparing productivity of pure and mixed Douglas-fir and western hemlock plantations in the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 1484–1496. DOI: 10.1139/x06-042
- BLEDÝ M., VACEK S., BRABEC P., VACEK Z., CUKOR J., ČERNÝ J., ŠEVČÍK R., BRNYCHOVÁ 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. DOI: 10.3390/f15060998
- BORŮVKA L., PODRÁZSKÝ V., MLÁDKOVÁ L., KUNEŠN I., DRÁBEK O. 2005. Some approaches to the research of forest soils affected by acidification in the Czech Republic. *Soil Science and Plant Nutrition*, 51 (5): 745–749. DOI: 10.1111/j.1747-0765.2005.tb00105.x
- BOŠEĽA M., TUMA J., CIENCIALA E., DOBOR L., KULLA L., MARČIŠ P., POPA I., SEDMÁK R., SEDMÁKOVÁ D., SITKO R., ŠEBEŇ V., ŠTĚPÁNEK P., BÜNTGEN U. 2021. Climate warming induced synchronous growth decline in Norway spruce populations across biogeographical gradients since 2000. *Science of the Total Environment*, 752: 141794. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.141794
- BRABEC P., BRICHTA J., VACEK Z., VACEK S., ŠIMŮNEK V., HÁJEK V. 2023. Potential of mixed *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus sylvestris* L. forests in lowland areas of Central Bohemia. *Journal of Forest Science*, 69 (11): 470–484. DOI: 10.17221/76/2023-JFS
- 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. DOI: 10.2478/forj-2024-0016
- BULUŠEK D., VACEK Z., VACEK S., KRÁL J., BÍLEK L., KRÁLÍČEK I. 2016. Spatial pattern of relict beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *Journal of Forest Science* 62: 293–305. DOI: 10.17221/22/2016-JFS
- BURAS A., MENZEL A. 2019. Projecting tree species composition changes of European forests for 2061–2090 under RCP 4.5 and RCP 8.5 scenarios. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1986. DOI: 10.3389/fpls.2018.01986
- CLARK P.J., EVANS F.C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35: 445–453. DOI: 10.2307/1931034
- CROOKSTON N.L., STAGE A.R. 1999. Percent canopy cover and stand structure statistics from the Forest Vegetation Simulator. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-24. Ogden, UT. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 11 s.
- ČERNÝ J., ŠPULÁK O., SÝKORA P., NOVOSADOVÁ K., KADLEC J., KOMÁNEK M. 2024. Význam buku lesního ve střední Evropě v období klimatické změny: přehled současných poznatků. [The significance of European beech in Central Europe in the period of climate change: an overview of current knowledge]. *Reports of Forestry Research – Zprávy lesnického výzkumu*, 69 (1): 74–88. DOI: 10.59269/zlv/2024/1/721
- 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. DOI: 10.3390/f14061215
- DAS H.P. 2004. Adaptation strategies required to reduce vulnerability in agriculture and forestry to climate change, climate variability and climate extremes. In: *World Meteorological Organization (WMO). Management Strategies in Agriculture and Forestry for Mitigation of Greenhouse Gas Emissions and Adaptation to Climate Variability and Climate Change: 41–92. Report of CAGM Working Group. Technical Note No. 202, WMO No. 969, Geneva, WMO.*
- DEL RÍO M., PRETZSCH H., RUIZ-PEINADO R., JACTEL H., COLL L., LÖF M., ALDEA J., AMMER C., AVDAGIĆ A., BARBEITO I., BIELAK K., BRAVO F., BRAZAITIS G., CERNÝ J., COLLET C., CONDÉS S., DRÖSSLER L., FABRIKA M., HEYM M., HOLM S-O., HYLEN G., JANSON S. A., KURLYYAK V., LOMBARDI F., MATOVIĆ B., METSLAID M., MOTTA R., NORD-LARSEN T., NOTHDURFT A., OUDEN J. DEN,

- PACH M. et al. 2022. Emerging stability of forest productivity by mixing two species buffers temperature destabilizing effect. *Journal of Applied Ecology*, 59 (11): 2730–2741. DOI: 10.1111/1365-2664.14267
- FABRIKA M., ĎURSKÝ J. 2005. Algorithms and software solution of thinning models for SIBYLA growth simulator. *Journal of Forest Science*, 51 (10): 431–445. DOI: 10.17221/4577-JFS
- FELTON A., LINDBLADH M., BRUNET J., FRITZ Ö. 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: an assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 260: 939–947. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.06.011
- FORRESTER D.I., ALBRECHT A.T. 2014. Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, 328: 94–102. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.05.026
- FORZIERI G., GIRARDELLO M., CECCHERINI G., SPINONI J., FEYEN L., HARTMANN H., BECK P.S.A., CAMPS-VALLS G., CHIRICI G., MAURI A., CESCATTI A. 2021. Emergent vulnerability to climate-driven disturbances in European forests. *Nature Communications*, 12 (1): 1081. DOI: 10.1038/s41467-021-21399-7
- FREEMAN B.G., LEE-YAW J.A., SUNDAY J.M., HARGREAVES A.L. 2018. Expanding, shifting and shrinking: The impact of global warming on species' elevational distributions. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 1268–1276. DOI: 10.1111/geb.12774
- FU Y., LIU C., HE H.S., WANG S., WANG L., XIE Z. 2024. Assessing the impact of climate warming on tree species composition and distribution in the forest region of Northeast China. *Frontiers in Plant Science*, 15: 1430025. DOI: 10.3389/fpls.2024.1430025
- FUCHS Z., VACEK Z., VACEK S., CUKOR J., ŠIMŮNEK V., ŠTEFANČÍK I., BRABEC P., KRÁLÍČEK I. 2024. European beech (*Fagus sylvatica* L.) as a tree of the future in the context of climate change? *Central European Forestry Journal*, 70: 2: 62–76. DOI: 10.2478/forj-2023-0020
- FÜLDNER K. 1995. Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv*, 66: 235–606.
- FÜRST C., VACIK H., LORZ C., MAKESCHIN F., PODRÁZSKÝ V., JANEČEK V. 2007. Meeting the challenges of process-oriented forest management. *Forest Ecology and Management*, 248 (1–2): 1–5. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.02.031
- GÁRATE-ESCAMILLA H., HAMPE A., VIZCAINO-PALOMAR N., ROBSON T.M., GARZON M.B. 2019. Range-wide variation in local adaptation and phenotypic plasticity of fitness-related traits in *Fagus sylvatica* and their implications under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 28 (9): 1336–1350. DOI: 10.1111/geb.12936
- GILLMAN L.N., WRIGHT S.D., CUSENS J., MCBRIDE P.D., MALHI Y., WHITTAKER R.J. 2015. Latitude, productivity and species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 107–117. DOI: 10.1111/geb.12245
- GRACE J., BERNINGER F., NAGY L. 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany* 90, 537–544. DOI: 10.1093/aob/mcf222
- HÁJEK V., VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., PRAUSOVÁ R., LINDA R., BULUŠEK D., KRÁLÍČEK I. 2020. Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years. *Central European Forestry Journal*, 66 (4): 202–217. DOI: 10.2478/forj-2020-0011
- 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. DOI: 10.1038/nclimate1687
- HILL M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54 (2): 427–432. DOI: 10.2307/1934352
- JAEHNE S.C., DOHRENBUSCH A. 1997. Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 116: 333–345.
- JUŘIČKA D., VALTERA M., NOVOTNÝ R., KOMENDOVÁ R., ČERNÝ J., PECINA V. 2023. The influence of Norway spruce and European beech on the vertical distribution of Cd, Cu, Pb and Zn in temperate forest soils. *European Journal of Forest Research*, 142 (2): 247–257. DOI: 10.1007/s10342-022-01519-8
- KNOKE T., AMMER C., STIMM B., MOSANDL R. 2008. Admixing broad-leaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research*, 127 (2): 89–101. DOI: 10.1007/s10342-007-0186-2
- KÖPPEN W. 1936. *Das Geographische System der Klimate*. Handbuch der Klimatologie. Berlin, Gebrüder Bornträger: 44 s.
- KRAFT G. 1884. *Beiträge zur zur lehre von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben*. Hannover, Klindworth: 147 s.
- 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. *Central European Forestry Journal*, 61 (3): 175–187. DOI: 10.1515/forj-2015-0026
- KRÁLÍČEK I., VACEK Z., VACEK S., REMEŠ J., BULUŠEK D., KRÁL J., ŠTEFANČÍK I., PUTALOVÁ T. 2017. Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. *Dendrobiology*, 77: 119–137. DOI: 10.12657/denbio.077.010
- LEUSCHNER C. 2020. Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) – a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 47: 125576. DOI: 10.1016/j.ppees.2020.125576
- LIANG Y., GUSTAFSON E.J., HE H.S., SERRA-DIAZ J.M., DUVERNÉCK M. J., THOMPSON J.R. 2023. What is the role of disturbance in catalyzing spatial shifts in forest composition and tree species biomass under climate change? *Global Change Biology*, 29: 1160–1177. DOI: 10.1111/gcb.16517
- MACHAR I., VLČKOVÁ V., BUČEK A., VOŽENÍLEK V., ŠÁLEK L., JEŘABKOVÁ L. 2017. Modelling of climate conditions in forest vegetation zones as a support tool for forest management strategy in European beech dominated forests. *Forests*, 8: 82. DOI: 10.3390/f8030082
- MARGALEF R. 1958. Information theory in ecology. *General Systematics*, 3: 36–71.
- MARCHI E., CHUNG W., VISSER R., ABBAS D., NORDFJELL T., MEDERSKI P.S., MCEWAN A., BRINK M., LASCHI A. 2018. Sustainable Forest Operations (SFO): A new paradigm in a changing world and climate. *Science of the Total Environment*, 634: 1385–1397. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.04.084
- MARQUÉS L., CAMARERO J.J., GAZOL A., ZAVALA M.A. 2016. Drought impacts on tree growth of two pine species along an altitudinal gradient and their use as early-warning signals of potential shifts in tree species distributions. *Forest Ecology and Management*, 381: 157–167. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.09.021

- MARTÍNEZ-SANCHO E., SLAMOVA L., MORGANTI S., GREFFEN C., CARVALHO B., DAUPHIN B., RELLSTAB C., GUGERLI F., OPGENOORTH L., HEER K., KNUTZEN F., VON ARX G., VALLADARES F., CAVERS S., FADY B., ALÍA R., ARAVANOPOULOS F., AVANZI C., BAGNOLI F., BARBAS E., BASTIEN C., BENAVIDES R., BERNIER F., BODINEAU G., BASTIAS C.C., CHARPENTIER J-P., CLIMENT J.M., CORRÉARD M., COURDIER F., DANUSEVICIUS D., FARSAKOGLU A-M., DEL BARRIO G.J.M., GILG O., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ S.C., GRAY A., HARTLEITNER C., HUREL A., JOUINEAU A., KÄRKKÄINEN K., KIJALA S.T., LABRIOLA M., LASCoux M., LEFEBVRE M., LEJEUNE V., LE-PROVOST G., LIESEBACH M., MALLIAROU E., MARIOTTE N., MATESANZ S., MICHOTÉY C., MILESI P., MYKING T., NOTIVOL E., PAKULL B., PIOTTI A., PLOMION C., PRINGARBE M., PYHÄJÄRVI T., RAFFIN A., RAMÍREZ-VALIENTE J.A., RAMSKOGLER K., ROBLED-ARNUNCIÓ J.J., SAVOLAINEN O., SCHUELER S., SEMERIKOV V., SPANU I., THÉVENET J., TOLLEFSRUD M.M., TURION N., VEISSE D., VENDRAMIN G.G., VILLAR M., WESTIN J., FONTI P. 2020. The Gen-Tree Dendroecological Collection, tree-ring and wood density data from seven tree species across Europe. *Scientific Data*, 7 (1): 1. DOI: 10.1038/s41597-019-0340-y
- MATHES T., SEIDEL D., ANNIGHÖFER P. 2023. Response to extreme events: do morphological differences affect the ability of beech (*Fagus sylvatica* L.) to resist drought stress? *Forestry*, 96 (3): 355–371. DOI: 10.1093/forestry/cpac056
- MEYER P., SPÍNU A.P., MOLDER A., BAUHUS J. 2022. Management alters drought-induced mortality patterns in European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Plant Biology*, 24 (7): 1157–1170. DOI: 10.1111/plb.13396
- 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. DOI: 10.2478/forj-2019-0026
- MORIN X., FAHSE L., SCHERER-LORENZEN M., BUGMANN H. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecological Letters*, 14: 1211–1219. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01691
- NAGEL T.A., SVOBODA M., DIACI J. 2006. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management*, 226: 268–278. DOI: 10.1016/j.foreco.2006.01.039
- Nijs I., ROY J. 2000. How important are species richness, species evenness and interspecific differences to productivity? A mathematical model. *Oikos*, 88 (1): 57–66. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2000.880107.x
- NOVOTNÝ S., GALLO J., BALÁŠ M., KUNEŠ I., FUCHS Z., BRABEC P. 2023. Silvicultural potential of the main introduced tree species in the Czech Republic—review. *Central European Forestry Journal*, 69 (3): 188–200. DOI: 10.2478/forj-2023-0014
- PETRÁŠ R., PAJTIK J. 1991. Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis*, 37 (1): 49–56.
- 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 (2): 75–77.
- PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., ULBRICHOVÁ I. 2006. Rychlost regenerace lesních půd v horských oblastech z hlediska kvantity nadložního humusu. *Zprávy lesnického výzkumu*, 51 (4): 230–234.
- PODRÁZSKÝ V. 2008. Tvorba povrchového humusu při zalesňování zemědělských ploch a po buldozerové přípravě v Krušných horách. *Zprávy lesnického výzkumu*, 53 (4): 258–263.
- PODRÁZSKÝ V., GALLO J., BALÁŠ M., KUNEŠ I., TAMA A.Y., ŠULITKA M. 2024. Initial growth of native and introduced hardwoods at the afforested agricultural lands – preliminary results. In: 11th Hardwood Conference Proceedings. Sopron, Hungary 30–31 May. Sopron, University of Sopron Press: 102–109.
- PODRÁZSKÝ V., TROJAN V., VACEK Z., ČERNÝ J., VACEK S., CUKOR J., KUPKA I., JŮNOVÁ L., PLASSOVÁ M. 2025. Testování růstového potenciálu introdukovaných dřevin pro budoucí lesnictví střední Evropy: zkušenosti z pěstování 16 druhů dřevin v arboretu Truba. [Testing the growth potential of introduced tree species for future forestry in Central Europe: insights from 16 tree species in the Truba Arboretum]. *Reports of Forestry Research – Zprávy lesnického výzkumu*, 70 (2): 93–101. DOI: 10.59269/zlv/2025/2/761
- 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 s.
- PRETZSCH H. 2006. Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald*, 21: 1158–1159.
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G. 2009. Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research*, 128: 183–204. DOI: 10.1007/s10342-008-0215-9
- PRETZSCH H., BLOCK J., DIELER J., DONG P.H., KOHNLE U., NAGEL J., SPELLMANN H., ZINGG A. 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, 67: 712. DOI: 10.1051/forest/2010037
- PRETZSCH H., DIELER J., SEIFERT T., RÖTZER T. 2012. Climate effects on productivity and resource-use efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in stands with different spatial mixing patterns. *Trees*, 26: 1343–1360. DOI: 10.1007/s00468-012-0710-y
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G., UHL E. 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, 15 (3): 483–495. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x
- PRETZSCH H. 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 327: 251–264. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.04.027
- PRETZSCH H., RÖTZER T., MATYSSEK R., GRAMS T.E.E., HÄBERLE K.H., PRITSCH K., KERNER R., MUNCH J.C. 2014. Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) stands under drought: From reaction pattern to mechanism. *Trees Structure and Function*, 28: 1305–1321. DOI: 10.1007/s00468-014-1035-9
- PRETZSCH H. 2016. Ertragstafel-Korrekturfaktoren für Umwelt- und Mischungseffekte. *AFZ Der Wald*, 14: 47–50.
- PRETZSCH H., BIBER P. 2016. Tree species mixing can increase maximum stand density. *Canadian Journal of Forest Research* 46, 1179–1193. DOI: 10.1139/cjfr-2015-0413

- PRETZSCH H., DEL RIO M., SCHÜTZE G., AMMER C., ANNIGHÖFER P., AVDAGIC A., BARBEITO I., BIELAK K., BRAZAITIS G., COLL L., DRÖSSLER L., FABRIKA M., FORRESTER D.I., KURYLYAK V., LÖF M., LOMBARDI F., MATOVIĆ B., MOHREN F., MOTTA R., OUDEN J. DEN., PACH M., PONETTE Q., SKRZYSZEWSKI J., SRAMEK V., STERBA H., SVOBODA M., VERHEYEN K., ZLATANOV T., BRAVO-OVIEDO A. 2016. Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *Forest Ecology Management*, 373: 149–166. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.04.043
- PRETZSCH H., FORRESTER D.I. 2017. Stand dynamics of mixed-species stands compared with monocultures. In: *Mixed-species forests*. Berlin, Springer: 117–209.
- PRETZSCH H., ZENNER E.K. 2017. Toward managing mixed-species stands: from parametrization to prescription. *Forest Ecosystems*, 4: 19. DOI: 10.1186/s40663-017-0105-z
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G., BIBER P. 2018. Drought can favour the growth of small in relation to tall trees in mature stands of Norway spruce and European beech. *Forest Ecosystems*, 5 (1): 20. DOI: 10.1186/s40663-018-0139-x
- PRETZSCH H., STECKEL M., HEYM M., BIBER P., AMMER C., EHBRECHT M., BIELAK K., BRAVO F., ORDÓÑEZ C., COLLET C., VAST F., DRÖSSLER L., BRAZAITIS G., GODVOD K., JANSONS A., DE-DIOS-GARCÍA J., LÖF M., ALDEA J., KORBOULEWSKY N., REVENTLOW D.O., NOTHDURFT A., ENGEL M., PACH M., SKRZYSZEWSKI J., PARDOS M., PONETTE Q., SITKO R., FABRIKA M., SVOBODA M., ČERNÝ J., WOLFF B., RUÍZ-PEINADO R., RÍO M. DEL 2020. Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, 139 (3): 349–367. DOI: 10.1007/s10342-019-01233-y
- PRETZSCH H., POSCHENRIEDER W., UHL E., BRAZAITIS G., MAKRICI-KIENE K., CALAMA R. 2021. Silvicultural prescriptions for mixed-species forest stands. A European review and perspective. *European Journal of Forest Research*, 140: 1267–1294. DOI: 10.1007/s10342-021-01388-7
- PRETZSCH H., BRAVO-OVIEDO A., HILMERS T., RUIZ-PEINADO R., COLL L., LÖF M., AHMED S., ALDEA J., AMMER C., AVDAGIĆ A., BARBEITO I., BIELAK K., BRAVO F., BRAZAITIS G., CERNY J., COLLET C., DRÖSSLER L., FABRIKA M., HEYM M., HOLM S-O., HYLEN ., JANSONS A., KURYLYAK V., LOMBARDI F., MATOVIĆ B., METSLAID M., MOTTA R., NORD-LARSEN T., NOTHDURFT A., ORDÓÑEZ C., OUDEN J. DEN., PACH M., PARDOS M., PONETTE Q., PÉROT T., REVENTLOW J.O.D., SITKO R., SRAMEK V., STECKEL M., SVOBODA M., UHL E., VERHEYEN K., VOSPERNIK S., WOLFF B., ZLATANOV T., DEL RÍO M. 2022. With increasing site quality asymmetric competition and mortality reduces Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand structuring across Europe. *Forest Ecology and Management*, 520: 120365. DOI: 10.1016/j.foreco.2022.120365
- PRIMICIA I., CAMARERO J.J., JANDA P., ČADA V., MORRISSEY R.C., TROTSIUK V., BAČE R., TEODOSIU M., SVOBODA M. 2015. Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate. *Forest Ecology and Management*, 354: 77–86. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.06.034
- PUTALOVÁ T., VACEK Z., VACEK S., ŠTEFANČÍK I., BULUŠEK D., KRÁL J. 2019. Tree-ring widths as an indicator of air pollution stress and climate conditions in different Norway spruce forest stands in the Krkonoše Mts. *Central European Forestry Journal*, 65 (1): 21–33. DOI: 10.2478/forj-2019-0004
- REINEKE L.H. 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal Agriculture Research*, 46: 627–638.
- RICHARDS A.E., FORRESTER D.I., BAUHUS J., SCHERER-LORENZEN M. 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology*, 30: 1192–1208. DOI: 10.1093/treephys/tpq035
- RUGANI T., DIACI J., HLADNIK D. 2013. Gap dynamics and structure of two old-growth beech forest remnants in Slovenia. *PloS ONE*, 8: e52641. DOI: 10.1371/journal.pone.0052641
- SAENZ-ROMERO C., LAMY J.-B., DUCOUSO A., MUSCH B., EHRENMANN F., DELZON S., CAVERS S., CHAŁUPKA W., DAĞDAŞ S., HANSEN J.K., LEE S.J., LIESEBACH M., RAU H-M., PSOMAS A., SCHNECK V., STEINER W., ZIMMERMANN N.E., KREMMER A. 2017. Adaptive and plastic responses of *Quercus petraea* populations to climate across Europe. *Global Change Biology*, 23: 2831–2847. DOI: 10.1111/gcb.13576
- SHANNON C.E. 1948. A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal*, 27 (3): 379–423. DOI: 10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x
- SHARMA R.P., VACEK Z., VACEK S. 2016. Individual tree crown width models for Norway spruce and European beech in Czech Republic. *Forest Ecology and Management*, 366: 208–220. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.01.040
- SHARMA R.P., VACEK Z., VACEK S. 2017. Modelling tree crown-to-bole diameter ratio for Norway spruce and European beech. *Silva Fennica*, 51: 1740. DOI: 10.14214/sf.1740
- SHARMA R.P., ŠTEFANČÍK I., VACEK Z., VACEK S. 2019. Generalized nonlinear mixed-effects individual tree diameter increment models for beech forests in Slovakia. *Forests*, 10: 451. DOI: 10.3390/f10050451
- SCHIEFFERS B.R., DE MEESTER L., BRIDGE T.C.L., HOFFMANN A.A., PANDOLFI J.M., CORLETT R.T., BUTCHART S.H.M., PEARCE-KEELLY P., KOVACS K.M., DUDGEON D., PACIFICI M., RONDININI C., FODEN W.B., MARTIN T.G., MORA C., BICKFORD D., WATSON J.E.M. 2016. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354 (6313): aaf7671. DOI: 10.1126/science.aaf7671
- SCHULD T., BURAS A., AREND M., VITASSE Y., BEIERKUNHLEIN C., DAMM A., GHARUN M., GRAMS T.E.E., HAUCK M., HAJEK P., HARTMANN H., HILTBRUNNER E., HOCH G., HOLLOWAY-PHILLIPS M., KÖRNER C., LARYSCH E., LÜBBE T., NELSON D.B., RAMMIG A., RIGLING A., ROSE L., RUEHR N.K., SCHUMANN K., WEISER F., WERNER C., WOHLGEMUTH T., ZANG C.S., KAHMEN A. 2020. A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic Applied Ecology*, 45: 86–103. DOI: 10.1016/j.baae.2020.04.003
- 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 (4): 985–997. DOI: 10.1007/s00468-015-1178-3
- SLANAŘ J., VACEK Z., VACEK S., BULUŠEK D., ČUKOR J., ŠTEFANČÍK I., BÍLEK L., KRÁL J. 2017. Long-term transformation of submontane spruce-beech forests in the Jizerské hory Mts.: dynamics of natural regeneration. *Central European Forestry Journal*, 63 (4): 212–224. DOI: 10.1515/forj-2017-0023
- STECKEL M., DEL RÍO M., HEYM M., ALDEA J., BIELAK K., BRAZAITIS G., ČERNÝ J., COLL L., COLLET C., EHBRECHT M., JANSONS A., NOTHDURFT A., PACH M., PARDOS M., PONETTE Q., REVENTLOW D.O.J., SITKO R., SVOBODA J., VALLET P., WOLFF B., PRETZ-

- SCH H. 2020. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management*, 461: 117908. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.117908
- SZWAGRZYK J., CZERWCAK M. 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of East Central Europe. *Journal of Vegetation Science*, 4: 469–476. DOI: 10.2307/3236074
- ŠEBKOVÁ B., ŠAMONIL P., JANÍK D., ADAM D., KRÁL K., VRŠKA T., HORT L., UNAR P. 2011. Spatial and volume patterns of an unmanaged submontane mixed forest in Central Europe: 160 years of spontaneous dynamics. *Forest Ecology and Management*, 262: 873–885. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.05.028
- ŠIMŮNEK V., SHARMA R.P., VACEK Z., VACEK S., HŮNOVÁ I. 2020. Sunspot area as unexplored trend inside radial growth of European beech in Krkonoše Mountains: a forest science from different perspective. *European Journal of Forest Research*, 139: 6: 999–1013. DOI: 10.1007/s10342-020-01302-7
- ŠIMŮNEK V., VACEK Z., VACEK S., ŠVANDA, M., PODRÁZSKÝ V., ČUKOR, J., GALLO J., ZAHRADNÍK P. 2025. Bark beetle-induced salvage logging cycle is caused by weather patterns linked to the NAO and solar cycle in Central Europe. *Forest Ecosystems*, 13: 100328. DOI: 10.1016/j.fecs.2025.100328
- ŠMILAUER P., LEPŠ J. 2014. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5*. Cambridge, Cambridge University Press: 362 s.
- ŠPULÁK O., SOUČEK J., ČERNÝ J. 2018. Do stand structure and admixture of tree species affect Scots pine aboveground biomass production and stability on its natural site? *Journal of Forest Science*, 64 (11): 486–495. DOI: 10.17221/117/2018-JFS
- ŠTEFANČÍK I. 2015. Rast, štruktúra a produkcia bukových porastov s rozdielnym režimom výchovy. *Zvolen, NLC – LVÚ*: 148 s.
- ŠTEFANČÍK I., VACEK Z., SHARMA R.P., VACEK S., RÖSSLOVÁ M. 2018. Effect of thinning regimes on development and growth of crop trees in *Fagus sylvatica* stands of Central Europe over 50 years. *Dendrobiology*, 79: 141–155. DOI: :10.12657/denbio.079.013
- THURM E.A., HERNANDEZ L., BALTENSWEILER A., AYAN S., RASZTOVITS E., BIELAK K., ZLATANOV T.M., HLADNIK D., BALIC B., FREUDENSCHUSS A., BÜCHSENMEISTER R., FALK W. 2018. Alternative tree species under climate warming in managed European forests. *Forest Ecology and Management*, 430: 485–497. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.08.028
- TORRESAN C., RÍO M.D., HILMERS T., NOTARANGELO M., BIELAK K., BINDER F., BONCINA A., BOSELAI M., FORRESTER D.I., HOBI M.L., NAGEL T.A., BARTKOWICZ L., SITKOVA Z., ZLATANOV T., TOGNETTI R., PRETZSCH H. 2020. Importance of tree species size dominance and heterogeneity on the productivity of spruce-fir-beech mountain forest stands in Europe. *Forest Ecology and Management*, 457: 117716. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117716
- VACEK S., SIMON J., REMEŠ J., PODRÁZSKÝ V., MINX T., MIKESKA M., MALÍK V., JANKOVSKÝ 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: 47 s.
- VACEK S., HEJCMAN M. 2012. Natural layering, foliation, fertility and plant species composition of a *Fagus sylvatica* stand above the alpine timberline in the Giant (Krkonoše) Mts., Czech Republic. *European Journal of Forest Research*, 131: 799–810. DOI: 10.1007/s10342-011-0553-x
- VACEK S., VACEK Z., PODRÁZSKÝ V., BÍLEK L., BULUŠEK D., ŠTEFANČÍK I., REMEŠ J., ŠTÍCHA V., AMBROŽ R. 2014. Structural diversity of autochthonous beech forests in Broumovské stěny National Nature Reserve, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science*, 131: 191–214.
- VACEK S., VACEK Z., BÍLEK L., HEJCMANOVÁ P., ŠTÍCHA V., REMEŠ J. 2015. The dynamics and structure of dead wood in natural spruce-beech forest stand—a 40 year case study in the Krkonoše National Park. *Dendrobiology*, 73: 21–32. DOI:10.12657/denbio.073.003
- VACEK S., VACEK Z., KALOUSKOVÁ I., ČUKOR J., BÍLEK L., MOSER W.K., BULUŠEK D., PODRÁZSKÝ V., ŘEHÁČEK D. 2018. Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) stands on former agricultural land in the Sudetes—evaluation of ecological value and production potential. *Dendrobiology*, (79): 61–76. DOI:10.12657/denbio.079.006
- VACEK S., PROKŮPKOVÁ A., VACEK Z., BULUŠEK D., ŠIMŮNEK V., KRÁLÍČEK I., PRAUSOVÁ R., HÁJEK V. 2019a. Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe. *Journal of Forest Science*, 65: 331–345. DOI: 10.17221/82/2019-JFS
- VACEK S., VACEK Z., ULBRICHOVÁ I., REMEŠ J., PODRÁZSKÝ V., VACH M., BULUŠEK D., KRÁL J., PUTALOVÁ T. 2019b. 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. DOI: 10.1080/02827581.2019.1589566
- 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., VACEK S., BÍLEK L., REMEŠ J., ŠTEFANČÍK I. 2015. Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology*, 73: 33–45. DOI: 10.12657/denbio.073.004
- 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. DOI: 10.1515/forj-2017-0006
- VACEK Z., VACEK S., SLANAŘ J., BÍLEK L., BULUŠEK D., ŠTEFANČÍK I., KRÁLÍČEK I., VANČURA K. 2019. Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. *Central European Forestry Journal*, 65: 129–144. DOI: 10.2478/forj-2019-0013
- 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. DOI: 10.3390/f11050603
- VACEK Z., PROKŮPKOVÁ A., VACEK S., BULUŠEK D., ŠIMŮNEK V., HÁJEK V., KRÁLÍČEK I. 2021a. Mixed vs. monospecific mountain forests in response to climate change: structural and growth perspectives of Norway spruce and European beech. *Forest Ecology and Management*, 488: 119019. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.119019
- VACEK Z., ČUKOR J., VACEK S., LINDA R., PROKŮPKOVÁ A., PODRÁZSKÝ V., GALLO J., VACEK O., ŠIMŮNEK V., DRÁBEK O., HÁJEK V., SPASIĆ M., BRICHTA J. 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 (5): 1243–1266. DOI: 10.1007/s10342-021-01392-x

- VACEK Z., VACEK S. 2022. Smíšené lesy – budoucnost českého lesnictví. [Mixed forests – the future of Czech forestry]. In: Čilek, V. et al. (ed.): Český a moravský les. Jeho počátky, současný stav a výhled do budoucnosti. Praha, Nakladatelství Dokořán: 179–188.
- VACEK Z., VACEK S. 2023. Challenges and risks of Serbian spruce (*Picea omorika* [Pančić] Purk.) in the time of climate change – a literature review. Central European Forestry Journal, 69 (3): 152–166. DOI: 10.2478/forj-2022-0016
- VACEK Z., VACEK S., ČUKOR 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
- VIEWEGH J., KUSBACH A., MIKESKA M. 2003. Czech forest ecosystem classification. Journal of Forest Science, 49 (2): 74–82. DOI: 10.17221/4682-JFS
- VON OHEIMB G., WESTPHAL C., TEMPEL H., HÄRDTLE, W. 2005. Structural pattern of a near-natural beech (*Fagus sylvatica*) forest (Serrahn, northeast Germany). Forest Ecology and Management, 212: 253–263. DOI: 10.1016/j.foreco.2005.03.033
- VOSPERNIK S., NOTHDURFT A. 2018. Can trees at high elevations compensate for growth reductions at low elevations due to climate warming? Canadian Journal of Forest Research, 48 (6): 650–662. DOI: 10.1139/cjfr-2017-0326
- VOSPERNIK S., HEYM M., PRETZSCH H., PACH M., STECKEL M., ALDEA J., BRAZAITIS G., BRAVO-OVIEDO A., DEL RIO M., LÖF M., PARDOS M., BIELAK K., BRAVO F., COLL LL., ČERNÝ J., DROESSLER L., EHBRECHT M., JANSONS A., KORBOULEWSKY N., JORDAN M., NORD-LARSEN T., NOTHDURFT A., RUIZ-PEINADO R., PONETTE Q., SITKO R., SVOBODA M., WOLFF B. 2023. Tree species growth response to climate in mixtures of *Quercus robur*/*Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* across Europe—a dynamic, sensitive equilibrium. Forest Ecology and Management, 530: 120753. DOI: 10.1016/j.foreco.2022.120753
- WIJDEVEN S.M.J. 2003. Stand dynamics in Fontainebleau. Dynamics in beech forest structure and composition over 17 years in La Tillaie forest reserve, Fontainebleau, France. Wageningen, Alterra: 56 s. Green World Research.
- ZHANG Y., CHEN H.Y., REICH P.B. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. Journal of Ecology, 100: 742–749. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x

MIXED FORESTS AS A STRATEGY FOR CLIMATE CHANGE ADAPTATION: THE FUTURE OF SILVICULTURE MANAGEMENT IN THE ORE MOUNTAINS

SUMMARY

Global climate change (GCC) significantly affects European forests, leading to alterations in growth, species composition, mortality, and ecosystem functioning. Tree species in mid- and high-latitude regions are especially vulnerable, with Norway spruce (SM; *Picea abies* [L.] Karst) being highly sensitive to disturbances, while European beech (BK; *Fagus sylvatica* L.) shows relatively greater tolerance but also suffers under extreme drought. Rising air temperatures and changing in precipitation distribution have triggered tree distribution shifts, declines in competitiveness, defoliation, and mortality in both species. Although spruce monocultures dominate large areas, their vulnerability highlights the need for adaptive strategies such as species mixtures. Mixed forests are increasingly recognized as more productive and resilient compared to monospecific stands under GCC.

The study was carried out in the Ore Mountains (Krušné hory, Czech Republic – 542–603 m a.s.l.) on permanent research plots (PRPs) dominated by spruce and beech. Twenty 25 m × 25 m PRPs were established across five admixture variants ranging from pure spruce to pure beech (admixture of 0, 25, 50, 75, and 100%), with four plots per variant. All trees with DBH ≥ 7 cm were measured for DBH, height, crown dimensions, and social position using Field-Map technology and standard forestry instruments. Stand density, basal area, volume, and a wide range of diversity indices (species, structural, and complex; Tab. 1) were calculated. Statistical analyses included ANOVA, Kruskal-Wallis tests, and principal component analysis (PCA) to assess differences and relationships between production and diversity parameters.

Results showed significant differences ($p < 0.05$ – 0.001) among admixture variants for most parameters except mean DBH (Tab. 2). The highest mean stem volume occurred in the SM25:75BK variant, while stand height increased with spruce dominance. Tree density was greatest in SM75:25BK and SM50:50BK variants, whereas the highest basal area was observed in the equal mixture variant ($49.4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$). Mixed stands had 54.1% higher stand volume ($558 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) compared to monocultures ($362 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$), with the maximum in SM50:50BK variant ($614 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$). Slenderness ratio was highest in spruce monocultures, while canopy cover and stand density were most favorable in mixed stands. Diversity indices showed that mixtures, especially SM50:50BK variant, reached the highest values in species evenness, vertical structure, and overall stand diversity (B 5.64; Tab. 3). Spruce monocultures exhibited the lowest overall diversity values (B 3.21) and a more homogeneous structure. PCA confirmed that mixed stands were positively associated with higher basal area, stand volume, vertical structure, and overall diversity compared to monocultures (Fig. 1). Among mixtures, the SM50:50BK variant consistently displayed the most balanced combination of high production and structural diversity.

Mixed beech–spruce stands clearly outperformed monocultures in both production and structural and species diversity. The 50:50 mixture achieved the highest stand volume, basal area, and overall diversity, highlighting the importance of species evenness (compared to species richness). Mixed stands also showed superior spatial and vertical structure, supporting their greater stability and resilience under GCC. These results support the promotion of mixed stands as an effective adaptive silvicultural strategy and not to limit the positive effect of mixtures (e.g., by reducing tree numbers to the level of monocultures), though broader long-term monitoring across site conditions is necessary for generalization.

Zasláno/Received: 26. 08. 2025

Přijato do tisku/Accepted: 04. 09. 2025

5.3. Tematický okruh 2: Vliv klimatických faktorů a managementu na radiální růst a dynamiku smíšených lesů

5.3.1. Článek 3: *Dynamics of mixed lowland forests in Central Bohemia over a 20-year period*

Citace: Vančura, K., Prokúpková, A., Bulušek, D., Šimůnek, V., Hájek, V., Králíček, I. (2020). Dynamics of mixed lowland forests in Central Bohemia over a 20-year period. *Journal of Forest Science*, 66: 2: 49–62.

Abstrakt: Smíšené lesy nižších poloh ponechané samovolnému vývoji představují v podmínkách České republiky velmi vzácný fenomén. Dlouhodobé sledování lesů ponechaným bez zásahu je klíčové pro pochopení přirozené dynamiky lesních ekosystémů. Výzkum se zaměřuje na vývoj, produkční charakteristiky, strukturální diferenciaci, druhovou diverzitu, množství a charakter odumřelého dřeva a také na radiální růst hlavních dřevin (*Fagus sylvatica* L., *Fraxinus excelsior* L., *Acer platanoides* L., *Quercus petraea* [Matt.] Liebl.). Předmětem studie je šest trvalých výzkumných ploch ve dvou typech smíšených lesů – vápnomilné dubobukové lesy (les vysoký a nízký) a kamenité javorobukové doubravy (les střední) – na lokalitě Doutnáč v Národní přírodní rezervaci Karlštejn (412–433 m n. m.). Hodnocení vychází z inventarizace realizované v letech 2002, 2008, 2014 a 2020. Opakovaná měření umožnila sledovat vývoj porostů v různých fázích a stádiích po zavedení bezzásahového režimu v roce 2004, a tím analyzovat reakce porostů, které byly v minulosti obhospodařovány jako vysoký les, les nízký a les střední. Výsledky ukazují, že hustota stromů v porostech v prvních dvou inventarizacích mírně vzrostla (o 2–10 %), což odráží prosperitu mladších jedinců po zavedení bezzásahového režimu. V roce 2020 však byla zaznamenána redukce hustoty stromového patra o 6–18 %, v důsledku autoredukce vyplývající ze zvýšené konkurence o zdroje a zhoršujících se klimatických podmínek. Vývoj porostní zásoby se lišil v závislosti na výchozím tvaru lesa: zatímco u lesa vysokého pokračoval nárůst zásoby v celém sledovaném období, pařezina i les sdružený vykazovaly zřetelný nárůst pouze do roku 2014. Celková zásoba se v roce 2020 pohybovala od 190 m³/ha u pařeziny až po 630 m³/ha u lesa vysokého, přičemž průměrný nárůst zásoby za 18 let činil 28 %. Kruhová základna se zvýšila mezi lety 2002–2020 o 21 % v lese vysokém, o 17 % v lese sdruženém a o 19 % v lese nízkém. Druhová a prostorová diverzita stromového patra se v lese vysokém projevila méně rovnoměrnou strukturou, zatímco porosty vzniklé z pařeziny a sdruženého lesa si zachovaly výrazně heterogennější strukturu a vyšší druhovou pestrost. Objem odumřelého dřeva kontinuálně narůstal a v roce 2020 dosáhl 18–35

m³/ha, což představuje dlouhodobý nárůst přibližně 1 m³/ha/rok. Postupná akumulace odumřelého dřeva je nezbytná pro biodiverzitu saproxylických organismů a pro přirozené fungování lesních ekosystémů. Analýza radiálního růstu identifikovala srážkový deficit a vysoké teploty ve vegetační sezóně (červen–srpen) jako hlavní limitující klimatické faktory, přičemž počet tzv. negativně významných let výrazně vzrostl v poslední dekádě. Buk lesní se ukázal jako nejsenzitivnější dřevina, s významnými redukcemi přírůstu v suchých a teplých periodách, zatímco jasan ztepilý vykázal vyšší rezistenci. Javor mlč byl z hlediska radiálního přírůstu nejstabilnější dřevinou. Za posledních 20 let došlo u dubu zimního k nárůstu radiálního růstu o 7 %, zatímco většina ostatních dřevin zaznamenala pokles, nejvýraznější propad byl zaznamenán u buku (−38 %). Závěrem lze konstatovat, že porosty historicky obhospodařované jako les vysoký navzdory vyššímu produkčnímu potenciálu a nižší druhové diverzitě vykazovaly pomalejší vývojovou dynamiku. Naopak pařeziny a les sdružený, charakterizované větší strukturální variabilitou, reagovaly na zavedení bezzásahového režimu rychlejším vývojem. Tyto poznatky potvrzují, že ponechání lesů samovolnému vývoji vede nejen k nárůstu biodiverzity, ale i k výrazné proměně produkčních a růstových parametrů v závislosti na předchozích pěstebních postupech a aktuálních klimatických poměrech.

Klíčová slova: území ponechané samovolnému vývoji; porostní struktura; dendrochronologie; klimatická změna; Doutnáč

<https://doi.org/10.17221/6/2020-JFS>

Dynamics of mixed lowland forests in Central Bohemia over a 20-year period

Karel Vančura¹, Anna Prokúpková^{1*}, Daniel Bulušek¹, Václav Šimůnek¹, Vojtěch Hájek¹, Ivo Králíček²

¹Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Prague, Czech Republic

²University of Hradec Králové, Faculty of Science, Hradec Králové, Czech Republic

*Corresponding author: prokupkova@fld.czu.cz

Citation: Vančura K., Prokúpková A., Bulušek D., Šimůnek V., Hájek V., Králíček I. (2020): Dynamics of mixed lowland forests in Central Bohemia over 20-year period. J. For. Sci., 66: 49–62.

Abstract: The paper deals with the effect of environmental factors and management on various mixed lowland forests in the Medník National Natural Monument, Czech Republic, over a 20-year period. The objectives were to evaluate the structure, production, dynamics and radial growth in relation to climatic conditions in the mixed hornbeam-oak, herb-rich beech and spruce forest stands. The tree density decreased by 8.5% (to 120–1,364 trees·ha⁻¹), while stand volume increased by 28.0% (to 244–767 m³·ha⁻¹) from 1998 to 2018. Large-leaved lime (*Tilia platyphyllos* Scop.) and Norway spruce (*Picea abies* /L./ Karst.) showed high variability and sensitivity to climatic factors in radial growth compared to stability and resistance in sessile oak (*Quercus petraea* /Matt./ Liebl.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). April, June and July were determined as the most significant months in relation to diameter increment. The synergism of precipitation deficit and high air temperature was a limiting factor of growth in the studied lowland area. The frequency of negative pointer years with extremely low radial growth has been increasing recently. Generally, hornbeam-oak stands are characterized by rich structure, high density and lower productivity, herb-rich beech stands represent rich structured productive forests and spruce forests are very productive stands but with low ecological stability.

Keywords: protected area; stand structure; tree-ring dating; climate change; Czech Republic

The natural forest as an original biocoenosis is the top of a natural ecosystem, the components of which are in very long-term interaction (Průša 1985). This type of forest represents the most advanced and complex climax community of the study area of Central Bohemian Uplands, which can arise here and keep up spontaneously in long term (Vacek et al. 2018). However, it does not put an end to forest dynamics, but it represents its lasting continuation based on internal and external influences leading to the general regularity (Korpel 1995).

The principle of self-regulation is the basis of the original forest development (Veblen 1992). The original autochthonous and natural forests are suitable model objects from this point of view (Král et al. 2015; Bílek et al. 2016). Natural forest communities as complex living organisms at the highest hierarchical level have a prominent tendency to homeostasis (Mayer, Ott 1991; Vacek 2003). This capability relatively promptly responds to disturbance by creating specific conditions, characters and other elements ensuring the existence of the original natural forest or continually following with

Supported by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Project No. IGA A02/19.

structure and ecosystem dynamics (Slanař et al. 2017; Vacek et al. 2017a). However, the forest ecosystems are influenced by climate change at present (Pretzsch et al. 2014; Ponocná et al. 2018) and there are still many uncertainties related to the effects of these changes on forests. It concerns both the regional and the continental level. This is mainly due to the absence of long-term studies using similar methodologies (Peters et al. 2015; Bosela et al. 2016; Sharma et al. 2016, 2017). Nevertheless, it is perceptible that climate change has an increased impact on forests and poses a threat to the provision of basic functions of forest ecosystems (Vacek et al. 2016, 2017b; Conte et al. 2018). Climate change has a great influence on forest ecosystems in the short term (Anderegg et al. 2016) and at the same time on their long-term dynamics (Millar, Stephenson 2015). The negative influence of climate changes on forest ecosystems (Bréda et al. 2006; Hanewinkel et al. 2013) should be understood as a certain trend which it will be necessary to adapt to in the future (Beniston 2004; Kunz et al. 2018).

Climate change gravity has been on the rise in recent years and forestry in Central Europe is facing several unprecedented events (Čater, Diaci 2017; Nagel et al. 2017). Of course, the tree growth of European forests is limited by low temperatures in northern areas and at higher altitudes and low availability of water and drought in warmer lower regions and southern areas (Babst et al. 2013; Primicia et al. 2015). Some of the most important European tree species have already shown great sensitivity to climate change (Cukor et al. 2019a; Vacek et al. 2019a; Mikulenkova et al. 2020). That concerns particularly the Norway spruce (*Picea abies* /L./ Karst.) because of its great vulnerability to drought, which already distinctly threatens it at present and even more negative effects are pronounced for the future (Hanewinkel et al. 2013; Zang et al. 2014; Cukor et al. 2019b). Consequential drought may also lead to significant changes in the structure and species composition of forest stands (Fonti et al. 2006; Choat et al. 2012), changes in competitive relations (Bittner et al. 2010), stability (Lloret et al. 2012), carbon sequestration (Adams et al. 2009; Cukor et al. 2017a) and negative economic impacts on forestry in general (Kunz et al. 2018). On the other hand, the rising temperature and the reduction in rainfall are preconditions for increasing the range of other tree species (Urli et al. 2015). In addition, global warm-

ing is conducive to an earlier start of the growing season and change in the tree species distribution range (Matisons et al. 2013; Netsvetov et al. 2017). Therefore a reliable assessment of forest ecosystem productivity, including climate change impacts and other severe effects as determining factors is increasingly considered as crucial for forest management planning and as a means for climate change mitigation (Hanewinkel et al. 2013; Hlásny et al. 2017). Thanks to this fact the decision making on differentiated management methods in specially protected areas on ecological approach, to ensure their ecological stability and biodiversity is a very difficult task. Any decision must always be based on a detailed study and assessment of specific site and forest stand conditions, in particular as regards the structure and development of model forests on natural and close-to-nature areas (Bílek et al. 2014; Vacek 2017).

The long-term objective of forest management in specially protected areas is to maintain their significant proportion under spontaneous development (Götmark 2007; Králíček et al. 2017). Subsequently, more diversified stands could be created which are more resilient (Pretzsch et al. 2013; Seidl et al. 2016) and which can provide a wide range of ecosystem services (Gamfeldt et al. 2013; Mina et al. 2018). Differences between various species in tolerance to shadow, crown phenology, canopy density and structure, depth of root system or diverse rhizomorph organisms may be associated with increased productivity of these stands (Brasard et al. 2013; Toigo et al. 2015). Moreover, mixed and rich structured forests are more stable in terms of environmental changes and they better resist to disturbances (Vacek et al. 2019b, 2019c). The most protected areas apply the specific management oriented on the main theme. It is nature conservation, which is maintaining and strengthening the most northern population of *Erythronium-dens canis* in Europe at this locality.

The objective of this paper is to assess the structure, production and dynamics of mixed hornbeam-oak, herb-rich beech and spruce forests at the Medník National Natural Monument (NNM) between 1998 and 2018 under the influence of climate change and contribute to one of the greatest challenges of current forestry, which is preservation of stable, economically and environmentally sustainable forest ecosystems. The basic hypothesis was that hornbeam, oak and herb-rich beech for-

<https://doi.org/10.17221/6/2020-JFS>

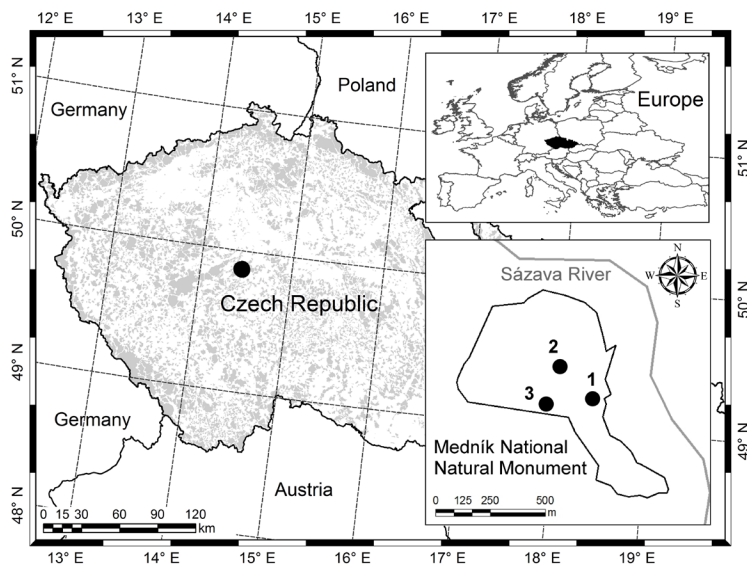


Figure 1. Localization of a series of permanent research plots 1 (PRP 1A-B), 2 (2A-2D) and 3 (3A-3B) in the Medník National Natural Monument

ests are significantly more stable than secondary spruce stands forests and thus they can better resist to climate change.

MATERIAL AND METHODS

Study area. The Medník NNM is located on the left bank of the Sázava River valley midway between Pikovice and Luka settlements, on the north and northeast slopes of Malý Medník at the altitude of 220–398 m a.s.l. (Figure 1). A reason for the protection of this territory since the 1930s has been the conservation and expansion of *Erythronium-dens canis*, a critically endangered species in the Czech Republic (Holub, Procházka 2000) in this isolated locality, the northernmost one of its European occurrences. A further motive was the conservation of natural colluvial forests with a number of protected and endangered flora and fauna species on the area of 43.67 ha. The average annual temperature at this locality is 8–9°C and annual precipitation varies around 550–600 mm (Tolasz et al. 2007). Metabasics prevail in the bedrock with the occurrence of granodiorites. The prevailing soil type is represented by mesotrophic Cambisols and Ranker Cambisols up to Rankers on steep slopes.

A lime-oak-hornbeam forest dominates in the NNM, accounting for 63%. This is a coppice forest dominated by European hornbeam (*Carpinus betulus* L.) with admixed large-leaved lime (*Tilia platyphyllos* Scop.), sessile oak (*Quercus petraea* /Matt./ Liebl.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) and the following interspersed species:

sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), Norway maple (*Acer platanoides* L.), field maple (*Acer campestre* L.), Scots elm (*Ulmus glabra* Huds.) and wild service tree (*Sorbus torminalis* /L./ Crantz). These are communities (phytocoenoses) of the *Carpinion* alliance Issler 1931 and *Melampyro nemorosi-Carpinetum* plant association Passarge 1962 and *Stellario-Tilietum* Moravec 1964. The herb-rich beech stands are represented abundantly (30%) with domination of beech and with admixed hornbeam in the lower tree layer. Oak and silver birch (*Betula pendula* Roth.) are interspersed scarcely. They represent the *Eu-Fagenion* suballiance Oberdorfer 1957 and *Dentario enneaphylli-Fagetum* association Oberdorfer ex W. et. A. Matuszkiewicz 1960. Relict spruce stands of the Sázava ecotype of Norway spruce (*Picea abies* /L./ Karst.) belong to the *Piceion abietis* alliance Pawłowski et al. 1928 and with admixed birch they are represented by 6%. Summary of the PRP basic data is given in Table 1.

Data collection. A theodolite and FieldMap technology (IFER) were used for the establishment of 8 permanent research plots (PRP) of 50 × 50 m in size for determining the stand structure in 1998 and 2008. Two PRPs (1A-1B) were situated in hornbeam-oak stands, four PRPs (2A-2D) in herb-rich beech stands and two PRPs (3A-3B) in secondary spruce stands. The position of all individuals of the tree layer with breast height diameter (DBH) ≥ 4 cm was measured. The height of the live crown base and the crown diameter were also measured in the tree layer, at least in 4 directions perpendicular to each other. Diameters of the tree layer were

Table 1. Overview of basic characteristics of permanent research plots

ID	GPS	Altitude (m)	Exposition	Slope (°)	Association	Species	Age	Diameter (cm)	Height (m)	Volume (m ³ ·ha ⁻¹)
1A-1B	49.8704725N 14.4503036E	300	NE	28	<i>Carpinion</i>	Cb, Tp, Qp, Ap, Apl, Ac, Fs, Ug	75	18.6	15.5	246
2A-2D	49.8713714N 14.4520417E	330	N	5	<i>Fagion</i>	Fs, Cb, Qp, Bp	116	44.8	29.5	346
3A-3B	49.8703203N 14.4495311E	380	NE	8	<i>Piceion abietis</i>	Pa, Bp, Cb, Ps, Ld	98	37.7	31.9	458

Cb – *Carpinus betulus*, Tp – *Tilia platyphyllos*, Qp – *Quercus petraea*, Ap – *Acer pseudoplatanus*, Apl – *Acer platanoides*, Ac – *Acer campestre*, Fs – *Fagus sylvatica*, Ug – *Ulmus glabra*, Bp – *Betula pendula*, Pa – *Picea abies*, Ps – *Pinus sylvestris*, Ld – *Larix decidua*

measured with a Mantax Blue metal calliper (Haglöf, Sweden) to the nearest 1 mm and heights were measured using a Vertex laser hypsometer (Haglöf, Sweden) to the nearest 0.1 m.

Increment cores were randomly (RNG function in Excel) taken from 20–25 dominant and co-dominant trees (with DBH ≥ 25 cm) of all main tree species (beech, lime, spruce and oak) on each PRP series in spring 2018 using the Pressler auger at breast height (130 cm) at right angles to the axis of the stem, both uphill and downhill. Annual ring widths were measured to the nearest 0.01 mm under an Olympus binocular microscope on the LINTAB measuring table and recorded with TsapWin software (Rinntech).

Data analysis. The basic structure and production characteristics of the tree layer were evaluated by the SIBYLA 5 forest growth simulator (Fabrika, Ďurský 2005). The tree volume was calculated according to the volume equations published by Petráš, Pajtík (1991). Horizontal structure of stands was evaluated according to the *L*-function (Ripley 1981) in PointPro 2 software (CULS). The relative stand density index (SDI), the crown closure (CC) and the crown projection area (CPA) were observed for each plot.

Annual ring series were individually crossdated using statistical tests in the PAST application (Knibbe 2007) and subsequently subjected to visual inspection according to Yamaguchi (1991). If the missing ring was found, there was a ring with 0.01 mm width put in its place. Age detrending was done in ARSTAN software. The 30-year spline was applied (Grissino-Mayer et al. 1992). Analysis of significant negative pointer years was carried out according to Schweingruber (1990). For each tree the pointer year was tested as an extremely narrow tree-ring

that does not reach 40% of the increment average from the four preceding years. The occurrence of the negative year was proved if such a strong reduction in increment occurred at least in 20% of trees on the PRP. Average annual ring series of PRP were correlated with climate data (precipitation and temperature) of the Neumětely Station (322 m a.s.l.) of the Czech Hydrometeorological Institute in the period 1960–2017. The DendroClim software (Biondi, Waiukul 2004) was used for the modelling of radial increment dependence on the climatic characteristics.

RESULTS

Dynamics and production of tree layer

In hornbeam-oak stands (PRP 1A-1B), the tree density ranged from 1,268 to 1,512 trees·ha⁻¹ in 1998 (Table 2). During 20 years of study, the total numbers decreased by 9%, while SDI increased by 15% to 0.74. The average basal area was 27.6 m²·ha⁻¹ in 1998 and this area increased by 21% during 20 years. The stand volume ranged between 171 and 178 m³·ha⁻¹ in 1998, of which 50–61% was hornbeam, 18–20% lime and 17–31% oak. During 20 years, the stand volume increased by 43–51%. The mean annual increment increased from 2.7 (1998) to 3.2 m³·ha⁻¹·y⁻¹ (2018). Of all PRPs the highest number of trees with canopy and the lowest stand volume with increment were observed on PRP 1A and 1B.

In herb-rich beech stands (PRP 2A-2D), the number of trees decreased during 20 years by 2.4 to 11.7% to 120–164 trees·ha⁻¹ in 2018 (Table 2). SDI slightly changed from 0.42 in 1998 to 0.43 in 2018. The average basal area was 26.4–31.1 m²·ha⁻¹ in 1998 and the area average increased by 7% during 20 years. The stand volume ranged between 419 and

<https://doi.org/10.17221/6/2020-JFS>

Table 2. Basic stand characteristics on permanent research plots (PRP) in 1998 and 2018

PRP	Year	Age (y)	DBH (cm)	<i>H</i> (m)	<i>N</i> (trees·ha ⁻¹)	BA (m ² ·ha ⁻¹)	<i>V</i> (m ³ ·ha ⁻¹)	HDR	PAI (m ³ ·ha ⁻¹ ·y ⁻¹)	MAI (m ³ ·ha ⁻¹ ·y ⁻¹)	CC (%)	CPA (ha)	SDI
1A	1998	64	15.6	13.74	1,512	29.0	178	88.1	4.8	2.78	99.4	5.14	0.68
	2018	84	18.2	15.74	1,364	35.4	268	86.5	5.4	3.31	99.5	5.28	0.79
1B	1998	64	16.2	14.39	1,268	26.1	171	88.8	4.1	2.66	99.1	4.70	0.60
	2018	84	18.4	16.06	1,160	31.0	244	87.3	4.7	3.04	99.2	4.81	0.68
2A	1998	106	52.5	31.57	144	31.1	545	60.1	6.6	5.14	82.6	1.75	0.44
	2018	126	57.3	33.46	120	30.9	569	58.4	6.3	5.33	80.2	1.62	0.42
2B	1998	106	46.7	26.80	164	27.9	467	57.4	6.4	4.41	82.9	1.77	0.42
	2018	125	50.4	28.41	148	29.4	524	56.4	5.5	4.71	81.3	1.68	0.43
2C	1998	104	44.9	27.19	168	26.4	419	60.6	6.5	4.03	80.6	1.64	0.39
	2018	124	49.5	29.08	164	31.3	519	58.7	6.2	4.41	83.8	1.82	0.45
2D	1998	104	44.8	29.05	172	27.1	436	64.8	6.7	4.14	84.8	1.88	0.40
	2018	124	49.1	30.98	152	28.7	498	63.1	6.2	4.55	81.8	1.70	0.41
3A	1998	88	34.2	30.22	484	44.6	571	88.4	11.5	6.48	69.2	1.18	0.66
	2018	108	40.5	32.03	452	58.3	767	79.1	11.2	7.37	76.0	1.43	0.81
3B	1998	87	32.4	28.44	476	39.1	494	87.8	10.4	5.68	70.5	1.22	0.61
	2018	107	38.4	30.19	464	53.8	699	78.6	10.7	6.60	78.5	1.54	0.78

Age – average stand age, DBH – mean quadratic breast height diameter, *H* – mean height, *N* – number of trees per hectare, BA – basal area, *V* – stand volume, HDR – height-to-diameter ratio (slenderness quotient), PAI – periodic annual increment; MAI – mean annual increment, CC – canopy closure, CPA – crown projection area, SDI – stand density index

545 m³·ha⁻¹ in 1998, of which 79–97% was beech and 3–15% hornbeam. During 20 years, the stand volume increased by 4–24%. The mean annual increment increased by 7.5% to 4.8 m³·ha⁻¹·y⁻¹ in 2018. Of all PRPs the lowest number of trees on PRP 2A and/or the lowest height-to-diameter ratio (HDR) on PRP 2B were recorded.

In secondary spruce stands (PRP 3A–3B), the number of trees decreased by 2.6–6.6% to 452 to 464 trees·ha⁻¹ and SDI by 23–28% to 0.78–0.81 during 20 years (Table 2). The average basal area was 39.1–44.6 m²·ha⁻¹ in 1998 and this area increased by 31–38% in 2018. The stand volume ranged between 494 and 571 m³·ha⁻¹ in 1998, of which 83 to 97% was spruce. During 20 years, the stand volume increased by 34–41%. The mean annual increment increased from 6.1 (1998) to 7.0 m³·ha⁻¹·y⁻¹ (2018). Overall, of all PRPs the highest stand volume (767 m³·ha⁻¹) as well as MAI (7.4 m³·ha⁻¹·y⁻¹) were observed in 2018 on PRP 3A.

Structure of tree layer

The diameter frequency on PRP 1A and 1B shows statistically visible left-skewed distribution, where oak and lime dominated in overstorey and hornbeam and rowan in understorey with other inter-

spersed tree species (Norway maple, sycamore, field maple, beech, Scots elm). The diameter class 8–16 cm was the most commonly represented one on PRP 1 (Figure 2). The diameter distribution of herb-rich beech forest (PRP 2A–2D) was relatively diverse. Beech and hornbeam dominated in the largest diameter classes in the upper storey and in the lower storey it was hornbeam and sparsely interspersed oak and birch. The highest representation was found out in the diameter class 64+ cm (Figure 2). The secondary spruce forest on PRP 3A and 3B showed the Gaussian distribution of diameter classes. Spruce dominated in the largest diameter classes and in the top tree layer while hornbeam, oak, Scots pine, European larch and birch were interspersed in understorey. The greatest representation was revealed in the diameter classes 28–36 cm on PRP 3 (Figure 2). In the course of the studied 20 years, a shift to larger diameter classes occurred (Figure 3). On the other hand, a shift in the lowest diameter class was sporadic (except for PRP 3) due to game damage to natural regeneration.

In relation to horizontal structure, the tree layer of hornbeam-oak stand (PRP 1A–2B) showed cluster distribution of individual trees according to their distance (spacing) up to 5–6 meters as shown

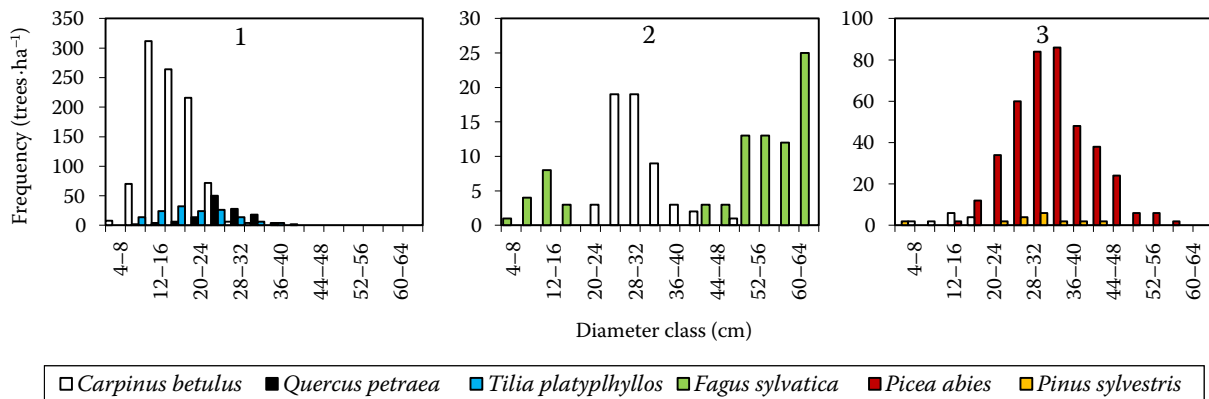


Figure 2. Histogram of tree layer diameter structure on permanent research plots 1 (PRP 1A-1B), 2 (2A-2D) and 3 (3A-3B) differentiated according to main tree species in 2018

by Ripley's L -function. In the case of larger spacing the trees were distributed randomly. Mostly random distribution of the tree layer was found on PRP 2A–2D, only on PRP 2B with the spacing up to 3 m cluster aggregated horizontal structure was analysed. Similarly, mostly random arrangement of trees in spruce stands was on PRP 3A–3B. Trees were distributed regularly only in the case of spacing up to 4 m on PRP 3A and up to 3 m on PRP 3B. A shift towards regular structure was observed on all PRPs during 20 years.

Radial growth and effect of climate

The average tree-ring width was lowest in oak (1.37 mm) and in spruce (1.54 mm), while the highest increment was in lime (1.75 mm) and beech (1.62 mm; Table 3). The highest variability in growth was observed in lime (0.87 SD), while the highest stability in increment was in oak (0.42 SD). Similarly, the most resistant tree species in relation to significantly negative pointer years with extreme radial growth were oak (1 year) and beech (2 years). Conversely, the most sensitive tree species in relation

to extreme climatic events were lime (6 years) and spruce (5 years). Moreover, the frequency of significant negative pointer years was increasing in 1960 to 2017. In the first part of the period, only 3 years were observed, while it was 6 years in the second part.

The dynamics of radial growth showed a significant decrease in all tree species in 2007 (Figure 4), when the warmest year (9.4 °C, mean 7.8 °C) and especially the warmest winter 2006/2007 (3.4 °C, mean –0.9 °C) were observed in the studied period. The significantly negative pointer year 2000 (for spruce and lime) was characterized by extremely high annual temperature (9.2 °C) and extremely hot June and July (18.5 °C, mean 16.4 °C) were characteristic of the year 2017. In lime, significantly extremely low radial growth was observed in the two driest years 1982 (361 mm, mean 590 mm) and 1976 (418 mm) in connection with late frost. Similarly, the year 1990 with the historically driest June and July (39 mm, mean 153 mm) caused a significant decrease in radial growth of lime.

Climatic analyses in relation to radial growth showed several significant ($\alpha = 0.05\%$; $r = -0.42$ to

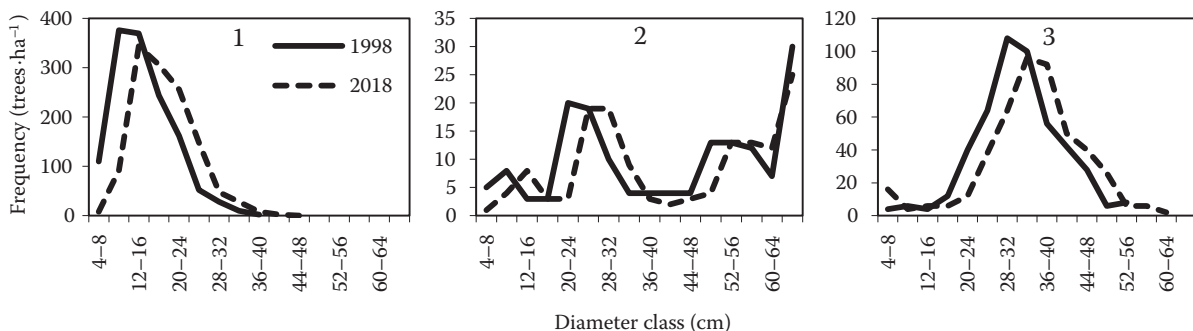


Figure 3. Dynamics of diameter structure of the tree layer on permanent research plots 1 (PRP 1A-1B), 2 (2A-2D) and 3 (3A-3B) in 1998 and 2018

<https://doi.org/10.17221/6/2020-JFS>

Table 3. Characteristics of tree-ring chronologies of main tree species and negative pointer years characterizing extremely low radial growth in 1960–2017

Tree species	Number of samples	Mean(mm)	SD	Negative pointer years
<i>Quercus petraea</i>	20	1.37	0.42	2007
<i>Fagus sylvatica</i>	25	1.62	0.63	1998, 2007
<i>Picea abies</i>	24	1.54	0.70	1976, 2000, 2005, 2007, 2017
<i>Tilia platyphyllos</i>	19	1.75	0.87	1982, 1989, 1990, 2000, 2007, 2017

0.33) months in 1960–2017 (Figure 5). The most sensitive tree species lime (8 significant months) was followed by spruce and beech (5 months), while the lowest effect of climate was observed in oak (4 months). Generally, the air temperature had a higher effect on radial growth compared to precipitation. The effect of air temperature was mostly negative in all tree species (except for October of the previous year), while the effect of precipitation was positive in all cases in the studied lowland area. April and June were the most significant months with respect to climate sensitivity of radial growth as well as July and September of the previous year.

DISCUSSION

Tree density decreases by 8.5% to 120 to 1,364 trees·ha⁻¹ on studied PRPs during the period 1998–2018. The highest tree density was observed in hornbeam-oak stands. These coppice forests showed especially an increase of stocking, similarly like in other localities in comparable conditions (Paillet et al. 2010; Müllerová et al. 2015). Basal area also showed a distinct increase during the

20 years – on average by 5.8 m²·ha⁻¹. The canopy reaching 99% on the studied PRPs is usually in the range of 85–87% on the average forest sites (Paillet et al. 2010; Pretzsch, Schütze 2014), and it is usually higher in mixed forests. In the course of 20 years stand volume increased to 244–699 m³·ha⁻¹. The lower stand volume was documented by Vacek et al. (2018) in the Czech Karst (145–183 m³·ha⁻¹) and Szymura et al. (2014) in the Polish coppice forests (65–370 m³·ha⁻¹). The stand volume difference is affected by past management that can persist even more than 100 years (Paillet et al. 2010; Müllerová et al. 2015).

In herb-rich beech stands the tree density was lowest on all PRPs (146 trees·ha⁻¹), which is given by the specific site of the locality, which is intent on a maximum size of *Erythronium dens-canis* population in the most northern site of the European distribution (Sádlo 2009). *Erythronium dens-canis* needs enough light for successful development (Gutián et al. 2002). Vacek et al. (2014) reported higher tree density in beech forests in Eastern Bohemia (188–656 trees·ha⁻¹). The beech is the strongest species in this locality from the competition

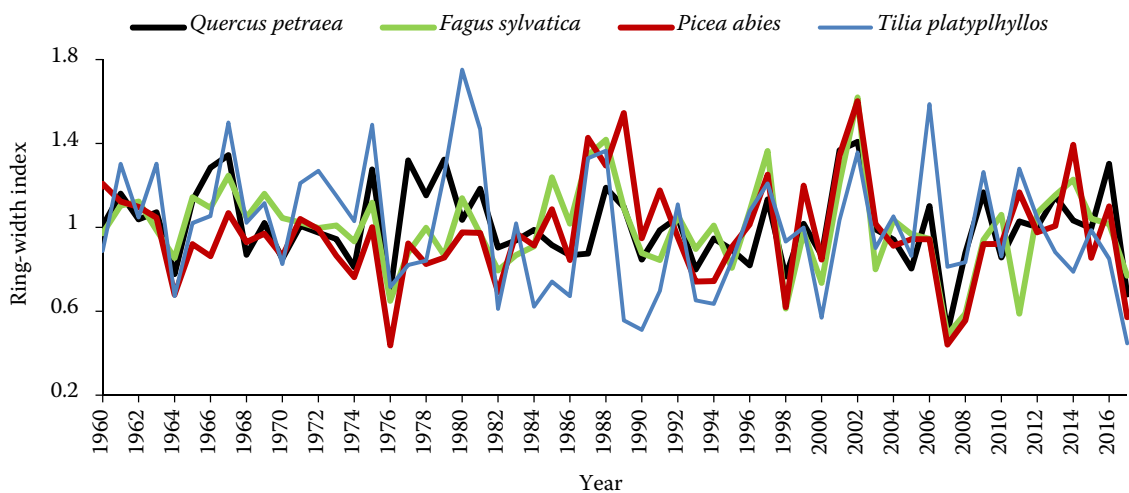


Figure 4. Standardized ring-width chronologies of main tree species on permanent research plots after age detrending in 1960–2017

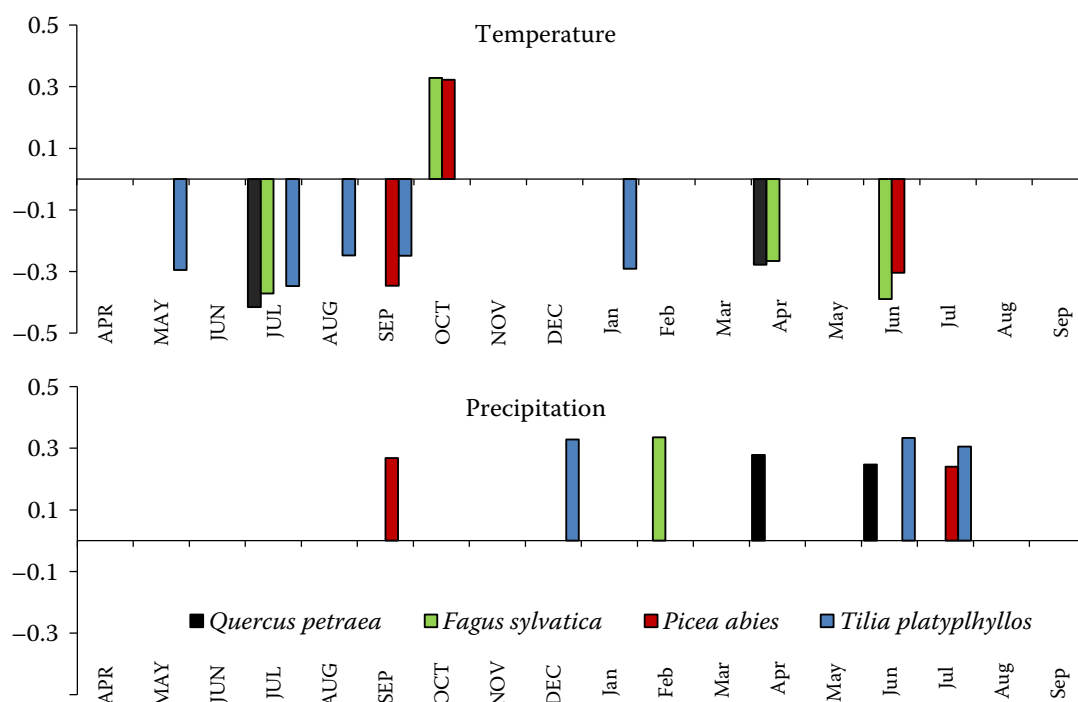


Figure 5. The values of correlation coefficients of the standardized tree-ring chronology with monthly temperatures (upper part) and precipitation (lower part) from April of the previous year (capital letters) to September of the current year (small letters) for the period 1960–2017 for main tree species on permanent research plots; correlation coefficients with statistically significant values ($\alpha = 0.05$) are displayed

point of view, which corresponds to its ecological characteristics (Bosela et al. 2016). The dynamics of basal area has dropped slightly to 28.7–31.3 m²·ha⁻¹, which are slightly lower values compared to Vacek et al. (2014) (30.1–44.8 m²·ha⁻¹). Stand volume in the studied beech stand increased from 419 to 545 m³·ha⁻¹ to 498–569 m³·ha⁻¹ during the 20 years. Similar results from comparable sites and stand conditions (491–601 m³·ha⁻¹) were obtained by Vacek et al. (2014).

In secondary spruce stands the number of trees decreased by 4.6% to 458 trees·ha⁻¹ during the 20 years. On the other hand, the increase in stand volume and in canopy was up to 41%. Conversely in many parts of Europe, spruce stands are currently very vulnerable to climate change, especially by increasing temperatures, more frequent droughts (Lévesque et al. 2013; Zang et al. 2014) and subsequently by bark beetle outbreaks (Hlásny, Turčáni 2013; Kolb et al. 2016), as well as sensitivity to other types of biotic factors increased (Marini et al. 2017; Mezei et al. 2017). Despite all the climate change threats the studied stands have not yet been significantly affected mainly due to specific microclimate conditions with the availability of water in those lo-

calities. Vacek et al. (2014, 2015a, 2015b) or Kolář et al. (2015) presented similar results from certain Sudetes sites.

In relation to the spatial pattern, the tree layer of hornbeam-oak stands showed aggregated or random distribution of trees. Mostly random horizontal structure of the tree layer was found in herb-rich beech forest stands. Mostly random distribution of trees with tendency to the regular one was observed in spruce stands. In general, the random distribution of trees is characteristic of the high forest of optimum stage (Zahradník et al. 2010; Ambrož et al. 2015) and, on the contrary, the aggregated pattern is typical of stands in extreme localities (Bulušek et al. 2016) or of coppices (Vacek et al. 2018).

The growth of trees is affected by many environmental factors, especially by silvicultural practices (Remeš et al. 2015; Švec et al. 2015; Bílek et al. 2018; Štefančík et al. 2018), fertilization (Vacek et al. 2006; Cukor et al. 2017a, b; Vacek et al. 2019d) and climatic factors (Krejčí et al. 2013; Vacek et al. 2016; 2017c). Large-leaved lime showed the highest vulnerability to climatic factors in growth compared to high resistance in sessile oak. Similarly, the oak with beech showed low growth variabil-

<https://doi.org/10.17221/6/2020-JFS>

ity and small climate effect in scree forests in the Broumov region (Vacek et al. 2019b). The lime was negatively affected especially by droughts and high air temperature, while the negative effect of tracheomycosis was observed in oak. Colder and wetter weather at the beginning of the growing season is appropriate for an optimal radial increment of oak in Central Europe (Kern et al. 2013; Čufar et al. 2014). In addition, Urli et al. (2015) reported, as regards the oak and climate change, that a suitable change of precipitation and temperature increase may be the driving force in the distribution of this species. In beech, growth depressions have been recorded in recent years that were caused by *Cryptococcus fagi*, by late frost, and by drought like in previous cases. Králíček et al. (2017) and Šimůnek et al. (2019) proved, in relation to beech growth, the significant negative effect due to the damage of crowns by icing and *Cryptococcus fagi*.

In secondary spruce stands a significant negative effect of drought and high temperatures was also observed, however the ecotype of Sázava spruce maintains good production and is relatively resistant to dry summer periods compared to allochthonous populations. Spruce was the most vulnerable tree species in Kozínek site (430 m a.s.l.) in relation to climate (Vacek et al. 2019b). A considerable negative effect of drought on spruce radial increment was confirmed by Bolte et al. (2010) and Cukor et al. (2020), who observed a decrease of spruce growth in the Orlické hory Mts. Mäkinen et al. (2001) similarly documented that a pronounced decrease of spruce growth was due to the negative correlation of summer temperatures. The negative effect of temperature decreases with increasing altitude where the effect of precipitation is diminished (Andreassen et al. 2006; Hauck et al. 2012).

Generally, the precipitation had a positive effect while the air temperature had a negative effect on growth in the studied lowland area. Growing season, especially July and September of the previous year and April and June of the current year, were the most significant months in relation to the effect of climate on radial growth like in other studies (Mäkinen et al. 2001; Putalová et al. 2019). Currently, particularly a significant negative impact of droughts and warming in recent years is evident related to ongoing climate change, which represents a crucial issue in European forest ecosystems (Čater, Diaci 2017; Vitali et al. 2018).

CONCLUSION

Forests of hornbeam-oak stands, herb-rich beech stands and secondary spruce stands in the Medník NNM have been specifically managed since 1930 for the occurrence of the protected and critically endangered *Erythronium dens-canis* population. The forest management applied for a long time has largely influenced the structure and diversity of stands, when these impacts were largest in hornbeam-oak stands and smallest in spruce stands. There is no need to engage in forest regeneration in the next decades because of enough stump sprouts in the hornbeam-oak coppice. On the other hand, it will be necessary to initiate the process of their gradual controlled natural regeneration in herb-rich beech stands and spruce stands in small game-proof fences because of complete damage by hoofed game browsing. In relation to climatic factors, large-leaved lime showed the highest vulnerability to climatic factors in growth compared to high resistance in sessile oak and European beech. Also, the local population of Sázava Norway spruce showed good adaptability to climate extremes compared to allochthonous spruce populations. The synergism of precipitation deficit and high air temperature was a limiting factor of growth together with extreme droughts, high air temperature and late frost in the studied NNM. The frequency of negative pointer years with extremely low radial growth has been increasing during the time. Close-to-nature small-scale silviculture together with support of resistant tree species in mixed forests represents necessary management measures for adaptation to climate change and conservation of these valuable forest ecosystems.

REFERENCES

- Adams H.D., Guardiola-Claramonte M., Barron-Gafford G.A., Villegas J.C., Breshears D.D., Zou C.B., Troch P.A., Huxman T.E. (2009): Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 7063–7066.
- Ambrož R., Vacek S., Vacek Z., Král J., Štefančík I. (2015): Current and simulated structure, growth parameters and regeneration of beech forests with different game management in the Lány Game Enclosure. *Forestry Journal*, 61: 78–88.

<https://doi.org/10.17221/6/2020-JFS>

- Anderegg W.R.L., Martinez-Vilalta J., Cailleret M., Camarero J.J., Ewers B.E., Galbraith D., Gessler A., Grote R., Huang C., Levick S.R., Powell T.L., Rowland L., Sánchez-Salguero R., Trotsiuk V. (2016): When a tree dies in the forest: scaling climate-driven tree mortality to ecosystem water and carbon fluxes. *Ecosystems*, 19: 1133–1147.
- 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.
- Babst F., Poulter B., Trouet V., Tan K., Neuwirth B., Wilson R., Carrer M., Grabner M., Tegel W., Levanič T., Panayotov M., Urbinati C., Bouriaud O., Ciais P., Frank D. (2013): Site- and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 706–717.
- Beniston M. (2004): The 2003 heat wave in Europe: a shape of things to come? An analysis based on Swiss climatological data and model simulations. *Geophysical Research Letters*, 31: 2022–2026.
- Bílek L., Remeš J., Podrázský V., Rozenberger D., Diaci J., Zahradník D. (2014): Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia – the role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology*, 71: 59–71.
- Bílek L., Vacek S., Vacek Z., Remeš J., Král J., Bulušek D., Galo J. (2016): How close to nature is close-to-nature pine silviculture? *Journal of Forest Science*, 62: 24–34.
- Bílek L., Vacek Z., Vacek S., Bulušek D., Linda R., Král J. (2018): Are clearcut borders an effective tool for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) natural regeneration?. *Forest systems*, 27: 6.
- Biondi F., Waikul K. (2004): Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. *Computational Geosciences*, 30: 303–311.
- Bittner S., Talkner U., Krämer I., Beese F., Hölscher D., Priesack E. (2010): Modeling stand water budgets of mixed temperate broad-leaved forest stands by considering variations in species specific drought response. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150: 1347–1357.
- Bolte A., Hilbrig L., Grundmann B., Kampf F., Brunet J., Roloff A. (2010): Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce–beech forest. *European Journal Forest Research*, 129: 261–276.
- Bosela M., Štefančík I., Petráš R., Vacek S. (2016): The effects of climate warming on the growth of European beech forests depend critically on thinning strategy and site productivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 222: 21–31.
- Brassard B. W., Chen H. Y., Cavard X., Laganière J., Reich P. B., Bergeron Y., Paré D., Yuan, Z. (2013): Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *Journal of Ecology*, 101: 210–219.
- Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E. (2006): Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63: 625–644.
- Bulušek D., Vacek Z., Vacek S., Král J., Bílek L., Králíček I. (2016): Spatial pattern of relict beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *Journal of Forest Science*, 62: 293–305.
- Conte E., Lombardi F., Battipaglia G., Palombo C., Altieri S., La Porta N., Marchetti M., Tognetti R. (2018): Growth dynamics, climate sensitivity and water use efficiency in pure vs. mixed pine and beech stands in Trentino (Italy). *Forest Ecology and Management*, 409: 707–718.
- Cukor J., Vacek Z., Linda R., Bílek L. (2017a): Carbon sequestration in soil following afforestation of former agricultural land in the Czech Republic. *Central European Forestry Journal*, 63(2–3): 97–104.
- Cukor J., Linhart L., Vacek Z., Baláš M., Linda R. (2017b): The Effects of Alginite Fertilization on Selected Tree Species Seedlings Performance on Afforested Agricultural Lands. *Central European Forestry Journal*, 63: 48–56.
- Cukor J., Vacek Z., Linda R., Remeš J., Bílek L., Sharma R.P., Baláš M., Kupka I. (2017c): Effect of mineral eco-fertilizer on growth and mortality of young afforestations. *Austrian Journal of Forest Science*, 134: 367–386.
- 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., 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., Zeidler A., Vacek Z., Vacek S., Šimůnek V., Gallo V. (2020): Comparison of growth and wood quality of Norway spruce and European larch: effect of previous land use. *European Journal of Forest Research*, online first. Available at <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10342-020-01259-7#citeas>
- Čáter M., Diaci J. (2017): Divergent response of European beech, silver fir and Norway spruce advance regeneration to increased light levels following natural disturbance. *Forest Ecology and Management*, 399: 206–212.
- Čufar K., Grabner M., Morgós A., Martínez del Castillo E., Merela M., de Luis M. (2014): Common climatic signals affecting oak tree-ring growth in SE Central Europe. *Trees Structure and Function*, 28: 1267–1277.
- Fabrika M., Ďurský J. (2005): Stromové růstové simulátory. Zvolen, EFRA: 112. (in Czech)

<https://doi.org/10.17221/6/2020-JFS>

- Fonti P., Cherubini P., Rigling A., Weber P., Biging G. (2006): Tree rings show competition dynamics in abandoned *Castanea sativa* coppices after land-use changes. *Journal of Vegetation Science*, 17: 103–112.
- Gamfeldt L., Snäll T., Bagchi R., Jonsson M., Gustafsson L., Kjellander P., Ruiz-Jaen M.C., Fröberg M., Stendahl J., Philipson C.D., Mikusiński G., Andersson E., Westerlund B., Andrén H., Moberg E., Moen J., Bengtsson J. (2013): Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4: 1340.
- Götmark F. (2007): Careful partial harvesting in conservation stands and retention of large oaks favour oak regeneration. *Biological Conservation*, 140: 349–358.
- Grissino-Mayer H.D., Holmes R.L., Fritts H.C. (1992): International tree-ring data bank program library: user's manual. Tucson, Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona: 104.
- Gutián P., Medrano M., Gutián J. (2002): Seed dispersal in *Erythronium dens-canis* L. (Liliaceae): variation among habitats in a myrmecochorous plant. *Plant Ecology*, 169: 171–177.
- 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.
- Hauck M., Zimmermann J., Jacob M., Dulamsuren C., Bade C., Ahrends B., Leuschner C. (2012): Rapid recovery of stem increment in Norway spruce at reduced SO₂ levels in the Harz Mountains, Germany. *Environmental Pollution*, 164: 132–141.
- Hlásny T., Turčáni M. (2013): Persisting bark beetle outbreak indicates the unsustainability of secondary Norway spruce forests: case study from Central Europe. *Annals of Forest Science*, 70: 481–491.
- Hlásny T., Barka I., Kulla L., Bucha T., Sedmák R., Trombik J. (2017): Sustainable forest management in a mountain region in the Central Western Carpathians, northeastern Slovakia: the role of climate change. *Regional Environmental Change*, 17: 65–77.
- Holub J., Procházka F. (2000): Red list of vascular plants of the Czech Republic – 2000. *Preslia*, 72: 187–230.
- Choat B., Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S.J., Feild T.S., Gleason S.M., Hacke U.G., Jacobsen A.L., Lens F., Maherali H., Martínez-Vilalta J., Mayr S., Mencuccini M., Mitchell P.J., Nardini A., Pittermann J., Pratt R.B., Sperry J.S., Westoby M., Wright I.J., Zanne A.E. (2012): Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491: 752–755.
- Kern Z., Patkó M., Kázmér M., Fekete J., Kele S., Pályi Z. (2013): Multiple tree-ring proxies (earlywood width, latewood width and (13C) from pedunculate oak (*Quercus robur* L.)), Hungary. *Quaternary International*, 293: 257–267.
- Knibbe B. (2007): PAST4: personal analysis system for tree-ring research, Version 4.2. SCIEM, Vienna.
- Kolář T., Čermák P., Oulehle F., Trnka M., Štěpánek P., Cudlín P., Hruška J., Büntgen U., Rybníček M. (2015): Pollution control enhanced spruce growth in the “Black Triangle” near the Czech–Polish border. *Science of the Total Environment*, 538: 703–711.
- Kolb T.E., Fettig Ch.J., Ayres M.P., Bentz B.J., Hicke J.A., Mathiasen R., Stewart J.E., Weed A.S. (2016): Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States. *Forest Ecology and Management*, 380: 321–334.
- Korpeľ Š. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten, Stuttgart, Jena, New York, Gustav Fischer Verlag, 310 s.
- Král J., Vacek S., Vacek Z., Putalová T., Bulušek D., Štefančík I. (2015): Structure, development and health status of spruce forests affected by air pollution in the western Krkonoše Mts. in 1979–2014. *Lesnický časopis – Forestry Journal*, 61: 175–187.
- Králíček I., Vacek Z., Vacek S., Remes J., Bulušek D., Král J., Štefančík I., Putalová T. (2017): Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. *Dendrobiology*, 77: 119–137.
- Krejčí F., Vacek S., Bílek L., Mikeska M., Hejčmanová P., Vacek Z. (2013): The effects of climatic conditions and forest site types on disintegration rates in *Picea abies* occurring at the Modrava Peat Bogs in the Šumava National Park. *Dendrobiology*, 70: 35–44.
- Kunz J., Löffler G., Bauhus J. (2018): Minor European broad-leaved tree species are more drought-tolerant than *Fagus sylvatica* but not more tolerant than *Quercus petraea*. *Forest Ecology and Management*, 414: 15–27.
- Lévesque M., Saurer M., Siegwolf R., Eilmann B., Brang P., Bugmann H., Rigling A. (2013): Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. *Global Change Biology*, 19: 3184–3199.
- Lloret F., Escudero A., Iriando J.M., Martínez-Vilalta J., Valldares F. (2012): Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Global Change Biology*, 18: 797–805.
- Mäkinen H., Nöjd P., Mielikäinen K. (2001): Climatic signal in annual growth variation in damaged and healthy stands of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in southern Finland. *Trees*, 15: 177–185.
- Marini L., Økland B., Jönsson A.M., Bentz B., Carroll A., Forster B., Grégoire J.C., Hurling R., Nageleisen L.M., Neth-

<https://doi.org/10.17221/6/2020-JFS>

- erer S., Ravn H.P., Weed A., Schroeder M. (2017): Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. *Ecography*, 40: 1426–1435.
- Matisons R., Elferts D., Brumelis G. (2013): Pointer years in tree-ring width and earlywood-vessel area time series of *Quercus robur* – Relation with climate factors near its northern distribution limit. *Dendrochronologia*, 31: 129–139.
- Mayer H., Ott E. (1991): *Gebirgswaldbau, Schutzwaldpflege*. Stuttgart, New York, Gustav Fischer Verlag: 587.
- Mezei P., Jakuš R., Pennerstorfer J., Havašová M., Škvarenina J., Ferenčík J., Slivinský J., Bičárová S., Bilčík D., Blaženc M., Netherer S. (2017): Storms, temperature maxima and the Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus* – An infernal trio in Norway spruce forests of the Central European High Tatra Mountains, *Agricultural and Forest Meteorology*, 242: 85–95.
- Mikulenka P., Prokúpková A., Vacek Z., Vacek S., Bulušek D., Simon J., Šimůnek V., Hájek V. (2020): Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* Mill. vs. *Picea abies* (L.) Karst. *Central European Forestry Journal*, 66: online first. Available at https://web.nlcsk.org/wp-content/uploads/2019/12/Mikulenka_et al.pdf
- Millar C.I., Stephenson N.L. (2015): Temperate forest health in an era of emerging megadisturbance. *Science*, 349: 823–826.
- Mina M., del Río M., Huber M.O., Thürig E., Rohner B. (2018): The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. *Journal of Vegetation Science*, 29: 775–787.
- Müllerová J., Hédl R., Szabó P. (2015): Coppice abandonment and its implications for species diversity in forest vegetation. *Forest Ecology and Management*, 343: 88–100.
- Nagel T.A., Mikac S., Dolinar M., Klopčič M., Keren S., Svoboda M., Diaci J., Boncina A., Paulic V. (2017): The natural disturbance regime in forests of the Dinaric Mountains: a synthesis of evidence. *Forest Ecology and Management*, 388: 29–42.
- Netsvetov M., Sergeev M., Nikulina V., Korniyenko V., Prokopuk Y. (2017): The climate to growth relationships of pedunculate oak in steppe. *Dendrochronologia*, 44: 31–38.
- Paillet Y., Bergès L., Hjältén J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann M., Bijlsma R.J., De Bruyn L., Fuhr M., Grandin U., Kanka R., Lundin L., Luque S., Magura T., Matesanz S., Mészáros I., Segastía M.T., Schmidt W., Standovář T., Tothmérész B., Uotila A., Valladares F., Vellak K., Viranen R. (2010): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24: 101–112.
- Peters R.L., Groenendijk P., Vlam M., Zuidema P.A. (2015): Detecting long-term growth trends using tree rings: a critical evaluation of methods. *Global Change Biology*, 21: 2040–2054.
- Petráš R., Pajtík J. (1991): Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesnícký časopis*, 37: 49–56.
- Ponocná T., Chuman T., Rydval M., Urban G., Migala K., Tremel V. (2018): Deviations of treeline Norway spruce radial growth from summer temperatures in East-Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 253: 62–70.
- Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H.P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A. (2013): Productivity of mixed versus pure stands of oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.] and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, 132: 263–280.
- Pretzsch H., Schütze G. (2014): Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. *Forest Systems*, 23: 560–572.
- Pretzsch H., Biber P., Schütze G., Uhl E., Rötzer T. (2014): Forest stand dynamics in Central Europe has accelerated since 1870. *Nature Communications*, 5: 4967.
- Primicia I., Camarero J. J., Janda P., Čada V., Morrissey R. C., Trotsiuk V., Bače R., Teodosiu M., Svoboda M. (2015): Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate. *Forest Ecology and Management*, 354: 77–86.
- Průša E. (1985): *Die böhmischen und mährischen Urwälder*. Vegetace ČSSR, A15. Praha, Academia: 577.
- 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*, 64: 223–237.
- Remeš J., Bílek L., Novák J., Vacek Z., Vacek S., Putalová T., Koubek L. (2015): Diameter increment of beech in relation to social position of trees, climate characteristics and thinning intensity. *Journal of Forest Science*, 61: 456–464.
- Ripley B.D. (1981): *Spatial statistics*. New York, John Wiley & Sons: 252.
- Sádlo J. (2009): *Erythronium dens-canis* in Bohemia: can we accept its native origin? *Zprávy České Botanické Společnosti*, 44: 1–10.
- Seidl R., Spies T.A., Peterson, D.L., Stephens S.L., Hicke J.A. (2016): Searching for resilience: Addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, 53: 120–129.
- Sharma R.P., Vacek Z., Vacek S. (2016): Modelling individual tree height to diameter ratio for Norway spruce and European beech in Czech Republic. *Trees – Structure and Function*, 30: 1669–1682.
- Sharma R.P., Vacek Z., Vacek S., Podrázský V., Jansa V. (2017): Modelling individual tree height to crown base of Norway

<https://doi.org/10.17221/6/2020-JFS>

- spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). PloS one, 12(10): e0186394.
- 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: 8–38.
- Slanař J., Vacek Z., Vacek S., Bulušek D., Cukor J., Štefančík I., Bílek L., Král J. (2017): Long-term transformation of submontane spruce-beech forests in the Jizerské hory Mts.: dynamics of natural regeneration. Central European Forestry Journal, 63: 212–224.
- Szymura T.H., Szymura M., Pietrzak M. (2014): Influence of land relief and soil properties on stand structure of overgrown oak forests of coppice origin with *Sorbus torminalis*. Dendrobiology, 71: 49–58.
- Šimůnek V., Vacek Z., Vacek S., Králíček I., Vančura K. (2019): Growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) natural forests: Dendroclimatic study from Krkonoše National Park. Central European Forestry Journal, 65: 92–102.
- Štefančík I., Vacek Z., Sharma R.P., Vacek S., Rösslová M. (2018): Effect of thinning regimes on growth and development of crop trees in *Fagus sylvatica* stands of Central Europe over fifty years. Dendrobiology, 79: 141–155.
- 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.
- Toïgo M., Vallet P., Perot T., Bontemps J.D., Piedallu C., Courbaud B. (2015): Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. Journal of Ecology, 103: 502–512.
- Tolasz R., Míková T., Valeriánová T., Voženílek V. (eds.) (2007): Climate atlas of Czechia. Olomouc, Czech Hydrometeorological Institute and Palacký University: 256.
- Urli M., Lamy J.B., Sin F., Burlett R., Delzon S., Porté A.J. (2015): The high vulnerability of *Quercus robur* to drought at its southern margin paves the way for *Quercus ilex*. Plant Ecology, 2: 177–187.
- Vacek S. (2003): Minimum area of forest left to spontaneous development in protected areas. Journal of Forest Science, 49: 349–358.
- Vacek S., Podrázský V., Hejcman M., Remeš J. (2006): Effect of Mg fertilization on yellowing disease of Norway spruce at higher elevations of the Šumava Mts., Czech Republic. Journal of Forest Science, 52: 474–481.
- Vacek S., Vacek Z., Podrázský V., Bílek L., Bulušek D., Štefančík I., Remeš J., Štícha V., Ambrož R. (2014): Structural Diversity of Autochthonous Beech Forests in Broumsovske Stěny National Nature Reserve, Czech Republic. Austrian Journal of Forest Science, 131: 191–214.
- Vacek S., Vacek Z., Bílek L., Simon J., Remeš J., Hůnová I., Král J., Putalová T., Mikeska M. (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 S., Černý T., Vacek Z., Podrázský V., Mikeska M., Králíček I. (2017a): Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe. Forest Ecology and Management, 398: 75–90.
- Vacek S., Vacek Z., Remeš J., Bílek L., Hůnová I., Bulušek D., Putalová T., Král J., Simon J. (2017b): Sensitivity of unmanaged relict pine forest in the Czech Republic to climate change and air pollution. Trees – Structure and Function, 31: 1599–1617.
- Vacek S., Prokūpková A., Vacek Z., Bulušek D., Šimůnek V., Králíček I., Praousová R., Hájek V. (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 S., Vacek Z., Ulbrichová I., Bulušek D., Prokūpková A., Král J., Vančura K. (2019c): Biodiversity dynamics of differently managed lowland forests left to spontaneous development in Central Europe. Austrian Journal of Forest Science, 136: 249–281.
- Vacek S., Vacek Z., Ulbrichová I., Remeš J., Podrázský V., Vach M., Bulušek D., Král J., Putalová T. (2019d): 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 Z., Vacek S., Bílek L., Remeš J., Štefančík I. (2015a): Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. Dendrobiology, 73: 33–45.
- Vacek Z., Vacek S., Podrázský V., Bílek L., Štefančík I., Moser W.K., Bulušek D., Král J., Remeš J., Králíček I. (2015b): Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. Polish Journal of Ecology, 63: 233–246.
- Vacek Z., Vacek S., Podrázský V., Král J., Bulušek D., Putalová T., Baláš M., Kalousková I., Schwarz O. (2016): Structural diversity and production of alder stands on former agricultural land at high altitudes. Dendrobiology, 75: 31–44.
- Vacek Z. (2017): Structure and dynamics of spruce-beech-fir forests in Nature Reserves of the Orlické hory Mts. in relation to ungulate game. Central European Forestry Journal, 63: 23–34.
- Vacek Z., Vacek S., Bulušek D., Podrázský V., Remeš J., Král J., Putalová T. (2017c): Effect of fungal pathogens and climatic factors on production, biodiversity and health status of ash mountain forests. Dendrobiology, 77: 1755–1815.
- Vacek Z., Vacek S., Bílek L., Král J., Ulbrichová I., Simon J., Bulušek D. (2018): Impact of applied silvicultural systems

<https://doi.org/10.17221/6/2020-JFS>

- on spatial pattern of hornbeam-oak forests. *Central European Forestry Journal*, 64: 33–45.
- Vacek Z., Vacek S., Slanař J., Bílek L., Bulušek D., Štefančík I., Králíček I., Vančura K. (2019a): Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. *Central European Forestry Journal*, 65: 129–144.
- Veblen T.T. (1992): Regeneration dynamics. In: Glenn-Lewin D.C., Peet R.K., Veblen T.T. (Eds.): *Plant Succession, Theory and Prediction*. London, Chapman and Hall: 152–187.
- Vitali V., Büntgen U., Bauhus J. (2018): Seasonality matters – The effects of past and projected seasonal climate change on the growth of native and exotic conifer species in Central Europe. *Dendrochronologia*, 48: 1–9.
- Yamaguchi D.K. (1991): A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal Forest Research*, 21: 414–416.
- Zahradník D., Vacek S., Bílek L., Nosková I., Vacek Z. (2010): Horizontal structure of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. and its development. *Journal of Forest Science*, 56: 531–540.
- Zang C., Hartl-Meier C., Dittmar C., Rothe A., Menzel A. (2014): Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology*, 20: 3767–3779.

Received: January 15, 2020

Accepted: February 7, 2020

5.3.2. Článek 4: *Effect of Climate Change on the Growth of Endangered Scree Forests in Krkonoše National Park (Czech Republic)*

Citace: Hájek, V., Vacek, S., Vacek, Z., Cukor, J., Šimůnek, V., Šimková, M., Prokúpková, A., Králíček, I., Bulušek, D. (2021): Effect of Climate Change on the Growth of Endangered Scree Forests in Krkonoše National Park (Czech Republic). *Forests*, 12: 1127.

Abstrakt: Suťové lesy patří k nejcitlivějším a ekologicky nejcennějším lesním ekosystémům střední Evropy. Jsou charakteristické vysokou heterogenitou mikrostanovišť, extrémními půdními poměry a výskytem řady ohrožených a reliktních druhů rostlin i živočichů. Jejich stabilita je podmíněna křehkou rovnováhou mezi klimatem, půdními vlastnostmi a strukturou vegetace, což z nich činí ekosystémy mimořádně citlivé na probíhající klimatickou změnu. Zejména přechod k častějším epizodám dlouhodobého sucha a zvýšené teplotě představuje zásadní stresor pro stanoviště s mělkými, skeletovitými rankery, které mají omezenou vodní kapacitu a nízký retenční potenciál. V této studii byla hodnocena reakce pěti zájmových dřevin – buku lesního (*Fagus sylvatica* L.), smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst.), javoru klenu (*Acer pseudoplatanus* L.), jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior* L.) a jilmu horského (*Ulmus glabra* Huds.) – na změny klimatických a imisních podmínek v suťových lesích západních Krkonoš. Výzkum probíhal ve smíšených porostech ve věku 105–157 let na stanovištích z hlediska typologie odpovídajících asociacím *Aceri-Fagetum sylvaticae* a *Luzulo-Abietetum albae* v nadmořských výškách 590–700 m. Tyto lokality jsou typické mělkým rankerem na rulovém podloží, hlubokým zastíněním a proměnlivým vodním režimem, které zesilují reakci dřevin na klimatické extrémy. Na sedmi trvalých výzkumných plochách (TVP) o velikosti 50×50 m byly hodnoceny produkční parametry, struktura a biodiverzita porostů a dále byl analyzován vztah radiálního růstu (150 vývrtů) na klimatické charakteristiky (měsíční teploty a srážky) a imisní zátěž (SO₂, NO_x, ozonové expozice). Zásoba smíšených porostů na sledovaných TVP dosahovala 557–814 m³/ha. Radiální růst buku a smrku rostoucích na relativně příznivých stanovištích s hlubším půdním profilem a nižší skeletovostí se za posledních 20 let zvýšil o 16,6–46,1 %. Oproti tomu u javoru klenu a jasanu, které se nacházejí na výrazně extrémnějších půdních podmínkách, byl zaznamenán pokles radiálního růstu o 12,5–14,6 %. Pro všechny sledované dřeviny se však projevil nárůst variability růstu (o 12,7–29,5 %) a zvýšený počet negativně významných let, což ukazuje na častější výskyt růstově limitujících klimatických epizod s extrémními událostmi. Citlivost dřevin vůči klimatickým a imisním faktorům byla rozdílná: nejvýrazněji reagovaly smrk a buk, zatímco javor klen a jasan projevil významně vyšší rezistenci. Spektrální analýza navíc odhalila u smrku nejvýraznější

cyklické výkyvy, včetně 12letého slunečního cyklu, zatímco u jasanu nebyly identifikovány žádné významnější periodicity růstové odezvy. Z hlediska limitujících faktorů růstu byly u smrku určující suché a teplé epizody ve vegetačním období, zatímco u buku hrály klíčovou roli především pozdní mrazy ovlivňující fenologii a rané růstové fáze spojené s tvorbou kambia. Jednotlivé druhy tedy vykazují diferencovanou ekologickou strategii odpovídající stupni extrémnosti stanoviště a specifickým projevům probíhající globální klimatické změny. Ta se v posledních 60 letech projevila zejména nárůstem průměrné teploty o 2,1 °C, zvýšenou variabilitou srážek a častějším výskytem extrémních meteorologických jevů, které společně určují současnou i budoucí dynamiku růstu suťových lesů nejen v Krkonoších, ale i v obdobných stanovištních podmínkách ve střední Evropě.

Klíčová slova: smíšené lesy, dendrochronologie, struktura porostů, biodiverzita, Krkonoše

Article

Effect of Climate Change on the Growth of Endangered Scree Forests in Krkonoše National Park (Czech Republic)

Vojtěch Hájek¹, Stanislav Vacek¹, Zdeněk Vacek¹, Jan Cukor^{1,2,*} , Václav Šimůnek¹ , Michaela Šimková¹, Anna Prokúpková¹, Ivo Králíček³ and Daniel Bulušek¹

¹ Department of Silviculture, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 00 Praha, Czech Republic; vhajek@fld.czu.cz (V.H.); vacekstanislav@fld.czu.cz (S.V.); vacekz@fld.czu.cz (Z.V.); simunekv@fld.czu.cz (V.Š.); simkovamichaela@fld.czu.cz (M.Š.); prokupkova@fld.czu.cz (A.P.); bulusek@fld.czu.cz (D.B.)

² Department of Game Management, Forestry and Game Management Research Institute, Strnady 136, 252 02 Jiloviště, Czech Republic

³ Department of Biology, Faculty of Science, University of Hradec Králové, Rokitanského 62, 500 03 Hradec Králové, Czech Republic; ivo.kralicek@uhk.cz

* Correspondence: cukor@fld.czu.cz

Abstract: Scree forests with large numbers of protected plants and wildlife are seriously threatened by climate change due to more frequent drought episodes, which cause challenges for very stony, shallow soils. The effect of environmental factors on the radial growth of five tree species—European beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), European ash (*Fraxinus excelsior* L.), and mountain elm (*Ulmus glabra* Huds.)—was studied in the mixed stands (105–157 years) in the western Krkonoše Mountains (Czech Republic) concerning climate change. These are communities of maple to fir beechwoods (association *Aceri-Fagetum sylvaticae* and *Luzulo-Abietetum albae*) on ranker soils at the altitude 590–700 m a.s.l. Production, structure, and biodiversity were evaluated in seven permanent research plots and the relationships of the radial growth (150 cores) to climatic parameters (precipitation, temperature, and extreme conditions) and air pollution (SO₂, NO_x, ozone exposure). The stand volume reached 557–814 m³ ha⁻¹ with high production potential of spruce and ash. The radial growth of beech and spruce growing in relatively favorable habitat conditions (deeper soil profile and less skeletal soils) has increased by 16.6%–46.1% in the last 20 years. By contrast, for sycamore and ash growing in more extreme soil conditions, the radial growth decreased by 12.5%–14.6%. However, growth variability increased (12.7%–29.5%) for all tree species, as did the occurrence of negative pointer years (extremely low radial growth) in the last two decades. The most sensitive tree species to climate and air pollution were spruce and beech compared to the resilience of sycamore and ash. Spectral analysis recorded the largest cyclical fluctuations (especially the 12-year solar cycle) in spruce, while ash did not show any significant cycle processes. The limiting factors of growth were droughts with high temperatures in the vegetation period for spruce and late frosts for beech. According to the degree of extreme habitat conditions, individual tree species thus respond appropriately to advancing climate change, especially to an increase in the mean temperature (by 2.1 °C), unevenness in precipitation, and occurrence of extreme climate events in the last 60 years.

Keywords: mixed forests; dendrochronology; forest structure; biodiversity; rocky soils



Citation: Hájek, V.; Vacek, S.; Vacek, Z.; Cukor, J.; Šimůnek, V.; Šimková, M.; Prokúpková, A.; Králíček, I.; Bulušek, D. Effect of Climate Change on the Growth of Endangered Scree Forests in Krkonoše National Park (Czech Republic). *Forests* **2021**, *12*, 1127. <https://doi.org/10.3390/f12081127>

Academic Editor: Heli Peltola

Received: 30 July 2021

Accepted: 18 August 2021

Published: 22 August 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introduction

Forest management practices have a considerable impact on forest ecosystems, especially in the context of global climate change for adaptive and mitigation measures for increasing stability of forests [1,2]. Lack of precipitation and, as a result, more frequent and severe droughts will increasingly be a major risk to the growth, ecological stability, and vitality of forest ecosystems during global climate change [3,4]. Higher air temperatures, in

addition to the current decrease in precipitation during the vegetation period in Central and Southern Europe in recent years, led to significant periods of summer drought, which often have serious consequences for growth processes in natural and commercial forests [5,6]. At the same time, it is often a matter of maintaining the bare existence of forests due to significantly increasing disturbances and the amount of salvage logging [7].

For the European Union, forests are important ecosystems filling other roles, specifically recreation and biodiversity, wood and non-wood (game, wild berries, mushrooms) resources, and carbon sequestration [8,9]. The Member States of the European Union are committed to maintain and protect their forests with a view to their sustainable development and the sustainable fulfillment of ecological (soil protection, protection of water resources, protection of landscape and nature), social and cultural (preservation of landscape and cultural heritage, recreational functions), and economic (renewable natural resource, source of employment and income) functions [10,11].

Mixed forest mountain ecosystems consisting mainly of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), silver fir (*Abies alba* Mill.), and European beech (*Fagus sylvatica* L.) cover large areas of European mountains [12]. However, due to the long history of forest management in Europe, few primeval forest ecosystems in terms of their species, spatial, and age structure, have been preserved [13]. Nowadays, the stands are often formed by spruce monocultures with an even-aged structure [14], which are highly susceptible to disturbances due to changing climate [15,16].

In many places, both research and silviculture are currently focused on the transformation of unmixed even-aged stands into mixed uneven-aged stands [17,18]. European beech plays an increasingly important role [19,20] and the predicted warmer climate is assumed to be suitable even for silver fir, which grew well during the warmer, Middle Holocene period [21,22]. The growth of trees can then be positively influenced through the mixing of species within the stand [23,24], which has also been shown in beech [25], and partly in fir [26]. Other studies present the reduced sensitivity of woody plants in mixed stands to global climate change [27,28].

Climate change, whether alone or synergistically with some non-climatic influences, directly affects the dynamics of mountain forest ecosystems [29,30]. Therefore, demographic changes may occur in forest ecosystems and the boundaries of particular tree species' distribution may also change [31,32]. However, the dynamics of forest ecosystems are also influenced by several other factors, such as forest management [33,34], mutual species and interspecies interactions [35,36], air pollution including ozone exposure, sulfur and nitrogen deposition [37–40], or intraskeletal erosion [41]. Conversely, rising temperatures can prolong the length of the growing season and thus have an impact on both plant phenology and production [42,43], which can compensate for the reduced production due to rising temperatures and drought stress [44,45].

Manifold interactions between factors that affect the growth of individual forest species and entire forests stands require complex investigation of various habitats with different species compositions. This will allow us to predict the impact of climate change on forest ecosystems in Central Europe more accurately [46] and optimize the management of given forest ecosystems accordingly [47,48]. Scree forests are among the specific stands that grow mainly on steep slopes with outcrops of rocks or with significant solifluction, in ravines, in the lower part of the slopes, and on the foot of the slopes with the accumulation of boulders or other rubble material [49]. Scree forests usually consist of small stand areas spread from the hills to mountainous locations; the upper limits reach altitudes of around 800–900 m [50,51]. Due to their hard-to-reach habitats, scree forests are one of our best-preserved natural forests [34,52]. They are also among the most susceptible to intraskeletal erosion [41,49] due to the increased mineralization of the holorganic horizons, in terms of their shallow soil profiles, even in conditions of global climate change. Conservation management of scree forests is often intervention-free, as they usually form small protected areas and protection forests [53].

In this study, we focused on mixed stands on shallow grounded rubble in the western Krkonoše Mountains. Here, the key factor is slope erosion caused by the often-unstable subsoil regarding the formation of the structure and dynamics of these scree forest stands. Forests in these conditions are often left to spontaneous development due to frequent disturbances, high biodiversity, and limited economic value, or their management is kept to a minimum [54,55], such as in our area of interest. From the relatively specific conditions of mountain mixed forests on very stony, shallow soils, this paper should also contribute to the investigation of the endangered scree sites in the time of climate change. There is only partial knowledge about the structure and biodiversity of scree and ravine forests in specific environmental conditions, regarding the methods of their management [56,57].

The objective of this paper is to evaluate the effect of climate, air pollution, and other environmental factors on the growth of mixed scree forests dominated by European beech and Norway spruce with admixed sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), European ash (*Fraxinus excelsior* L.), and mountain elm (*Ulmus glabra* Huds.). The partial objectives were to determine (i) the production potential, stand structure (vertical, horizontal), and diversity (species, structural, total), (ii) dynamics of the radial growth of the five investigated tree species in relation to climate change, (iii) cycle processes of the radial growth of individual tree species using spectral analysis, and (iv) the effect of climate factors (temperature, precipitation, extremes, and changes), air pollution (concentrations of SO₂, NO_x, AOT40F), and pests (insect, fungal pathogens) on the radial growth of individual tree species and the differences between them.

2. Material and Methods

2.1. Study Site

The area of interest is shallow grounded rubble in the western Krkonoše Mountains (west of Harrachov) on the slopes near the Jizera Valley at an altitude of 590–700 m (Figure 1). This area is part of the II and III nature protection zones of the Krkonoše National Park. These are richly structured mixed stands that belong to special-purpose forests and are left to spontaneous development, or are managed by the selection and shelterwood systems. Stands are most typically upland communities of maple and fir beechwoods, wherein their natural composition, European beech had 40%, sycamore maple 20%, silver fir 20%, Norway spruce 10%, and the rest consisted of European ash and mountain elm. However, silver fir almost became extinct there due to the synergism of the air pollution calamity (high concentrations of SO₂) in the 1980s and 1990s and the attack of the silver fir woolly aphid (*Dreyfusia nordmanniana*) in the tree layer [58]. These are communities belonging mainly to the association *Aceri-Fagetum sylvaticae*, and also to the association *Luzulo-Abietetum albae*.

The mean annual temperature of the locality is 4.9 °C (10.7 °C in the vegetation period) and the annual total precipitation varies around 1200 mm (600 mm in the vegetation period), with maxima in July (Figure 1). The length of the vegetation period is 122 days and Lang's rain factor is 245. The study area was qualified as a humid continental climate zone, characterized by warm to hot, humid summers and cold to severely cold winters (Dfb) as defined by the Köppen climate classification [59]. In terms of climate change, the average annual temperature has increased by 2.1 °C over the last 58 years (1961–2019) and the total annual precipitation has decreased by 15 mm, while fluctuations of monthly climatic data increased in both cases, especially in the case of precipitation. When comparing climatic extremes, 7 of the 10 warmest months were found in the last 15 years. Annual averages of SO₂ concentrations during the air pollution disaster (in the 1970s and 1980s) ranged 120–410 µg m⁻³ and led to a significant decrease after 2000 to the current values of ca 4 µg m⁻³ [60]. The NO_x concentration currently averages around 8 µg m⁻³, and ozone exposure (AOT40F) shows mean values of 27,000 ppb h⁻¹ [61].

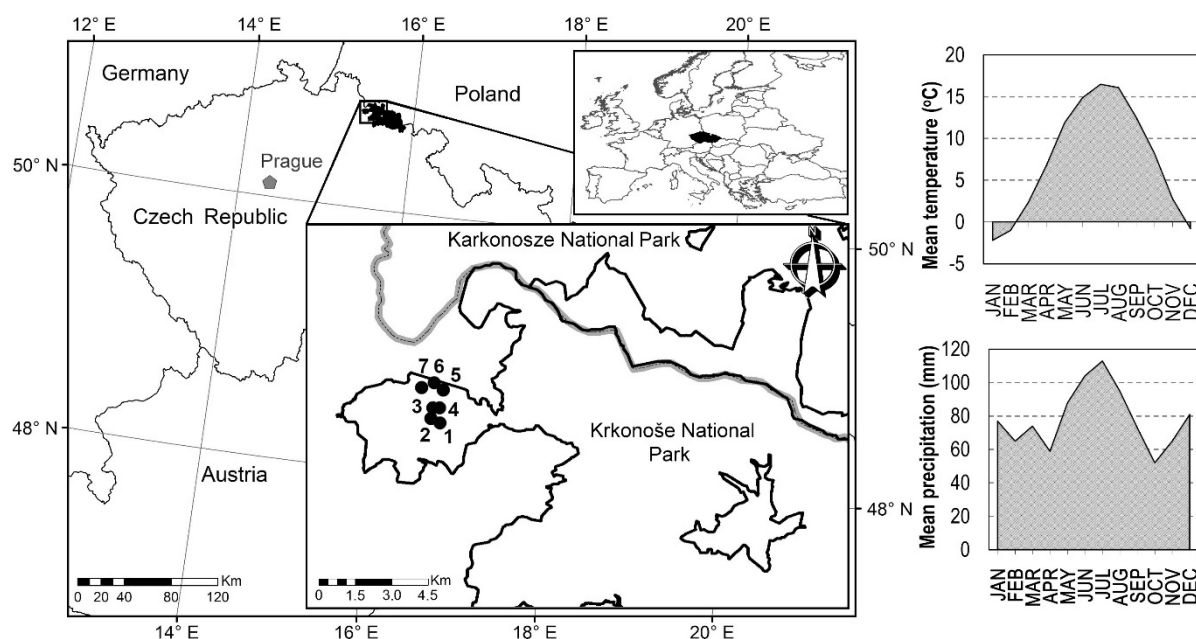


Figure 1. Location of permanent research plots 1–7 in mixed stands on scree sites in the western Krkonoše Mountains and the mean monthly climatic values in the period 1961–2019 (meteorological station Harrachov of Czech Hydrometeorological Institute); the map was made in ArcGIS 10 software (Esri).

The geological basis consists mainly of quartzites and phyllites. The predominant soil types are modal and cambic Rankers and ranker Cambisols. Depth and skeletality in scree forests are quite variable in a mosaic arrangement with numerous rocky outcrops. On very shallow soils (depth up to 30–40 cm) and most skeletal soils (skeleton content over 70%), there are mostly sycamore maple, ash, and elm. On relatively deeper (depth of soil profile over 50 cm) and less skeletal soils (skeleton content up to 55%), European beech and Norway spruce dominate.

A detailed overview of the basic site and stand data of permanent research plots (PRPs) is given in Table 1. The forest stands usually consist of two to three tree layers, with the age of the upper tree layer from 105 to 130 years. Given their management, the studied stands were divided into two groups. PRPs 1, 2, 5, and 7 have been left to develop spontaneously for more than 30 years, and PRPs 3, 4, and 6 are managed by near-natural methods. It is mainly the local introduction of silver fir, the proportion of which was reduced to a minimum during the air pollution disaster in the 1980s.

Table 1. Overview of basic site and stand characteristics of permanent research plots 1–7 in the western Krkonoše Mountains in 2020.

PRP	GPS	Altitude (m)	Exposition	Slope (°)	Forest Site Type	Geology	Soils	Species	Age of Tree Layers (Years)	Stand Volume (m ³ ha ⁻¹)
1	50°44'57" N, 15°24'43" E	600	SW	15	<i>Acereto-Fagetum lapidosum</i>	phyllite	cambic Rankers	Pa, Fs, Ap, Ug	151/18	336
2	50°44'59" N, 15°24'37" E	590	SW	17	<i>Acereto-Fagetum lapidosum</i>	phyllite	cambic Rankers	Pa, Fs, Ap, Ug, Aa	121/18	489
3	50°45'03" N, 15°24'40" E	620	SW	13	<i>Acereto-Fagetum lapidosum</i>	phyllite	ranker Cambisols	Pa, Fs, Ap, Aa	107/17	394
4	50°45'03" N, 15°24'42" E	610	SW	15	<i>Acereto-Fagetum lapidosum</i>	phyllite	modal Rankers	Pa, Fs, Ap, Fe	105/7	377
5	50°45'37" N, 15°24'40" E	680	SW	13	<i>Piceeto-Fagetum lapidosum acidophilum</i>	quartzite	cambic Rankers	Pa, Fs, Ap	128/39/19	419
6	50°45'40" N, 15°24'34" E	700	SW	32	<i>Piceeto-Fagetum saxatile</i>	quartzite	modal Rankers	Pa, Fs, Ap, Fe	130/24	484
7	50°45'38" N, 15°24'25" E	650	W	15	<i>Piceeto-Fagetum lapidosum acidophilum</i>	quartzite	ranker Cambisols	Pa, Fs, Ap, Ug	136/19	359

Notes: Pa—Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), Fs—European beech (*Fagus sylvatica* L.), Ap—sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), Ug—mountain elm (*Ulmus glabra* Huds.), Fe—European ash (*Fraxinus excelsior* L.), Aa—silver fir (*Abies alba* Mill.).

2.2. Data Collection

FieldMap technology (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.) was used to determine the structure of the tree layer of forest stands on seven PRPs with a size of 50 × 50 m (0.25 ha) in 2020. The position of all individuals of the tree layer with a diameter at breast height over 4 cm was measured. The diameter limit was determined according to Slanař et al. [18], Bulušek et al. [36], Král et al. [60], and other researches, where individuals under 4 cm are included to natural regeneration. Tree heights, heights of the live crown base, and crown projection area were also measured in the tree layer, in at least 4 directions perpendicular to each other. Diameters of the tree layer were measured by a Mantax Blue metal caliper (Haglöf, Sweden) with an accuracy to 1 mm, and the heights were measured using a Vertex laser hypsometer (Haglöf, Sweden) with an accuracy to 0.1 m.

For dendrochronological analysis of the samples, increment cores were taken using a Pressler auger perpendicular to the axis of the trunk at a height of 1.3 m above the ground. Thirty core samples were randomly (RNG Excel function) taken from healthy predominant and dominant trees (according to Kraft/1884/classification) of the five following tree species: European beech, Norway spruce, sycamore maple, European ash, and mountain elm. A total of 150 cores were taken for dendrochronology (135 cores were used for analysis). Increment cores were measured with an Olympus microscope with a LINTAB measuring table (Rinntech, Heidelberg, Germany). The measurement was performed with an accuracy of 0.01 mm, and TSAP-Win software (Rinntech, Heidelberg, Germany) was used to record the increment cores. Measurements were made from the bark towards the core perpendicular to the center of the trunk so that each annual ring was measured perpendicular to the trunk axis.

Data sets from meteorological stations and air pollution monitoring stations were used to derive stress factors related to climate and air pollution. Available data from the Desná-Souš station (772 m above sea level; GPS 50°47′23″ N, 15°19′9″ E), which is approximately 6 km away from the monitored PRPs, was used to analyze the air pollution situation according to SO₂ (1970–2012) and NO_x (1994–2019) concentrations, and AOT40F (1993–2019). Mean and maximum values of concentrations in µg m⁻³ and ppb h⁻¹ and their 95 quantiles were used for evaluation. Climate behavior in terms of temperature and precipitation ratios was evaluated based on the data from the meteorological station Harrachov from the years 1961–2019 (690 m above sea level; GPS 50°46′29″ N, 15°25′39″ E, located about 3 km from the monitored PRPs). The development of temperature and precipitation conditions was studied on the basis of data on mean annual temperature, temperature in the vegetation period, temperature outside the vegetation period, temperature in individual months, temperature variability, minima and maxima, and an annual sum of precipitation, precipitation in the vegetation period, precipitation outside the vegetation period, precipitation in individual months, precipitation variability, minima, and maxima. The study area have been long-term monitored by various specialists in the fields, and damage by other climatic factors (wind, late frost) and pests (*bark beetles*, *Cryptococcus fagisuga*, *Ophiostoma ulmi*, *Rhytisma acerinum*) has been recorded.

2.3. Data Analysis

The basic structure, biodiversity, and production characteristics of the tree layer were evaluated by the SIBYLA 5.1. software [62]. The stand volume was calculated according to Petráš and Pajtk [63]. The relative stand density index (SDI) [64], the crown closure (CC) [65], and the crown projection area (CPA) were observed for each plot. The maximum SDI value was derived from the model of the yield tables [66]. Slenderness coefficient (height to diameter ratio—HDR) was evaluated as an indicator of static stand stability [67,68] according to the following range: excellent (HDR < 82), good (83–92), satisfactory (93–101), and dissatisfactory (>102) [69]. Species diversity was evaluated by species richness [70], species heterogeneity [71], and species evenness [72]. In terms of structure, horizontal structure [73], Arten-profile index [74], vertical diversity, crown differentiation [75], and diameter and height differentiation [76] were calculated. Moreover,

total stand diversity [75] was determined based on tree species diversity, diversity of vertical structure, diversity of tree spatial distribution, and diversity of crown differentiation (Table 2). For calculation of horizontal structure, the software PointPro 2.1 (CULS Prague, Zahradník) was used. The Monte Carlo technique was used to simulate random data sets. For each investigated plot, 4000 simulations of the Poisson forest with the same stand density as the investigated stand were performed. When the value of the aggregation index exceeds the upper or lower limit of the random distribution interval (at significance 0.05), the horizontal structure of trees is regular or aggregated [77].

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

Criterion	Quantifiers	Label	Reference	Evaluation
Species diversity	Richness	D (Mi)	[70]	minimum $D = 0$, higher $D =$ higher values
	Heterogeneity	H' (Si)	[71]	minimum $H' = 0$, higher $H' =$ higher values
	Evenness	E (Pii)	[72]	range 0–1; minimum $E = 0$, maximum $E = 1$
Horizontal structure	Aggregation index	R (C&Ei)	[73]	mean value $R = 1$; aggregation $R < 1$; regularity $R > 1$
Vertical structure	Arten-profile index	A (Pri)	[74]	range 0–1; balanced vertical structure $A < 0.3$; selection forest $A > 0.9$
Structure differentiation	Vertical div.	S (J&Di)	[75]	low $S < 0.3$, medium $S = 0.3–0.5$, high $S = 0.5–0.7$, very high diversity $S > 0.7$
	Diameter dif.	TM_d (Fi)	[76]	range 0–1; low $TM < 0.3$; very high differentiation $TM > 0.7$
	Height dif.	TM_h (Fi)	[76]	
	Crown dif.	K (J&Di)	[75]	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)	[75]	monotonous structure $B < 4$; uneven structure $B = 6–8$; very diverse structure $B > 9$

Cross-dating the increment cores was performed in the CDendro program so that the cross-correlation index was $CC > 25$ for each sample [78]. Dendrochronological data were processed using R software [79] using the “dplr” package [80–82]. The detrending of each tree was performed negatively by exponential detrending with an interleaved spline of 1/3 of the age of each tree. This detrending removes the age trend while maintaining low-frequency climate signals [83]. The EPS (expressed population signal) was calculated for detrended data. The EPS represents the reliability of a chronology as a fraction of the joint variance of the theoretical infinite tree population. The limit for using the data for comparison against climatic data was a significant EPS limit so that $EPS > 0.85$ [80]. The SNR (signal to noise ratio), which represents the signal strength of chronology, and R-bar (inter-series correlations) [84] were also calculated. The first-order autocorrelation (Ar1) was also carried out. The EPS, SNR, R-bar, Ar1 were calculated by the instructions to “dplr” [80] based on common dendrochronological theories [84,85].

The pointer years analysis of the relative growth change was carried out [86] to determine changes in tree-rings. The pointer year is created by normalizing the tree-ring series in a moving window with each year placed as a central point. The pointer years reflect the number of standard deviations from the local mean of the average ring width of the previous four years. The pointer years identify event years where pointer year > 0.75 standard deviation of the previous four years. The threshold on the percentage of trees in a negative or positive event year was used for better clarity [87]. The pointer years or mean annual growth deviation (in percentage) are distinguished for the most common event-year class.

Spectral analyses for the detrended radial increment of each studied tree species were performed with Statistica 13 software (StatSoft, Tulsa, OK, USA). The calculation was performed with the “Single Fourier (Spectral) Analysis” function, using the output “Periodogram” plot by Period”.

The average ring series from individual tree species were correlated with climatic data (precipitation, temperature) and air pollution data (AOT40F, SO₂, and NO_x concentrations)

in Statistica 13 software (StatSoft, Tulsa, OK, USA). DendroClim software [88] was used to model the radial increment depending on the monthly climatic characteristics.

Unconstrained principal component analysis (PCA) in Canoco 5 [89] was used to analyze the relationships between climate factors, air pollution load, and the radial growth of tree species. Data were log-transformed, centered, and standardized before the analysis. The results of PCA were exported into the form of an ordination diagram. The situation map was made in ArcGIS 10 software (Esri, West Redlands, CA, USA).

3. Results

3.1. Stand Structure and Production

The number of live trees in the tree layer in 2020 ranged between 260 and 480 trees ha⁻¹ (on average 328 trees ha⁻¹); for stands left to spontaneous development, the average was 296 trees ha⁻¹, and for managed stands, 372 trees ha⁻¹ (Table 3). The stand density index ranged from 0.60 to 0.81 (on average 0.68). The canopy closure ranged from 76.6 to 97.4%. Considering the rather extreme habitat, the stand production capacity was at a relatively high level. The average basal area reached 46.2 m² ha⁻¹ for stands left to spontaneous development and 45.8 m² ha⁻¹ for managed stands. The highest stand volume was 814 m³ ha⁻¹ on PRP 7, and the smallest was 597 m³ ha⁻¹ on PRP 3, where overhead release felling was performed. In stands left to spontaneous development, the average stand volume was 730 m³ ha⁻¹, and in managed stands, it was lower by 17.9% (599 m³ ha⁻¹). The mean annual increment varies in the range of 4.28–6.06 m³ ha⁻¹ yr⁻¹; for unmanaged stands, it was 5.78 m³ ha⁻¹ yr⁻¹, and in managed stands, 4.81 m³ ha⁻¹ yr⁻¹. The slenderness ratio—within the limits for the given habitat and stand conditions—showed excellent static stability of these stands (HDR 62.6–74.2).

Table 3. Structural characteristics of tree layer on permanent research plots 1–7 in the western Krkonoše Mountains in 2020.

PRP	Age (yr)	DBH (cm)	h (m)	f	v (m ³)	N (trees ha ⁻¹)	BA (m ² ha ⁻¹)	V (m ³ ha ⁻¹)	HDR	MAI (m ³ ha ⁻¹ yr ⁻¹)	CC (%)	CPA (ha ha ⁻¹)	SDI
1	151	43.7	32.3	0.516	2.504	276	41.4	691	74.2	4.58	84.0	3.18	0.63
2	121	39.7	28.1	0.498	1.860	344	42.6	640	71.8	5.29	88.9	3.43	0.68
3	107	41.5	24.8	0.524	1.755	340	45.8	597	60.4	5.58	76.6	2.16	0.60
4	105	36.0	24.3	0.541	1.338	480	48.9	642	62.6	4.57	97.4	2.51	0.80
5	128	46.0	33.1	0.464	2.554	304	50.5	776	72.0	6.06	92.1	3.31	0.70
6	130	43.0	21.8	0.594	1.881	296	42.8	557	66.1	4.28	95.6	2.23	0.66
7	136	49.6	33.2	0.488	3.132	260	50.1	814	71.3	5.99	94.0	3.12	0.71

Notes: Age—mean stand age, DBH—mean quadratic diameter at breast height, h—mean tree height, f—form factor, v—mean tree volume, N—number of trees per hectare, BA—basal area, V—stand volume, HDR—height to diameter ratio (slenderness quotient), MAI—mean annual increment, CC—canopy closure, CPA—crown projection area, SDI—stand density index.

The diameter distribution and relationship between DBH and height of the tree layer are clearly shown in Figure 2. Three to four stories were measured in stands left to spontaneous development and two to three levels in managed stands. The tree layers of all PRPs were dominated by beech followed by spruce and maple. On PRP 1, 2, and 7, elm was admixed, while it was ash on PRP 4 and 6. Fir was interspersed only on PRP 2 and 3. All tree species except the fir are represented in all stories. Only the fir is represented in the lowest story. The diameter distribution on the left side is closer to the shape of the Gaussian curve with the highest frequency of trees in diameter class 48–56 cm. The highest tree was observed in the case of spruce (42.6 m) followed by beech (41.0 m), while it was lowest in the case of sycamore (33.0 m) and ash (33.7 m).

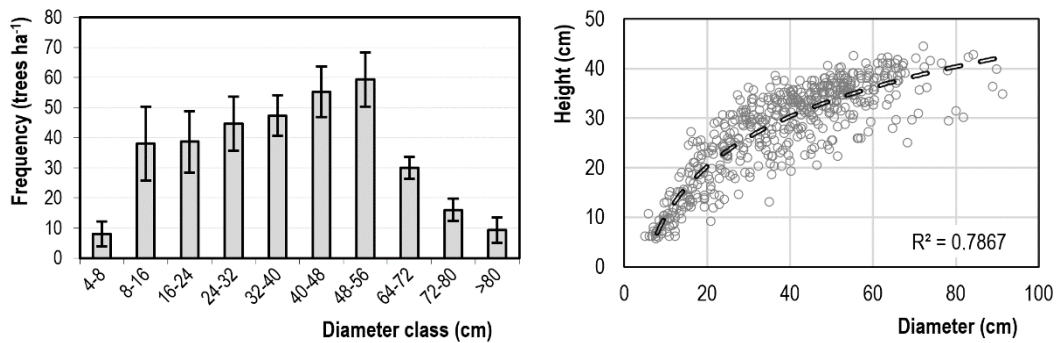


Figure 2. Frequency of diameter classes of tree layer and relationship between diameter at breast height and tree height summary for all permanent research plots 1–7 in the western Krkonoše Mountains in 2020; error bars indicate standard error and R² coefficient of determination.

3.2. Tree Layer Biodiversity

In terms of species diversity, the species richness of the tree layer was low to medium, as was species heterogeneity (Table 4). The species evenness ranged from medium to very high. The horizontal structure of the tree layer was significantly ($\alpha = 0.05$) aggregated on PRP 1 and 7, on other PRPs, the spatial pattern was random with a prevailing tendency to aggregated distribution of trees. According to the standardized *A* index, the vertical structure of the tree layer was moderately diversified on most PRPs, only on PRP 6 was it strongly diversified. However, the diversity of the vertical structure according to *B* index was high on all PRPs except PRP 2, where it was medium. The diameter differentiation was medium on all PRPs, and the height differentiation was low to medium. Crown differentiation was medium on all PRPs. In terms of the total diversity of the tree layer, uneven stand structure was observed on all PRPs, while diversity was higher by 1.3% ($B = 6.555$) in unmanaged compared to managed stands ($B = 6.469$).

Table 4. Indices of tree layer biodiversity on permanent research plots 1–7 in the western Krkonoše Mountains in 2020.

PRP	D (Mi)	H' (Si)	E (Pii)	R (C&Ei)	A (Pri)	S (J&Di)	TM _d (Fi)	TM _h (Fi)	K (J&Di)	B (J&Di)										
1	0.356	↘	0.332	↘	0.696	→	0.806 *	A	0.457	↘	0.780	↗	0.372	↘	0.208	↘↘	1.620	→	6.152	→
2	0.392	↘	0.441	↘	0.631	→	0.920		0.474	↘	0.621	→	0.407	↘	0.231	↘↘	1.194	↘	6.954	→
3	0.172	↘↘	0.120	↘↘	0.399	↘	1.036		0.314	↘	0.848	↗	0.454	↘	0.378	↘	2.998	→	6.073	→
4	0.486	↘	0.426	↘	0.708	↗	0.982		0.682	→	0.864	↗	0.442	↘	0.320	↘	1.684	→	6.848	→
5	0.175	↘↘	0.295	↘	0.980	↗↗	0.964		0.655	→	0.842	↗	0.403	↘	0.229	↘↘	1.756	→	6.845	→
6	0.351	↘	0.424	↘	0.889	↗	1.082		0.732	↗	0.894	↗	0.461	↘	0.358	↘	1.756	→	6.845	→
7	0.360	↘	0.321	↘	0.673	→	0.868 *	A	0.571	→	0.782	↗	0.330	↘	0.157	↘↘	1.576	→	6.268	→

Notes: D—species richness, H'—species heterogeneity, E—species evenness, R—aggregation index, A—Arten-profile index, S—vertical diversity, TM_d—index of diameter differentiation, TM_h—index of height differentiation, K—crown differentiation, B—stand diversity index. * statistically significant aggregated spatial pattern ($\alpha = 0.05$) for horizontal structure (R index), arrows: ↘↘—low, ↘—lo w-medium, →—medium, ↗—high, ↗↗—very high value of diversity.

3.3. Dynamics of Radial Growth

The dendrochronological analyses show that Norway spruce (RW = 2.41 mm) reached the largest average diameter increment (Table 5). Tree species such as mountain elm, European ash, and sycamore maple had similar RW ranging from 1.96 to 2.09 mm. The lowest diameter increment was recorded for European beech (RW = 1.43 mm). Comparing the period 2010–2019 to 1990–2009, radial growth increased in spruce by 46.1% and in beech by 20.6%, while it decreased in ash by 14.9% and sycamore by 12.5% (no changes in the case of elm—0.1%). On the other hand, the annual variability in growth increased in all tree species, from 12.7% (in elm) to 29.5% (in ash) in the last 20 years. The oldest tree recorded in the studied area was a 152-year-old beech. Other tree species showed a maximum age from 120 to 145 years. Spruce reached higher autocorrelation values (Ar1 = 0.76) than European beech (Ar1 = 0.68). However, other admixed and less represented tree species

(elm, ash, and sycamore) showed higher autocorrelations ($Ar1 = 0.80–0.85$). The values of the EPS results were sufficiently significant for spruce (EPS = 0.95), beech (EPS = 0.89), elm (EPS = 0.86), and ash (EPS = 0.87); recording EPS values higher than 0.85. Sycamore maple showed the lowest value of EPS (EPS = 0.65) due to the lower number of used core samples.

Table 5. Overview of basic dendrochronological characteristics of tree species in the western Krkonoše Mountains in 2020.

Species	No. (Cores)	Age Min.–Max. (yr)	Mean RW (mm)	Min.–Max. RW (mm)	SD	Ar1	R-Bar	EPS
Norway spruce	27	85–135	2.41	1.774–3.354	1.27	0.76	0.46	0.95
European beech	30	104–152	1.43	1.065–2.463	0.70	0.68	0.27	0.89
Mountain elm	26	84–145	1.98	1.124–3.264	1.28	0.85	0.24	0.86
European ash	28	84–120	2.09	1.497–3.623	1.11	0.80	0.26	0.87
Sycamore maple	24	80–134	1.96	1.173–2.530	1.17	0.82	0.19	0.65

Notes: No.—number of used core samples, Age—age of trees in diameter at breast height (130 cm), RW—tree ring width, SD—standard deviation, Ar1—first-order autocorrelation, R-bar—inter-series correlation, EPS—expressed population signal.

The standardized annual ring curves showed different courses of growth in tree species from 1960 to 2019 (Figure 3). The largest fluctuations in the radial growth were in spruce and elm, followed by beech compared to low variability in growth as in the case of ash and sycamore. In spruce, the negative decrease of the radial growth in 1972 was caused by a lack of precipitation (62% of precipitation of the long-term average 1961–2019) until 1974. In the period from 1970 to 1985, the growth of spruce was negatively affected by air pollution load. The effect of air pollution in synergism with winter drying in spruce was most prominent in the years 1980–1984. In early spring 1995, due to a thick layer of wet snow, some of the spruce trees were damaged by top breaks, and the following year, 1996, was very cold (75% of the average), which influenced the decrease in the radial growth. Long-term droughts in the vegetation period were recorded in 2006 (47% of the average in June and July). The significantly declining radial growth in 2018–2019 was due to a substantially reduced sum of precipitation (74% of the average) and high average temperature (126% of the average) during both years, and especially in the vegetation period.

In beech, the years with a high decrease in the radial growth were 1979, 1981, 2011, and 2016. On a smaller scale, European beech also reacted to air pollution in the RWI between 1979 and 1986. In the spring of 1979 and 1981, the assimilation apparatus was damaged by late frosts. In 1985, there was a strong outbreak of beech scale (*Cryptococcus fagisuga*). In 1995, beech crowns were severely damaged by rime, and in 1996, late frosts recurred. Very strong damage to the beech assimilation apparatus occurred at the beginning of the vegetation period in 2011, and milder in 2016. The sharply declining radial growth in 2016–2019 was the same in the case of spruce. For elm, in the period 1972–1974, there was a weaker incidence of *Ophiostoma ulmi*, and in 1985–1995, there was a strong incidence of *Ophiostoma ulmi* in synergism with increased air pollution. In 2004–2007 and 2009–2011, *Ophiostoma ulmi* was recorded there again. In 2014, precipitation was significantly below normal (74% of the long-term average). In ash, a decrease in the radial growth in 1996 was caused by a very cold year in combination with damage to the assimilation apparatus by a late frost, as in the case of beech. In sycamore, the reduced radial growth in 1993 and 1996 was caused by infestation with *Rhytisma acerinum*, and in 2011, there was damage to the assimilation apparatus by late frosts.

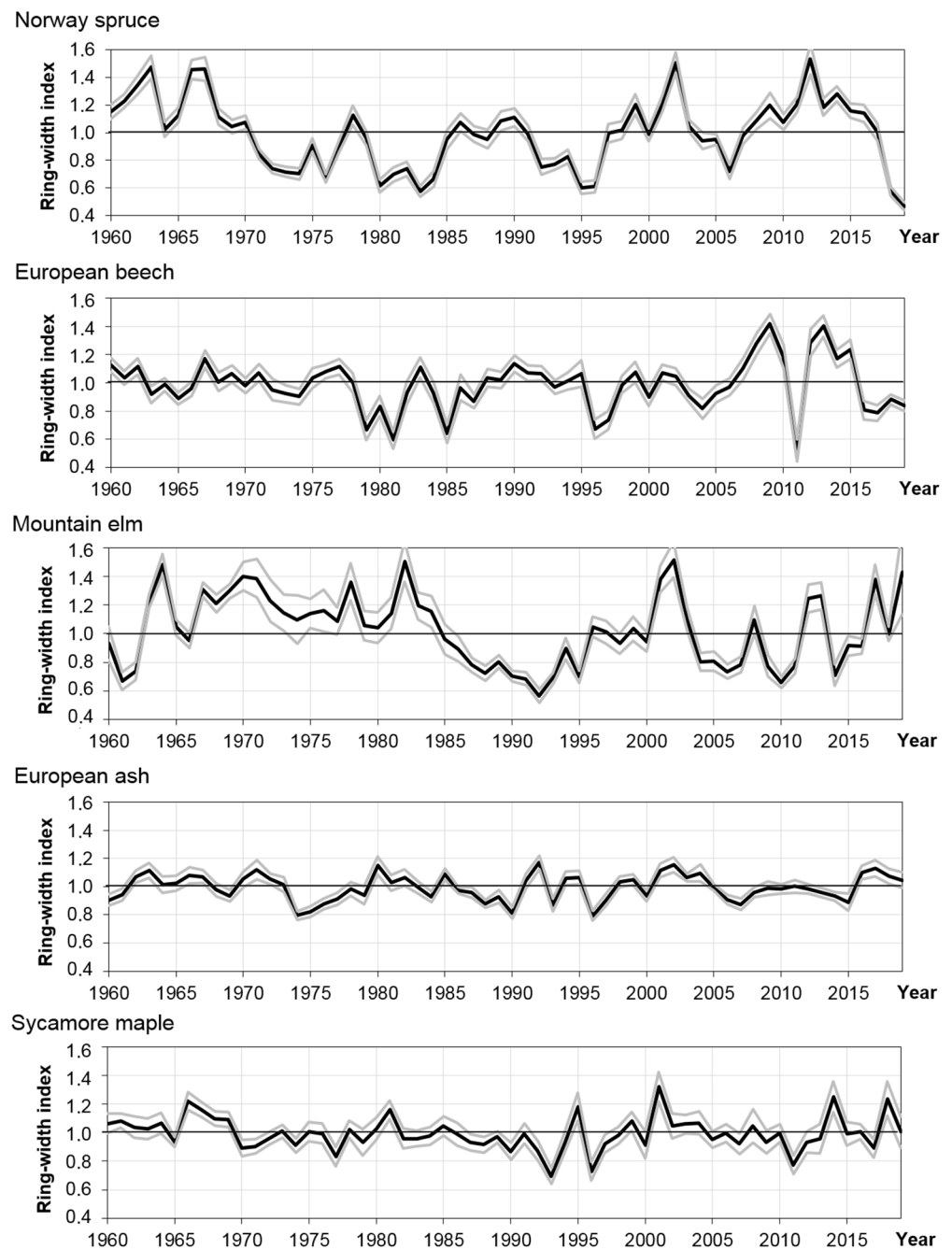


Figure 3. Standardized ring width chronologies of Norway spruce, European beech, mountain elm, European ash, and sycamore maple in the western Krkonoše Mountains in 1960–2019; black line describes ring-width index, and grey line is standard error.

Relative changes in the growth of annual rings and negative pointer years are recorded in Figure 4. The most stable fluctuations in the mean growth deviation are recorded for spruce, where positive and negative growth periods alternate after four to seven years. Spruce recorded two significantly negative years in 2018 and 2019. It is 2018 and 2019 that are abnormally high in terms of temperature averages. The average temperature over the last ten years is 6.5 °C, except in the years 2018 and 2019, it shows 7.3 and 7.2 °C, which is almost 0.9 °C above normal. At the same time, in 2018 and 2019, the total precipitation decreased. The average precipitation for the last 10 years was 1190 mm, but the years 2018 and 2019 show only 916 mm and 1008 mm. In contrast to the growth reactions of spruce, beech showed a more positive average growth deviation, and only one significant

negative year was recorded in 2011, caused by the aforementioned significant spring frosts, which damaged beech sprouts. Pointer years of spruce and beech are easily visible from the decline in growth in Figure 3. Other tree species (elm, ash, sycamore) do not indicate any significant pointer years in growth.

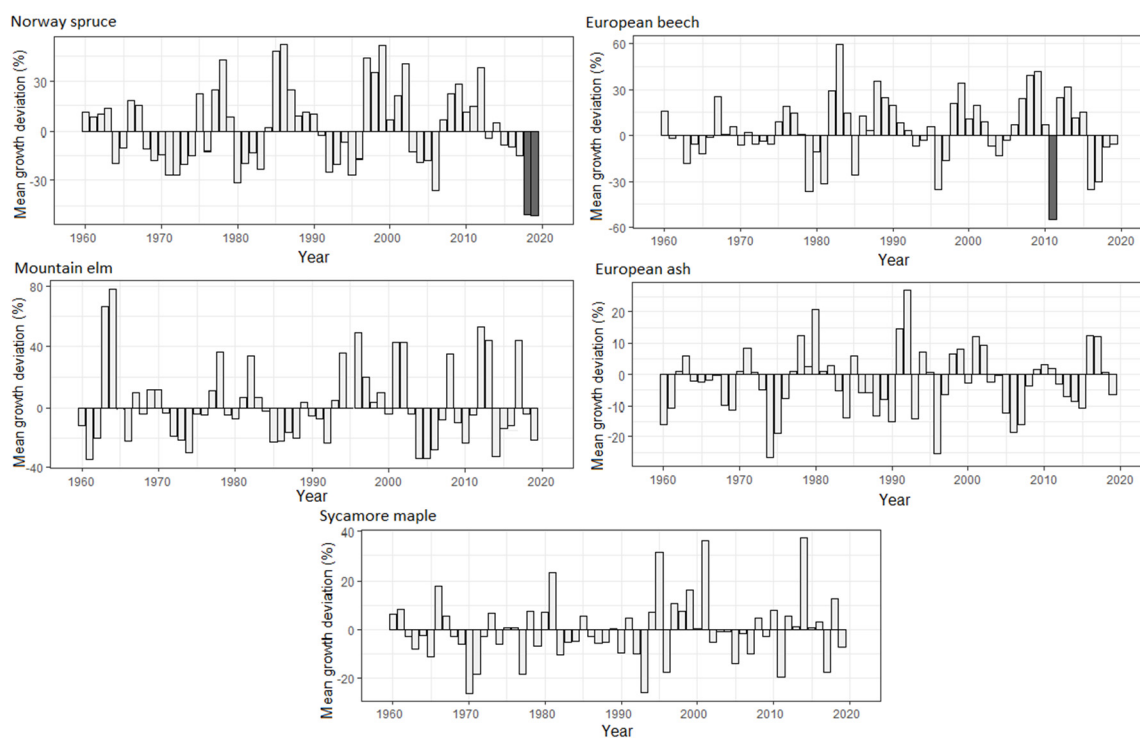


Figure 4. Pointer years (relative growth change) of Norway spruce, European beech, mountain elm, European ash, and sycamore maple in the western Krkonoše Mountains in 1960–2019; dark grey bars—significant pointer years with extremely low radial growth; light grey bars—mean growth deviation.

3.4. Spectral Analysis in Radial Growth

Recurring processes in the radial growth of tree species are clearly characterized by a single spectral analysis (Figure 5), which describes the repeated period and the relative magnitude of individual cycles over the periodogram values. Norway spruce, the most represented tree species, goes through the most prominent cycles reaching 1.2 periodogram values. Mountain elm also had large cycles in radial growth (up to 0.6 periodogram values). European beech indicated smaller cycles that reach up to 0.3 periodogram values. The smallest cyclic processes in growth (periodogram values up to 0.1) were recorded for European ash and sycamore maple. Spruce recorded 12, 20, and 60-year cycles in the radial growth, beech, 7 and 20-year cycles, elm, 15-year cycles, and sycamore maple, 20-year cycles. Ash did not show any significant cyclic processes in spectral analysis.

Spectral analysis recorded the largest cyclical fluctuations in spruce, while it was also found that with a lower proportion of tree species, cyclical fluctuations in the radial increment decreased. Across tree species, 7, 12, 20, and 60-year cycles in the radial increment were recorded in ring widths.

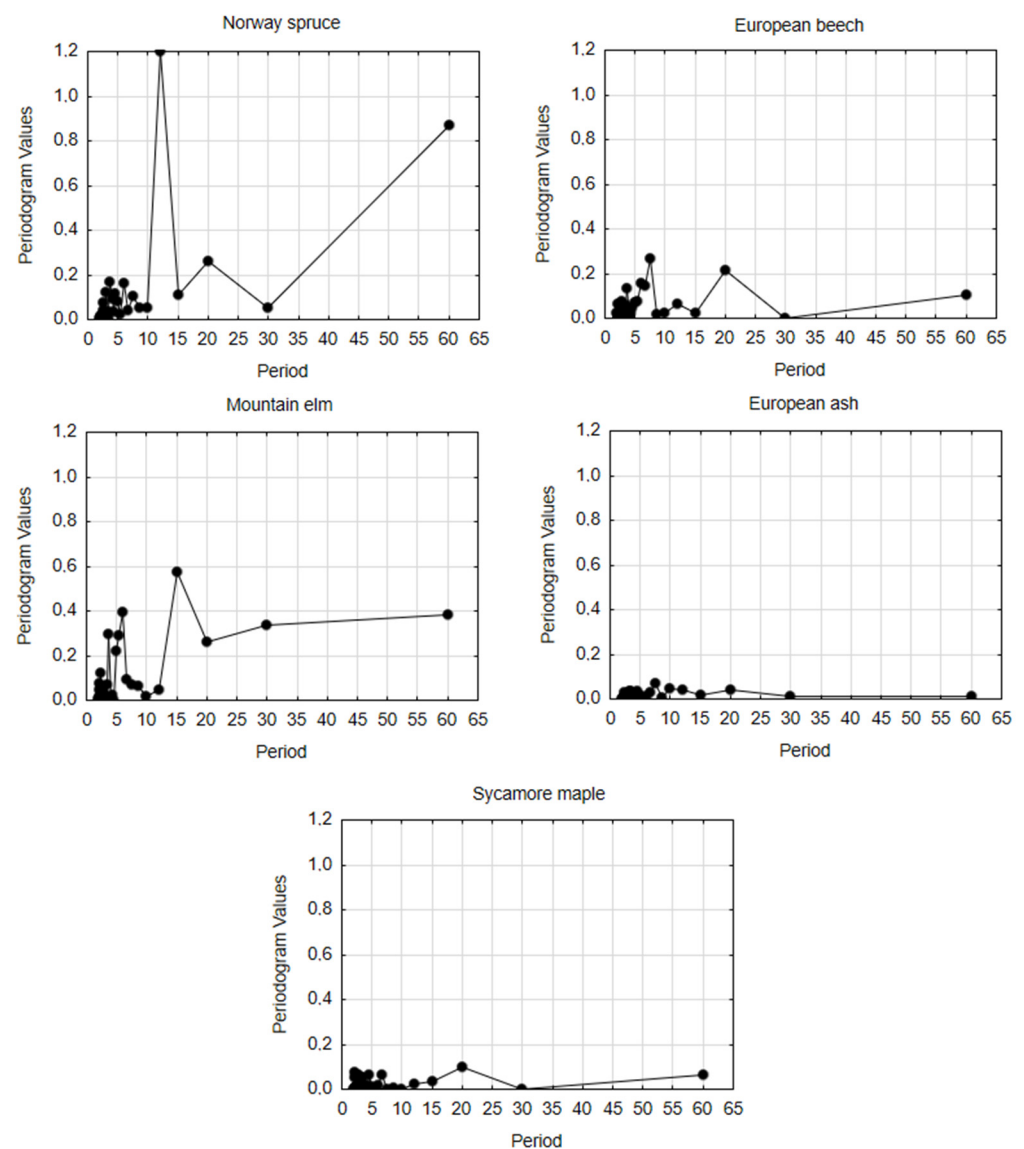


Figure 5. Single spectral analysis of the indexed ring-width chronology of Norway spruce, European beech, mountain elm, European ash, and sycamore maple in the western Krkonoše Mountains in 1960–2019.

3.5. Effect of Climate on Radial Growth

The highest effect of climate factor (monthly temperature and precipitation) was observed in European beech (10 significant months) followed by Norway spruce (8 months), while the most climate-resistant tree species were European ash (3 months) and sycamore maple (4 months; Figure 6). In beech, the temperature had only a positive effect and precipitation only a negative effect on the radial growth. It was not so obvious for other tree species. In spruce, the monthly climate factors in the previous year had a higher effect on the radial growth compared to the current year, while there was no significant ($p < 0.05$) effect of the previous year in the case of ash.

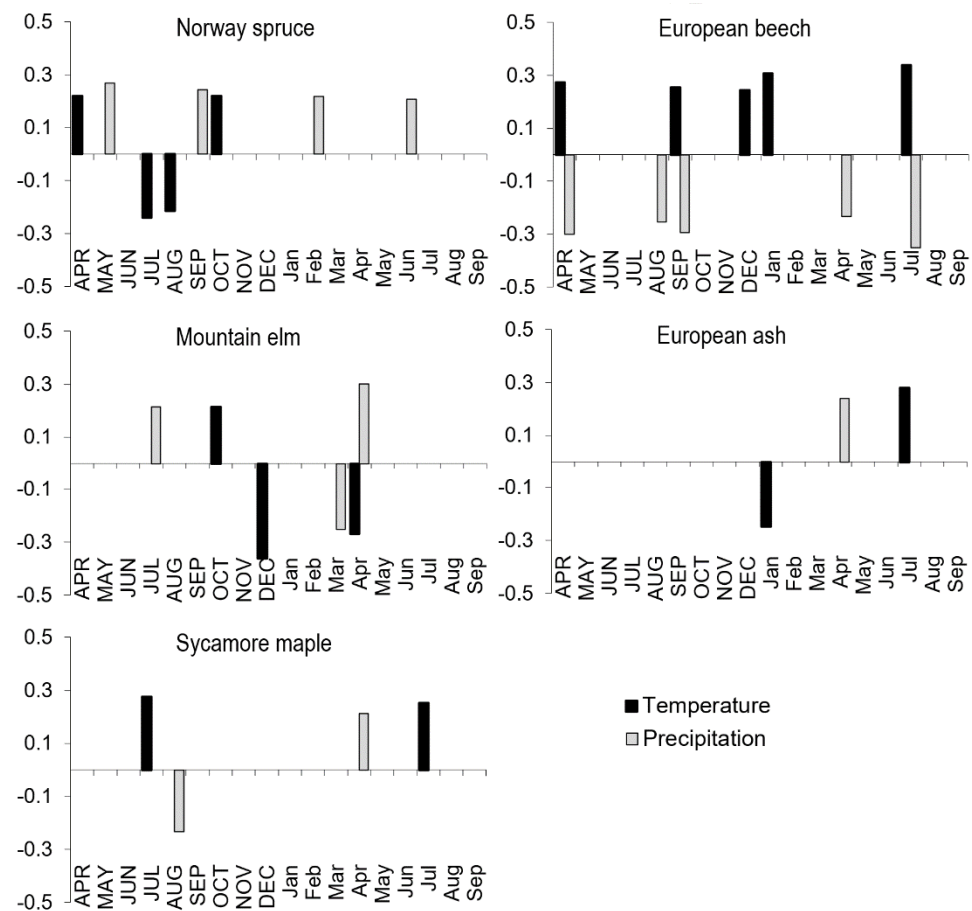


Figure 6. Coefficients of correlation in the regional residual index tree-ring chronology of Norway spruce, European beech, mountain elm, European ash, and sycamore maple with monthly average air temperature and the sum of precipitation from April of the previous year (capital letters) to September of the current year (lower-case letters) in the western Krkonoše Mountains in 1961–2019; only statistically significant ($p < 0.05$) values are shown.

Generally, temperature had a higher effect on the radial growth compared to precipitation in relation to individual months (Figure 6). The most significant months affecting the radial growth were April and July in the current years. July was also the most important month in the previous year. The highest negative correlation ($r = -0.36$) with the temperature was observed in the radial growth of ash in December of the previous year, or in July of the current year ($r = -0.35$) in the case of precipitation.

3.6. Interaction between Climate, Air pollution, and Radial Growth of Tree Species

The results of PCA are presented in an ordination diagram showing relationships among radial growth, climatic factors (temperature and precipitation), air pollution, and tree species (Figure 7). The x -axis illustrates the concentrations of SO_2 and radial growth of spruce, and the y -axis represents the temperature variability (standard deviation of monthly data). The mean SO_2 concentration and mean temperature outside the vegetation period were the highest explanatory variables concerning the radial growth of tree species, while it was the lowest for the sum of precipitation outside the vegetation period and an annual sum of precipitation. In terms of climatic factors, temperature had a higher effect on the radial growth of the studied tree species compared to precipitation. The growth of spruce and elm was the most sensitive tree species to climatic factors, while a low effect was found for maple and ash.

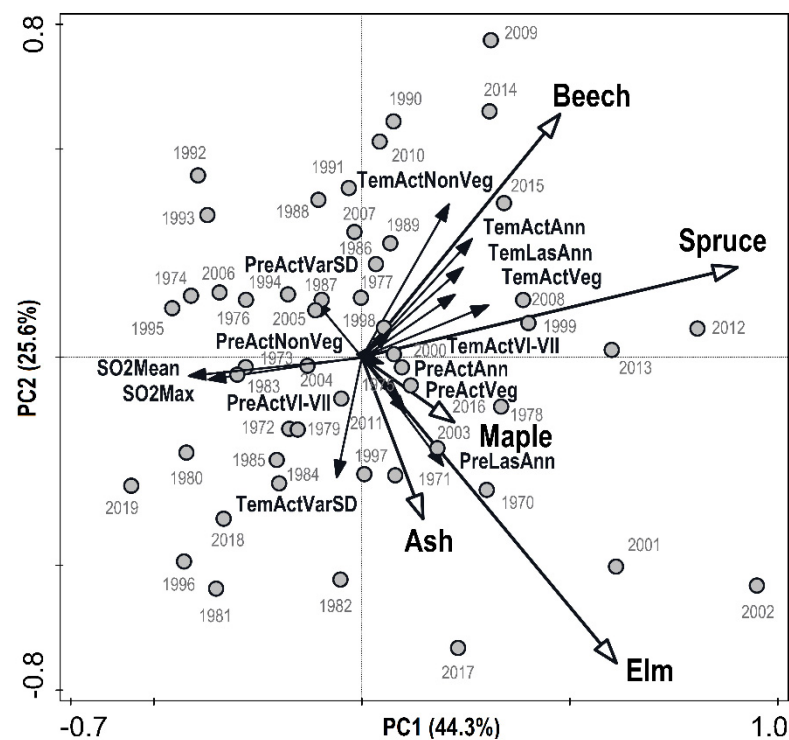


Figure 7. Ordination diagram showing results of the principal component analysis of relationships between radial growth (ring-width index) of five tree species (Norway spruce, European beech, mountain elm, European ash, and sycamore maple), climatic factors (Tem—temperature, Pre—precipitation, Act—of the current year, Las—of the previous year, Ann—annual, Veg—in vegetation period, NonVeg—outside the vegetation period, VI–VII—in June and July, VarSD—monthly variability by standard deviation), and air pollution load (SO₂Mean—mean annual concentration of SO₂, SO₂Max—maximum concentration of SO₂) in the western Krkonoše Mountains; symbols • indicate years of period 1970–2019.

According to individual tree species, the growth of beech is strongly affected by temperatures: significant ($p < 0.01$) positive effect of the mean annual temperature in the previous year and the mean temperature outside vegetation period of the current year (Table 6). Similarly, a significant ($p < 0.05$) positive effect of the mean temperature in June and July was observed in ash, while a significant ($p < 0.05$) negative effect of the mean temperature outside the vegetation period was observed only in elm. In terms of climatic variability, high differences in monthly values in temperature had a significant positive effect on growth of ($p < 0.01$) ash and ($p < 0.05$) elm, and negative in ($p < 0.05$) ash in the case of precipitation variability. No significant effect of cumulative climatic factors was observed in maple and spruce; however, spruce was a sensitive tree species to air pollution load. This tree species was significantly ($p < 0.05$ – 0.01) negatively correlated with mean and max SO₂ concentrations, max NO_x concentrations, and also with both ozone exposure indicators. However, to a lesser extent, beech showed a significant ($p < 0.05$) negative effect of the mean and max AOT40F and max NO_x concentrations. Other tree species were not influenced by air pollution load.

Table 6. Correlation matrix describing interactions between the radial growth of Norway spruce, European beech, mountain elm, European ash, and sycamore maple, as well as precipitation and temperature (1961–2019), and concentrations of SO₂ (1970–2012), NO_x (1994–2019), and AOT40F (1993–2019) in the western Krkonoše Mountains; significant correlations are designated by * ($p < 0.05$) and ** ($p < 0.01$).

RWI	PreAct Ann	PreLas Ann	PreAct Veg	PreAct VI-VII	PreAct NonVeg	PreAct VarSD	TemAct Ann	TemLas Ann	TemAct Veg
Beech	−0.07	−0.12	−0.07	−0.27 *	0.10	−0.05	0.21	0.38 **	0.12
Elm	−0.05	0.19	0.11	0.03	−0.12	−0.21	−0.14	−0.09	−0.03
Ash	−0.08	−0.05	−0.03	−0.10	0.02	−0.30 *	−0.02	−0.02	0.17
Maple	0.03	0.11	0.07	−0.09	−0.02	−0.09	0.05	−0.03	0.08
Spruce	0.04	0.14	0.12	0.14	−0.10	−0.15	0.02	0.05	0.01
RWI	TemAct VI-VII	TemAct NonVeg	TemAct VarSD	SO ₂ Mean	SO ₂ Max	NO _x Mean	NO _x Max	AOT40F Mean	AOT40F Max
Beech	0.17	0.33 **	−0.13	−0.19	−0.18	−0.26	−0.43 *	−0.39 *	−0.39 *
Elm	0.07	−0.26 *	0.28 *	−0.11	−0.10	−0.07	−0.03	−0.16	−0.22
Ash	0.26 *	−0.09	0.38 **	−0.18	0.04	−0.02	−0.05	0.21	−0.03
Maple	0.09	0.11	0.16	−0.10	−0.11	−0.01	−0.05	−0.20	−0.35
Spruce	−0.08	0.03	−0.03	−0.43 **	−0.37 **	−0.31	−0.43 *	−0.59 **	−0.59 **

Notes: Pre—precipitation, Tem—temperature, Act—of the current year, Las—of the previous year, Ann—annual, Veg—in vegetation period, NonVeg—outside the vegetation period, VI–VII—in June and July, VarSD—monthly variability by standard deviation, SO₂ (NO_x, AOT40F) Mean—mean annual concentration of SO₂ (NO_x, AOT40F), SO₂ (NO_x, AOT40F) Max—maximum concentration of SO₂ (NO_x, AOT40F).

4. Discussion

4.1. Stand Structure and Biodiversity

In the studied mixed forests, aged 105–151, the stand volume ranged from 597 to 814 m³ ha^{−1}, whereas the mean stand volume was 730 m³ ha^{−1} in unmanaged stands and 599 m³ ha^{−1} in managed stands (−17.9%). A lower stand volume was observed in mixed scree forests in the eastern (591–699 m³ ha^{−1}; aged 104–158 years) and middle parts (145–195 m³ ha^{−1}; aged 83–107 years) of the Czech Republic [33,90]. Concerning the connection of the stand volume and climate change, many researchers supported an assumption that mixed forest stands provide higher timber production and more resistance to increasing drought periods [61,91], whereas lack of precipitation was also a problem in recent years in our study area. Conversely, comparing the total diversity of unmanaged ($B = 6.555$) and managed ($B = 6.469$) forests, we have found no difference ($\pm 1.3\%$). Hájek et al. [34] documented a significantly higher total diversity in a comparable site in the Broumovsko Protected Area ($B = 7.088$ – 11.277).

In terms of species diversity, the species richness and heterogeneity of the tree layer was low to medium; however, the species evenness ranged from medium to very high in study forest stands. The number of tree species ranged from three to five species per PRPs. Hájek et al. [34] found a significantly higher species diversity in mixed scree forests and counted from 5 to 13 tree species in lower altitudes. In terms of horizontal structure, the distribution of the tree layer was significantly aggregated on two PRPs, whereas on other PRPs, the spatial pattern was random with a prevailing tendency to aggregation. In natural forests, trees are arranged randomly or in aggregates [92,93], while in managed forests, trees are more regularly distributed [94,95]. Clustering of trees in natural forests can be caused by an uneven distribution of resources (especially soil depth, skeletality, light availability), interspecific competition, seed dispersal, or management and disturbance histories [96,97]. Even after many years since the end of stand management, the structure of forest stands may retain some consequential characteristics from previous management methods [98,99], as changes in stands caused by management lead to changes in interactions among trees and within the forest structure [100,101]. Studies of stand structure in scree and ravine forests have documented both random and aggregated tree arrangements [33,56]. Clustered tree arrangements have been observed, especially in extreme, strongly skeletal, and shallow soils [57], as in our case. A key factor in these forest stands is slope erosion caused by

unstable debris beds [41]. For these reasons, most scree forests in the Krkonoše National Park have been left to spontaneous development or managed by fine near-nature practices.

In our case, in the managed stands, the number of trees was higher by 25.7% (372 trees ha⁻¹) compared to stands both left to spontaneous development (296 trees ha⁻¹) and managed stands. For example, Heiri et al. [98] showed that the number of large trees increased within a few decades since the end of management, but the total number of trees had decreased. Burrascano et al. [102] found that the higher density of large live trees and lower total tree density is conclusive in natural forests compared to mature managed forests as in our case. The density of trees in scree forests is generally lower than in the surrounding stands of a given altitudinal vegetation zone [54,103]. The lack of large trees in managed forests is often compensated by the higher overall density of trees in the stand [104,105], but this is not always the case [106,107].

4.2. Effect of Non-Climatic Factors to Radial Growth

On a European scale, the increased growth of forest ecosystems has been evident since the 1970s, often attributed to rising temperatures combined with increased nitrogen deposition and increasing CO₂ in the atmosphere [22,108]. On the other hand, other researchers have shown a decrease in growth [109,110]. From our results, the increase in growth was evident in Norway spruce (46.1%) and European beech (20.6%) in the last 20 years, but was not demonstrated in mountain elm (0.1%), sycamore maple (−12.5%), and European ash (−14.9%), which grow prevailingly in the most extreme conditions of shallow grounded rubble (with the largest skeletalty and the shallowest soil profile). In the Czech Republic, however, during this period, the increment of stands was also significantly limited by several negative factors [39,58] including long-term droughts [111,112]. From our results, the influence of negative factors on the radial growth of the studied tree species was clearly visible.

In the Czech Republic, beech is negatively influenced by beech scale, which was reported, e.g., from eastern Krkonoše Mts. by Šimůnek et al. [113] or from Orlické hory Mts. [97]. Spruce is mostly infected by numerous insect pests (especially spruce bark beetle, larch bud moth), hoofed game, and fungal pathogens [114,115]. It was similar in our study, especially in the case of significant negative effects of SO₂, NO_x, and AOT40F concentrations on the growth of spruce, which was the most sensitive tree species of all of the studied samples. In sycamore, we proved the occurrence of only *Rhytisma acerinum*. The same was true in the scree forests in the Broumov region [33]. In our study, sycamore showed the highest stability in radial growth and resistance to adverse factors. In ash, the situation is similar in the eastern Krkonoše Mts., where fungal pathogens were confirmed [116] as in our study area. Moreover, *Ophiostoma ulmi* was documented in elm where the most significant damage occurred in the years 1985 to 1997, which is also evidenced by the significantly reduced radial growth. A similar development was reported from various parts of Europe [117,118].

Mina et al. [119] then showed that the growth of individual tree species in mixtures is greater than in monocultures. In general, it can be said that mixed stands are also considered to be more stable because the risk of their disturbance is distributed over a wider range of species-specific properties [120,121]. Similar results regarding the positive effect of mixing on growth were reported by Toigo et al. [26]. On the other hand, Nothdurft and Engel [122] focused on individual trees in their research and do not share these conclusions. Vannoppen et al. [108] then state that mixed beech and oak stands have a positive effect on beech growth and, conversely, there is a negative effect on oak growth, which justifies the differences in the ecological demands of the tree species. Forrester et al. [123] claim better growth in mixed stands compared to monocultures by more efficient use of underground resources rather than above-ground ones. In mixed stands, better decomposition of the litter as well as the cycle of mineral nutrients may also be a positive factor [124,125]. The positive effects of mixing are enhanced by the ability of individual tree species to create different root systems [126], as in our case—the root structures vary from superficial

through substitute tap to tap roots. The variability of the radial growth of the studied tree species corresponds in general to the type of root system and the character of soil conditions on shallow grounded rubble. This thesis is supported by the results from monospecific stands, where the variability of increment fluctuates considerably depending on different habitat and stand ratios [58]. The positive effect of mixing on the growth depends heavily on climatic and habitat conditions [127].

4.3. Effect of Climate to Radial Growth

Climatic factors showed considerable variability during the studied period. In the beginning, the increment was influenced more by cold or frost damage and vice versa at the end of the observed period by higher temperatures and lack of precipitation, which is basically in line with climate dynamics. From the southern regions of Europe, Begović et al. [46] offer a parallel in the positive relationship to summer precipitation and the negative effect of summer temperature. Similar results were obtained by other works [128,129] that deal with climate change. Zimmermann et al. [130], based on their analysis of the sensitivity of growth to climate, showed that both high summer temperatures and low summer precipitation are among the main factors limiting growth. Our results show a large variability affected by winter temperatures, although other studies have shown a positive relationship between winter temperature and the increment [131,132]. Carrer et al. [133] showed a decreasing effect of maximum winter temperatures on the radial growth from alpine to subtropical conditions in Italy.

The effects of climate change depend on the tree species [134]. Pretzsch et al. [135] showed that spruce responds to drought by a more pronounced decrease in increment, and significantly negative effects of high temperatures on spruce increment have also been demonstrated [136]. In addition, beech can tolerate sporadic dry summers relatively well, but once they repeat immediately, one after the other, its growth decreases significantly as well [130]. From our results, this is especially evident in recent years (2017–2019), which is in line with the results of Ols et al. [137]. In 1961–2010, the precipitation balance in the individual decades was relatively balanced in our case. Contrary to this, in the years 2010–2019, the average annual total precipitation decreased by 12%, but increased during the vegetation period. At the same time, each decennium warmed by an average of 0.3–0.4 °C (for 1961–2019, it was a total of 1.8 °C).

In our study, the monthly climate factors in the previous year had a higher effect on the radial growth in spruce and the current year in ash. Based upon long-term research, Vitali et al. [138] confirmed a positive correlation of increment with summer precipitation at lower altitudes. Conversely, their study does not present significant negative correlations with summer temperatures at higher altitudes. At higher altitudes, on the other hand, higher temperatures can have a positive effect on growth due to the earlier onset of cambial activity and xylem cell differentiation [139,140]. It is generally accepted that the onset of tree growth after winter rest is markedly sensitive to temperature [141,142]. Moreover, severe frosts can cause a significant reduction in growth [131].

Individual species are affected differently by lack of precipitation, high temperatures, or a combination of both, keeping in mind that they also have different growth reactions [143]. In addition, growth reactions may be specific in site and species [144]. Based on this, it is possible to explain the relatively significant differentiation of our results both by the microhabitat conditions, the species composition, and the different types of root systems. We observed the highest effect of climate factors in beech and spruce, while relatively climate-resistant tree species were ash and sycamore. Tree species may also have different growth responses in terms of their water management strategy, where isohydric species such as spruce close their stomata immediately during drought to maintain a consistent minimum water leaf potential—to prevent high water losses and disruption of water balance in the plant [91]. However, this reaction can lead to reduced photosynthetic activity and an overall reduction in growth [145,146]. On the other hand, anisohydric species such as beech close their stomata slowly and thereby may be exposed to hydrologi-

cal deficiency [147], although photosynthetic activity may continue [148]. In addition, at higher temperatures, there are greater respiratory carbon losses, which lead to reduced carbohydrate availability and may be the cause of reduced growth [149]. In general, trees can handle high temperatures for some time if they have enough water resources to reduce stress conditions [150].

Drought adaptation strategies of trees also differ by tree species [151]. It can lead to better maintenance of osmoregulatory and hydrological functions [152]. Also, mixing deciduous and non-deciduous tree species can lead to better growth, thanks to the diversification of environmental resources, which, eventually, can lead to reduced stress [153]. In our case, for example, spruce can benefit from a greater transmission of light and water through the crowns of other tree species in the spring and winter months, when deciduous trees do not have leaves. Rötzer et al. [154] describe this profitable alliance between spruce and beech. Last but not least, the different type of root system also contributes to increased resource efficiency in stands [155]. Higher spring temperatures are also advantageous for fir and beech due to the reduction in the occurrence of late frosts to which they are sensitive [22,131] and the acceleration of cambial activity [156,157]. Mild winter conditions can also contribute to improved growth [158]. Conversely, the correlation of growth and precipitation at the middle and higher altitudes is usually not as significant as the correlation of growth and temperature, especially in the vegetation period [133,159]. Generally, the most significant months (relating to climatic factors) affecting the cambium formation and growth of annual rings are June and July [160,161]. Similarly, we concluded that the months of April and July were the most significant in our study.

In the radial growth, 12-year cycles were observed in Norway spruce. These 12-year periods in radial growth may be caused by solar activity that repeats at 8 to 12-year intervals [162]. These cyclical processes have been recorded in the eastern Krkonoše Mountains on European beech stands [7], and have also been confirmed for beech increment in southern Italy [163]. Even Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Russia has recorded these 11-year cycles in the annual growth [164,165].

Moreover, four to seven-year cycles were recorded for spruce, beech, and mountain elm. We classify these cycles as the “Schwabe cycle”, which is the second harmonic cycle of the sun [166]. These four to seven-year periods are associated with shorter-term temperature and precipitation cycles [163], where, for example, eight-year cycles have been recorded in Germany as most synchronous with vegetation phenology of beech [167].

Longer 20-year cycles were classified as the 22-year Hale cycle, which repeats through meteorological indicators such as temperature and ozone concentration [168] or precipitation [169]. This 22-year cycle has also been found in annual rings in eastern Russia [170] or Slovakia [171]. Longer 60-year cycles in the spectral analysis of spruce and beech are among the influences of the Gleissberg cycle, which is repeated from 70 to 100 years [168], and this cycle is associated with global temperature changes [172].

5. Conclusions

The study of radial growth in mixed stands with dominant European beech, Norway spruce, and admixed sycamore maple, European ash, and mountain elm on very stony shallow soils in the Krkonoše Mts. shows that individual tree species respond appropriately to ongoing climate change (increase of temperature and fluctuation in precipitation). While beech and spruce predominantly growing in more favorable habitat conditions (deeper soil profile and less skeletal soils) have increased in the last two decades, the radial growth of sycamore and ash growing in the most extreme soil conditions (very shallow and strongly skeletal soils) decreased. This indicates that a more severe impact of climate change on forest stands in extreme habitats can be expected. Moreover, the occurrence of negative pointer years with extremely low radial growth and growth variability has increased in the last 20 years. On the other hand, the most vulnerable tree species to growth cyclicality, climate factors, and air pollution load were spruce and beech compared to the resiliency in ash and especially in sycamore. These durable tree species should be supported by silviculture

practice on these endangered, specific habitats. Their significant stabilizing potential in the most extreme soil conditions of shallow grounded rubble during global climate change is very important. In these habitats and stand conditions, it is essential to fulfill the ecological functions of the forest, especially the soil, climate, and water protection functions, which are becoming more important due to climate change. These mixed scree forests should be systematically maintained by adaptive forest management. These measures should include the supporting of vital deep-rooted deciduous trees (beech, maple, and ash) during sanitary silviculture interventions and the introduction of other native tree species (silver fir, rowan, limes) to increase stand diversity, resilience and sustainability.

Author Contributions: Conceptualization, V.H. and S.V.; Methodology, V.H., S.V. and Z.V.; Software, V.H., V.Š. and A.P.; Validation, V.H., Z.V. and J.C.; Formal analysis, V.H., V.Š. and A.P.; Investigation, V.H., Z.V., I.K. and D.B.; Resources, V.Š.; Data curation, V.H., Z.V. and V.Š.; Writing—original draft preparation, V.H., S.V., Z.V., J.C., M.Š., I.K. and D.B.; Visualization, Z.V. and V.Š.; Supervision, S.V. and Z.V.; Project administration, V.H. and S.V.; Funding acquisition, V.H. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was funded by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences (No. IGA A_20_03).

Data Availability Statement: Monthly climate data and air pollution data for Krkonoše Mountains are available from the Czech Hydrometeorological Institute, Prague (www.chmi.cz). The tree ring data and stand data presented in this study are available on request from the corresponding author.

Acknowledgments: We are grateful to the Czech Hydrometeorological Institute for provided climate data. We would also like to thank Richard Lee Manore, a native speaker, and Jitka Šišáková, an expert in the field, for checking the English. Finally, we thank two anonymous reviewers and editor for their constructive comments and suggestions that helped improve the article.

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

References

- Allen, C.D.; Macalady, A.K.; Chenchouni, H.; Bachelet, D.; McDowell, N.; Vennetier, M.; Kitzberger, T.; Rigling, A.; Breshears, D.D.; Hogg, E.H.; 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](#)]
- Bošela, M.; Štefančík, I.; Petráš, R.; Vacek, S. The effects of climate warming on the growth of European beechforests depend critically on thinning strategy and site productivity. *Agric. For. Meteorol.* **2016**, *222*, 21–31. [[CrossRef](#)]
- Brázdil, R.; Trnka, M.; Dobrovolný, P.; CHromá, K.; Hlavinka, P.; Žalud, Z. Variability of droughts in the Czech Republic, 1881–2006. *Theor. Appl. Climatol.* **2009**, *97*, 297–315. [[CrossRef](#)]
- Kolström, M.; Lindner, M.; Vilén, T.; Maroschek, M.; Seidl, R.; Lexer, M.J.; Netherer, S.; Kremer, A.; Delzon, S.; Barbati, A.; et al. Reviewing the science and implementation of climate change adaptation measures in European forestry. *Forests* **2011**, *2*, 961–982. [[CrossRef](#)]
- Seidl, R.; Rammer, W.; Lexer, M.J. Climate change vulnerability of sustainable forest management in the Eastern Alps. *Clim. Chang.* **2011**, *106*, 225–254. [[CrossRef](#)]
- Martín-Martín, C.; Bunce, R.G.H.; Saura, S.; Elena-Rosselló, R. Changes and interactions between forest landscape connectivity and burnt area in Spain. *Ecol. Indic.* **2013**, *33*, 129–138. [[CrossRef](#)]
- Šimůnek, V.; Sharma, R.P.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Hůnová, I. Sunspot area as unexplored trend inside radial growth of European beech in Krkonoše Mountains: A forest science from different perspective. *Eur. J. For. Res.* **2020**, *139*, 999–1013. [[CrossRef](#)]
- 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](#)]
- Hansen, M.C.; Potapov, P.V.; Moore, R.; Hancher, M.; Turubanova, S.A.; Tyukavina, A.; Thau, D.; Stehman, S.V.; Goetz, S.J.; Loveland, T.R.; et al. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* **2013**, *342*, 850–853. [[CrossRef](#)]
- Communication from the Commission to the European Parliament, the Council, the European Economic and Social Committee and the Committee of the Regions. New EU Forest Strategy for 2030*; European Commission: Brussels, Belgium, 2021; 27p. Available online: https://ec.europa.eu/info/sites/default/files/communication-new-eu-forest-strategy-2030_with-annex_en.pdf (accessed on 19 August 2021).
- European Union Forest Action Plan*; EUR-Lex—Europa: Brussels, Belgium, 2006. Available online: <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=LEGISSUM:l24277> (accessed on 19 August 2021).
- Brus, D.J.; Hengeveld, G.M.; Walvoort, D.J.J.; Goedhart, P.W.; Heidema, A.H.; Nabuurs, G.J.; Gunia, K. Statistical mapping of tree species over Europe. *Eur. J. For. Res.* **2012**, *131*, 145–157. [[CrossRef](#)]

13. Sabatini, F.M.; Burrascano, S.; Keeton, W.S.; Levers, C.; Lindner, M.; Pötzschner, F.; Verkerk, P.J.; Bauhus, J.; Buchwald, E.; Chaskovsky, O.; et al. Where are Europe's last primary forests? *Divers. Distrib.* **2018**, *24*, 1–14. [[CrossRef](#)]
14. Ott, E.; Frehner, M.; Frey, H.U.; Lüscher, P. *Gebirgsnadelwälder: Ein Praxisorientierter Leitfaden für Eine Standortgerechte Waldbehandlung*; Verlag Paul Haupt: Bern, Switzerland; Stuttgart, Germany; Wien, Austria, 1997.
15. Zang, C.; Hartl-Meier, C.; Dittmar, C.; Rothe, A.; Menzel, A. Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: Climatic drivers and levels of variability. *Glob. Chang. Biol.* **2014**, *20*, 3767–3779. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
16. Klopčič, M.; Mina, M.; Bugmann, H.; Bončina, A. The prospects of silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) in mixed mountain forests under various management strategies, climate change and high browsing pressure. *Eur. J. For. Res.* **2017**, *136*, 1071–1090. [[CrossRef](#)]
17. Diaci, J.; Rozman, J.; Rozman, A. Regeneration gap and microsite niche partitioning in a high alpine forest: Are Norway spruce seedlings more drought-tolerant than beech seedlings? *For. Ecol. Manag.* **2020**, *455*, 117688. [[CrossRef](#)]
18. Slanař, J.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Bulušek, D.; Cukor, J.; Štefančík, I.; Bílek, L.; Krl, J. Long-term transformation of submontane spruce-beech forests in the Jizerské hory Mts.: Dynamics of natural regeneration. *Cent. Eur. For. J.* **2017**, *63*, 212–224. [[CrossRef](#)]
19. Štefančík, I.; Štefančík, L. Effect of long-term tending on qualitative and quantitative production in mixed stands of spruce, fir and beech on Motyčky research plot. *J. For. Sci.* **2003**, *49*, 108–124. [[CrossRef](#)]
20. Knoke, T.; Ammer, C.; Stimm, B.; Mosandl, R. Admixing broadleaved to coniferous tree species: A review on yield, ecological stability and economics. *Eur. J. For. Res.* **2008**, *127*, 89–101. [[CrossRef](#)]
21. Ruosch, M.; Spahni, R.; Joos, F.; Henne, P.D.; van der Knaap, W.O.; Tinner, W. Past and future evolution of *Abies alba* forests in Europe—Comparison of a dynamic vegetation model with palaeo data and observations. *Glob. Chang. Biol.* **2016**, *22*, 727–740. [[CrossRef](#)]
22. Mikulenkova, P.; Prokúpková, 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*, 23–36. [[CrossRef](#)]
23. Chamagne, J.; Tanadini, M.; Frank, D.; Matula, R.; Paine, C.E.T.; Philipson, C.D.; Svátek, M.; Turnbull, L.A.; Volařík, D.; Hector, A. Forest diversity promotes individual tree growth in central European forest stands. *J. Appl. Ecol.* **2017**, *54*, 71–79. [[CrossRef](#)]
24. Jactel, H.; Gritti, E.S.; Drössler, L.; Forrester, D.I.; Mason, W.L.; Morin, X.; Pretzsch, H.; Castagneyrol, B. Positive biodiversity–Productivity relationships in forests: Climate matters. *Biol. Lett.* **2018**, *14*, 20170747. [[CrossRef](#)]
25. Bošela, M.; Tobin, B.; Šebeň, V.; Petráš, R.; Larocque, G.R.; Šeben, V.; Petráš, R.; Larocque, G.R. Different mixtures of Norway spruce, silver fir, and European beech modify competitive interactions in central European mature mixed forests. *Can. J. For. Res.* **2015**, *45*, 1577–1586. [[CrossRef](#)]
26. Toïgo, M.; Vallet, P.; Perot, T.; Bontemps, J.D.; Piedallu, C.; Courbaud, B. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J. Ecol.* **2015**, *103*, 502–512. [[CrossRef](#)]
27. Metz, J.; Annighöfer, P.; Schall, P.; Zimmermann, J.; Kahl, T.; Schulze, E.D.; Ammer, C. Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Glob. Chang. Biol.* **2016**, *22*, 903–920. [[CrossRef](#)]
28. Vitali, V.; Büntgen, U.; Bauhus, J. Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Glob. Chang. Biol.* **2017**, *23*, 5108–5119. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
29. Lindner, M.; Maroschek, M.; Netherer, S.; Kremer, A.; Barbati, A.; Garcia-Gonzalo, J.; Seidl, R.; Delzon, S.; Corona, P.; Kolström, M.; et al. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.* **2010**, *259*, 698–709. [[CrossRef](#)]
30. Fyllas, N.M.; Christopoulou, A.; Galanidis, A.; Michelaki, C.Z.; Dimitrakopoulos, P.G.; Fulé, P.Z.; Arianoutsou, M. Tree growth-climate relationships in a forest-plot network on Mediterranean mountains. *Sci. Total Environ.* **2017**, *598*, 393–403. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
31. Kolář, T.; Čermák, P.; Trnka, M.; Žid, T.; Rybníček, M. Temporal changes in the climate sensitivity of Norway spruce and European beech along an elevation gradient in Central Europe. *Agric. For. Meteorol.* **2017**, *239*, 24–33. [[CrossRef](#)]
32. Taylor, A.R.; Boulanger, Y.; Price, D.T.; Cyr, D.; McGarrigle, E.; Rammer, W.; Kershaw, J.A. Rapid 21st century climate change projected to shift composition and growth of Canada's Acadian Forest Region. *For. Ecol. Manag.* **2017**, *405*, 284–294. [[CrossRef](#)]
33. Vacek, S.; Prokúpková, 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*, 116–129. [[CrossRef](#)]
34. Hájek, V.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Bílek, L.; Prausová, R.; Linda, R.; Bulušek, D.; Králíček, I. Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems in Central Europe over 55 years. *Cent. Eur. For. J.* **2020**, *66*, 202–2017. [[CrossRef](#)]
35. Schütz, J.P.; Götz, M.; Schmid, W.; Mandallaz, D. Vulnerability of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forest stands to storms and consequences for silviculture. *Eur. J. For. Res.* **2006**, *125*, 291–302. [[CrossRef](#)]
36. Bulušek, D.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Král, J.; Bílek, L.; Králíček, I. Spatial pattern of relict beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *J. For. Sci.* **2016**, *62*, 293–305. [[CrossRef](#)]
37. Solberg, S.; Dobbertin, M.; Reinds, G.J.; Lange, H.; Andreassen, K.; Fernandez, P.G.; Hildingsson, A.; de Vries, W. Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: A stand growth approach. *For. Ecol. Manag.* **2009**, *258*, 1735–1750. [[CrossRef](#)]

38. Vacek, S.; Hůnová, I.; Vacek, Z.; Hejčmanová, P.; Podrázský, V.; Král, J.; Putalová, T.; Moser, W.K. Effects of air pollution and climatic factors on Norway spruce forests in the Orlické hory Mts. (Czech Republic), 1979–2014. *Eur. J. For. Res.* **2015**, *134*, 1127–1142. [[CrossRef](#)]
39. Vacek, Z.; Vacek, S.; Slanař, J.; Bílek, L.; Bulušek, D.; Štefančík, I.; Králíček, I.; Vančura, K. Adaptation of Norway spruce and European beech forests under climate change: From resistance to close-to-nature silviculture. *Cent. Eur. For. J.* **2019**, *65*, 129–144. [[CrossRef](#)]
40. Zapletal, M.; Juran, S.; Krpes, V.; Michna, K.; Cudlin, P.; Edwards, M. Effect of ozone flux on selected structural and antioxidant characteristics of a mountain Norway spruce forest. *Balt. For.* **2018**, *24*, 261–267.
41. Vacek, S.; Podrázský, V.; Mikeska, M.; Moser, W.K. Introskeletal erosion threat in mountain forests of the Czech Republic. *J. For. Sci.* **2003**, *49*, 313–320. [[CrossRef](#)]
42. Machar, I.; Vlckova, V.; Bucek, A.; Vozenilek, V.; Salek, L.; Jerabkova, L. Modelling of climate conditions in forest vegetation zones as a support tool for forest management strategy in European beech dominated forests. *Forests* **2017**, *8*, 82. [[CrossRef](#)]
43. Castagneri, D.; Battipaglia, G.; Von Arx, G.; Pacheco, A.; Carrer, M. Tree-ring anatomy and carbon isotope ratio show both direct and legacy effects of climate on bimodal xylem formation in *Pinus pinea*. *Tree Physiol.* **2018**, *38*, 1098–1109. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
44. Keenan, T.F.; Gray, J.; Friedl, M.A.; Toomey, M.; Bohrer, G.; Hollinger, D.Y.; Munger, J.W.; O’Keefe, J.; Schmid, H.P.; Wing, I.S.; et al. Net carbon uptake has increased through warming-induced changes in temperate forest phenology. *Nat. Clim. Chang.* **2014**, *4*, 598. [[CrossRef](#)]
45. Babushkina, E.; Zhirnova, D.; Belokopytova, L.; Vaganov, E. Warming induced changes in wood matter accumulation in tracheid walls of spruce. *J. Mt. Sci.* **2020**, *17*, 16–30. [[CrossRef](#)]
46. Begović, K.; Rydval, M.; Mikac, S.; Čupić, S.; Svobodova, K.; Mikoláš, M.; Kozák, D.; Kameniar, O.; Frankovič, M.; Pavlin, J.; et al. Climate-growth relationships of Norway Spruce and silver fir in primary forests of the Croatian Dinaric mountains. *Agric. For. Meteorol.* **2020**, 288–289, 108000. [[CrossRef](#)]
47. Yousefpour, R.; Temperli, C.; Jacobsen, J.B.; Thorsen, B.J.; Meilby, H.; Lexer, M.J.; Lindner, M.; Bugmann, H.; Borges, J.G.; Palma, J.H.N.; et al. A framework for modeling adaptive forest management and decision making under climate change. *Ecol. Soc.* **2017**, *22*, 40. [[CrossRef](#)]
48. Vacek, Z.; Prokúpková, 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](#)]
49. Podrázský, V.; Vacek, S.; Vacek, Z.; Raj, A.; Mikeska, M.; Boček, M.; Schwarz, O.; Hošek, J.; Šach, F.; Černohous, V.; et al. *Půdy Lesů a Ekosystémů nad Horní Hranicí Lesa v Národních Parcích Krkonoš; Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o.: Kostelec nad Černými lesy, Czech Republic, 2010.*
50. Neuhäuslová, Z.; Blažková, D.; Grulich, V.; Husová, M.; Chytrý, M.; Jeník, J.; Jirásek, J.; Kolbek, J.; Kropáč, Z.; Ložek, V.; et al. *Mapa Potenciální Přirozené Vegetace České Republiky; Academia: Praha, Czech Republic, 1998.*
51. Chytrý, M.; Kučera, T.; Kočí, M.; Grulich, V.; Lustyk, P. (Eds.) *Katalog Biotopů České Republiky; Agentura Ochrany Přírody a Krajiny ČR: Praha, Czech Republic, 2010.*
52. Vacek, S.; Vacek, Z.; Kalousková, I.; Cukor, J.; Bílek, L.; Moser, W.K.; Bulušek, D.; Podrázský, V.; Řeháček, D. Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) stands on former agricultural land in the sudetes—Evaluation of ecological value and production potential. *Dendrobiology* **2018**, *79*, 61–76. [[CrossRef](#)]
53. Vacek, S.; Moucha, P.; Bílek, L.; Mikeska, M. *Péče o Lesní Ekosystémy v Chráněných Územích ČR; Ministerstvo Životního Prostředí: Praha, Czech Republic, 2012.*
54. Bodziarczyk, J.; Szwagrzyk, J. Species composition and structure of forest stands in Phyllitido-Aceretum community. *Ekol. Pol.* **1995**, *43*, 153–173.
55. Paillet, Y.; Archaux, F.; Breton, V.; Brun, J.J. A quantitative assessment of the ecological value of sycamore maple habitats in the French Alps. *Ann. For. Sci.* **2008**, *65*, 713. [[CrossRef](#)]
56. Baran, J.; Bodziarczyk, J. Forest stands in Phyllitido-Aceretum community occurring on limestone rocks and shelves—comparison of their structure in strictly protected and managed forests. *Pol. J. Ecol.* **2019**, *67*, 105–121. [[CrossRef](#)]
57. Baran, J.; Pielech, R.; Kauzal, P.; Kukla, W.; Bodziarczyk, J. Influence of forest management on stand structure in ravine forests. *For. Ecol. Manag.* **2020**, *463*, 118018. [[CrossRef](#)]
58. Putalová, T.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Štefančík, I.; Bulušek, D.; Král, J. Tree-ring widths as an indicator of air pollution stress and climate conditions in different Norway spruce forest stands in the Krkonoše Mts. *Cent. Eur. For. J.* **2019**, *65*, 21–33. [[CrossRef](#)]
59. Köppen, W. *Grundriss der Klimakunde. Zweite, Verbesserte Auflage der Klimate der Erde; Walter de Gruyter & Co.: Berlin, Germany, 1931.*
60. Král, J.; Vacek, S.; Vacek, Z.; Putalová, T.; Bulušek, D.; Štefančík, I. Structure, development and health status of spruce forests affected by air pollution in the western Krkonoše Mts. in 1979–2014. *Cent. Eur. For. J.* **2015**, *61*, 175–187. [[CrossRef](#)]
61. Vacek, Z.; Prokúpková, A.; Vacek, S.; Bulušek, D.; Šimůnek, V.; Hájek, V.; Králíček, I. Mixed vs. monospecific mountain forests in response to climate change: Structural and growth perspectives of Norway spruce and European beech. *For. Ecol. Manag.* **2021**, *488*, 119019. [[CrossRef](#)]
62. Fabrika, M.; Ďurský, J. *Stromové Růstové Simulátory; EFRA: Zvolen, Slovakia, 2005.*
63. Petráš, R.; Pajtík, J. Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesn. Časopis* **1991**, *37*, 49–56.
64. Reineke, L.H. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J. Agric. Res.* **1933**, *46*, 627–638.

65. Crookston, N.L.; Stage, A.R. *Percentcanopy Cover and Stand Structural Statistics From the Forest Vegetation Simulator*; RMRS GTR-24; USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station: Ogden, UT, USA, 1999.
66. Halaj, J.; Řehák, J. *Rastové Tabulky Hlavných Drevin ČSSR [Yield Tables of the Main Tree Species of Czechoslovakia]*; Příroda: Bratislava, Slovakia, 1987.
67. Sharma, R.P.; Vacek, Z.; Vacek, S. Modeling individual tree height to diameter ratio for Norway spruce and European beech in Czech Republic. *Trees* **2016**, *30*, 1969–1982. [[CrossRef](#)]
68. Sharma, R.P.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Kučera, M. A nonlinear mixed-effects height-to-diameter ratio model for several tree species based on Czech national forest inventory data. *Forests* **2019**, *10*, 70. [[CrossRef](#)]
69. Slodicak, M.; Novak, J. Silvicultural measures to increase the mechanical stability of pure secondary Norway spruce stands before conversion. *For. Ecol. Manag.* **2006**, *224*, 252–257. [[CrossRef](#)]
70. Margalef, R. Information theory in ecology. *Gen. Syst.* **1958**, *3*, 36–71.
71. Shannon, C.E. A Mathematical Theory of Communication. *Bell Syst. Tech. J.* **1948**, *27*, 379–423. [[CrossRef](#)]
72. Pielou, E.C. *Ecological Diversity*; Wiley: New York, NY, USA, 1975.
73. Clark, P.J.; Evans, F.C. Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations. *Ecology* **1954**, *35*, 445–453. [[CrossRef](#)]
74. Pretzsch, H. Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. *Allg. Forstz. Der Wald* **2006**, *61*, 1158–1159.
75. Jaehne, S.; Dohrenbusch, A. Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Eur. J. For. Res.* **1997**, *116*, 333–345. [[CrossRef](#)]
76. Fuldner, K. Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv* **1995**, *66*, 235–606.
77. Bílek, L.; Remeš, J.; Zahradník, D. Managed versus unmanaged. Structure of beech forest stands “*Fagus sylvatica* L.” after 50 years of development, Central Bohemian. *For. Syst.* **2011**, *20*, 122–138. [[CrossRef](#)]
78. Larsson, L.-A. Cybis Elektronik & Data AB, Saltsjöbaden, Sweden, 2010. Available online: <http://www.cybis.se/> (accessed on 19 August 2021).
79. Team R Core. *A Language and Environment for Statistical Computing*; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2018.
80. Bunn, A.; Korpela, M. *Chronology Building in dplR*; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2018; pp. 1–13.
81. Bunn, A.G. Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia* **2010**, *28*, 251–258. [[CrossRef](#)]
82. Bunn, A.G. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* **2008**, *26*, 115–124. [[CrossRef](#)]
83. Cook, E.R.; Shiyatov, S.G.; Mazepa, V.S.; Ecology, A.; Branch, U. *Methods of Dendrochronology Applications*; Tree-Ring Laboratory, Lamont-Ooherty Geological Observatory, Columbia University: New York, NY, USA, 1990.
84. Fritts, H.C. *Tree Rings and Climate*; Academic Press: Tucson, AZ, USA, 1976.
85. Speer, J.H. Fundamentals of Tree-Ring Research. In *Geoarchaeology*; University of Arizona Press: Tuscon, AZ, USA, 2010.
86. Schweingruber, F.H.; Eckstein, D.; Serre-Bachet, F.; Braker, O.U. Identification, Presentation and Interpretation of Event Years and Pointer Years in Dendrochronology. *Dendrochronologia* **1990**, *8*, 9–38.
87. Neuwirth, B.; Schweingruber, F.H.; Winiger, M. Spatial patterns of central European pointer years from 1901 to 1971. *Dendrochronologia* **2007**, *24*, 79–89. [[CrossRef](#)]
88. Biondi, F.; Waikul, K. Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. *Comput. Geosci.* **2004**, *30*, 303–311. [[CrossRef](#)]
89. Šmilauer, P.; Lepš, J. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using Canoco 5*; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2014.
90. Vacek, Z.; Vacek, S.; Bílek, L.; Král, J.; Ulbrichová, I.; Simon, J.; Bulušek, D. Impact of applied silvicultural systems on spatial pattern of hornbeam-oak forests. *Cent. Eur. For. J.* **2018**, *64*, 33–45. [[CrossRef](#)]
91. del Río, M.; Schütze, G.; Pretzsch, H. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biol.* **2014**, *16*, 166–176. [[CrossRef](#)]
92. Vacek, S.; Vacek, Z.; Podrázský, V.; Bílek, L.; Bulušek, D.; Štefančík, I.; Remeš, J.; Štícha, V.; Ambrož, R. Structural diversity of autochthonous beech forests in Broumovské stěny National Nature Reserve, Czech Republic. *Austrian J. For. Sci.* **2014**, *131*, 191–214.
93. Ghalandarayeshi, S.; Nord-Larsen, T.; Johannsen, V.K.; Larsen, J.B. Spatial patterns of tree species in Suserup Skov—A semi-natural forest in Denmark. *For. Ecol. Manag.* **2017**, *406*, 391–401. [[CrossRef](#)]
94. Bílek, L.; Remeš, J.; Podrázský, V.; Rozenbergar, D.; Diaci, J.; Zahradník, D. Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia—The role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology* **2014**, *71*, 59–71. [[CrossRef](#)]
95. Vacek, S.; Vacek, Z.; Bílek, L.; Simon, J.; Remeš, J.; Hůnová, I.; Král, J.; Putalová, T.; Mikeska, M. Structure, regeneration and growth of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands with respect to changing climate and environmental pollution. *Silva Fenn.* **2016**, *50*, 1564. [[CrossRef](#)]
96. Kang, H.; Zheng, Y.; Liu, S.; Chai, Z.; Chang, M.; Hu, Y.; Li, G.; Wang, D. Population structure and spatial pattern of predominant tree species in a pine-oak mosaic mixed forest in the qinling mountains, China. *J. Plant Interact.* **2017**, *12*, 78–86. [[CrossRef](#)]
97. Králíček, I.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Remeš, J.; Bulušek, D.; Král, J.; Štefančík, I.; Putalová, T. Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: Impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. *Dendrobiology* **2017**, *77*, 121–139. [[CrossRef](#)]
98. Heiri, C.; Wolf, A.; Rohrer, L.; Bugmann, H. Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: Structure, composition, and the influence of former management. *Ecol. Appl.* **2009**, *19*, 1920–1934. [[CrossRef](#)]

99. Horvat, V.; De Vicuña, J.G.; Biurrun, I.; García-Mijangos, I. Managed and unmanaged silver fir-beech forests show similar structural features in the western pyrenees. *iForest* **2018**, *11*, 698–704. [[CrossRef](#)]
100. Altman, J.; Hédl, R.; Szabó, P.; Mazúrek, P.; Riedl, V.; Müllerová, J.; Kopecký, M.; Doležal, J. Tree-Rings Mirror Management Legacy: Dramatic Response of Standard Oaks to Past Coppicing in Central Europe. *PLoS ONE* **2013**, *8*, e55770. [[CrossRef](#)]
101. Trouvé, R.; Bontemps, J.D.; Seynave, I.; Collet, C.; Lebourgeois, F. Stand density, tree social status and water stress influence allocation in height and diameter growth of *Quercus petraea* (Liebl.). *Tree Physiol.* **2015**, *35*, 1035–1046. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
102. Burrascano, S.; Keeton, W.S.; Sabatini, F.M.; Blasi, C. Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *For. Ecol. Manag.* **2013**, *291*, 458–479. [[CrossRef](#)]
103. Vacek, S.; Vacek, Z.; Bílek, L.; Nosková, I.; Schwarz, O. Structure and development of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. *J. For. Sci.* **2010**, *56*, 518–530. [[CrossRef](#)]
104. Wesely, N.; Fraver, S.; Kenefic, L.; Weiskittel, A.; Ruel, J.-C.; Thompson, M.; White, A. Structural attributes of old-growth and partially harvested northern whitecedar stands in Northeastern North America. *Forests* **2018**, *9*, 376. [[CrossRef](#)]
105. Burton, J.I.; Zenner, E.K.; Frelich, L.E.; Cornett, M.W. Patterns of plant community structure within and among primary and second-growth northern hardwood forest stands. *For. Ecol. Manag.* **2009**, *258*, 2556–2568. [[CrossRef](#)]
106. Commarmot, B.; Bachofen, H.; Bundziak, Y.; Bürgi, A.; Ramp, B.; Shparyk, Y.; Sukhariuk, D.; Viter, R.; Zingg, A. Structures of virgin and managed beech forests in Uholka (Ukraine) and Sihlwald (Switzerland): A comparative study. *Proc. For. Snow Landsc. Res.* **2005**, *79*, 45–56.
107. Dieler, J.; Uhl, E.; Biber, P.; Müller, J.; Rötzer, T.; Pretzsch, H. Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *Eur. J. For. Res.* **2017**, *136*, 739–766. [[CrossRef](#)]
108. Vannoppen, A.; Kint, V.; Ponette, Q.; Verheyen, K.; Muys, B. Tree species diversity impacts average radial growth of beech and oak trees in Belgium, not their long-term growth trend. *For. Ecosyst.* **2019**, *6*, 10. [[CrossRef](#)]
109. Tognetti, R.; Lasserre, B.; Di Febbraro, M.; Marchetti, M. Modeling regional drought-stress indices for beech forests in Mediterranean mountains based on tree-ring data. *Agric. For. Meteorol.* **2019**, *265*, 110–120. [[CrossRef](#)]
110. Bošela, M.; Lukac, M.; Castagneri, D.; Sedmák, R.; Biber, P.; Carrer, M.; Konôpka, B.; Nola, P.; Nagel, T.A.; Popa, I.; 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. [[CrossRef](#)]
111. Bošela, M.; Tumajer, J.; Cienciala, E.; Dobor, L.; Kulla, L.; Marčíš, P.; Popa, I.; Sedmák, R.; Sedmáková, D.; Sitko, R.V.; et al. Climate warming induced synchronous growth decline in Norway spruce populations across biogeographical gradients since 2000. *Sci. Total Environ.* **2020**, *752*, 141794. [[CrossRef](#)]
112. UNECE. FAO State of Europe's forests 2011. In *Status & Trends in Sustainable Forest Management in Europe*; UNECE, FAO: Rome, Italy, 2011.
113. Šimůnek, V.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Králíček, I.; Vančura, K. Growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) natural forests: Dendroclimatic study from Krkonoše National Park. *Cent. Eur. For. J.* **2019**, *65*, 3–11. [[CrossRef](#)]
114. Krejčí, F.; Vacek, S.; Bílek, L.; Mikeska, M.; Hejzmanová, P.; Vacek, Z. The effects of climatic conditions and forest site types on disintegration rates in *Picea abies* occurring at the Modrava Peat Bogs in the Šumava National Park. *Dendrobiology* **2013**, *70*, 35–44. [[CrossRef](#)]
115. Vacek, Z.; Vacek, S.; Bílek, L.; Remeš, J.; Štefančík, I. Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology* **2015**, *73*, 33–45. [[CrossRef](#)]
116. Vacek, Z.; Vacek, S.; Bulušek, D.; Podrázský, V.; Remeš, J.; Král, J.; Putalová, T. Effect of fungal pathogens and climatic factors on production, biodiversity and health status of ash in mountain forests. *Dendrobiology* **2017**, *77*, 161–175. [[CrossRef](#)]
117. O'Callaghan, D.P.; Atkins, P.M.; Fairhurst, C.P. Behavioral responses of elm bark beetles to baited and unbaited elms killed by cadoylic acid. *J. Chem. Ecol.* **1984**, *10*, 1623–1634. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
118. Gibbs, J.N.; Brasier, C.M.; Webber, J.F. Dutch Elm Disease in Britain. In *Forestry Commission Information Note 252*; Forestry Commission Edinburgh: Edinburgh, UK, 1994.
119. Mina, M.; del Río, M.; Huber, M.O.; Thürig, E.; Rohner, B. The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. *J. Veg. Sci.* **2018**, *29*, 775–787. [[CrossRef](#)]
120. 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. Chang.* **2017**, *7*, 395–402. [[CrossRef](#)]
121. Jandl, R. Climate-induced challenges of Norway spruce in Northern Austria. *Trees For. People* **2020**, *1*, 100008. [[CrossRef](#)]
122. Nothdurft, A.; Engel, M. Climate sensitivity and resistance under pure- and mixed-stand scenarios in Lower Austria evaluated with distributed lag models and penalized regression splines for tree-ring time series. *Eur. J. For. Res.* **2020**, *139*, 189–211. [[CrossRef](#)]
123. Forrester, D.I.; Kohnle, U.; Albrecht, A.T.; Bauhus, J. Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *For. Ecol. Manag.* **2013**, *304*, 233–242. [[CrossRef](#)]
124. Block, J. *Disposition rheinland-pfälzischer Waldbodensubstrate gegenüber Versauerung*; Forest Damage, Soil and Water Conservation through Airborne Substances in Rhineland-Palatinate; Ministry of the Environment and Forest of Rhineland-Palatinate: Mainz, Germany, 1997.
125. 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. [[CrossRef](#)]

126. Forrester, D.I.; Albrecht, A.T. Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *For. Ecol. Manag.* **2014**, *328*, 94–102. [[CrossRef](#)]
127. Huber, M.O.; Sterba, H.; Bernhard, L. Site conditions and definition of compositional proportion modify mixture effects in *Picea abies*—*Abies alba* stands. *Can. J. For. Res.* **2014**, *44*, 1281–1291. [[CrossRef](#)]
128. Hanewinkel, M.; Cullmann, D.A.; Schelhaas, M.J.; Nabuurs, G.J.; Zimmermann, N.E. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nat. Clim. Chang.* **2013**, *3*, 203–207. [[CrossRef](#)]
129. Konôpková, A.; Kurjak, D.; Kmeť, J.; Klumpp, R.; Longauer, R.; Ditmarová, L.; Gömöry, D. Differences in photochemistry and response to heat stress between silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances. *Trees Struct. Funct.* **2018**, *32*, 73–86. [[CrossRef](#)]
130. Zimmermann, J.; Hauck, M.; Dulamsuren, C.; Leuschner, C. Climate Warming-Related Growth Decline Affects *Fagus sylvatica*, But Not Other Broad-Leaved Tree Species in Central European Mixed Forests. *Ecosystems* **2015**, *18*, 560–572. [[CrossRef](#)]
131. Lebourgeois, F.; Rathgeber, C.B.K.; Ulrich, E. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *J. Veg. Sci.* **2010**, *21*, 364–376. [[CrossRef](#)]
132. Cavlovic, J.; Boncina, A.; Bozic, M.; Goršic, E.; Simončič, T.; Teslak, K. Depression and growth recovery of silver fir in uneven-aged Dinaric forests in Croatia from 1901 to 2001. *Forestry* **2014**, *88*, 586–598. [[CrossRef](#)]
133. Carrer, M.; Motta, R.; Nola, P. Significant Mean and Extreme Climate Sensitivity of Norway Spruce and Silver Fir at Mid-Elevation Mesic Sites in the Alps. *PLoS ONE* **2012**, *7*, e50755. [[CrossRef](#)]
134. Rötzer, T.; Biber, P.; Moser, A.; Schäfer, C.; Pretzsch, H. Stem and root diameter growth of European beech and Norway spruce under extreme drought. *For. Ecol. Manag.* **2017**, *406*, 184–195. [[CrossRef](#)]
135. Pretzsch, H.; Schütze, G.; Uhl, E. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: Evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol.* **2013**, *15*, 438–495. [[CrossRef](#)]
136. Spinoni, J.; Naumann, G.; Vogt, J.V.; Barbosa, P. The biggest drought events in Europe from 1950 to 2012. *J. Hydrol. Reg. Stud.* **2015**, *3*, 509–524. [[CrossRef](#)]
137. Ols, C.; Bontemps, J.-D.; Gschwantner, T. Nadelbäume—Wie reagiert das Wachstum auf die Klimaerwärmung. *BFW Prax.* **2019**, *50*, 30–34.
138. Vitali, V.; Buntegen, U.; Bauhus, J. Seasonality matters—The effects of past and projected seasonal climate change on the growth of native and exotic conifer species in Central Europe. *Dendrochronologia* **2018**, *48*, 1–9. [[CrossRef](#)]
139. Gruber, A.; Zimmermann, J.; Wieser, G.; Oberhuber, W. Effects of climate variables on intra-annual stem radial increment in *Pinus cembra* (L.) along the alpine treeline ecotone. *Ann. For. Sci.* **2009**, *66*, 503. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
140. Swidrak, I.; Gruber, A.; Kofler, W.; Oberhuber, W. Effects of environmental conditions on onset of xylem growth in *Pinus sylvestris* under drought. *Tree Physiol.* **2011**, *31*, 1161–1171. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
141. Hänninen, H.; Tanino, K. Tree seasonality in a warming climate. *Trends Plant Sci.* **2011**, *16*, 412–416. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
142. Oberhuber, W.; Gruber, A.; Kofler, W.; Swidrak, I. Radial stem growth in response to microclimate and soil moisture in a drought-prone mixed coniferous forest at an inner Alpine site. *Eur. J. For. Res.* **2014**, *133*, 467–479. [[CrossRef](#)]
143. Ciceu, A.; Popa, I.; Leca, S.; Pitar, D.; Chivulescu, S.; Badea, O. Climate change effects on tree growth from Romanian forest monitoring Level II plots. *Sci. Total Environ.* **2020**, *698*, 134129. [[CrossRef](#)]
144. Versace, S.; Gianelle, D.; Garfi, V.; Battipaglia, G.; Lombardi, F.; Marchetti, M.; Tognetti, R. Interannual radial growth sensitivity to climatic variations and extreme events in mixed-species and pure forest stands of silver fir and European beech in the Italian Peninsula. *Eur. J. For. Res.* **2020**, *139*, 1–19. [[CrossRef](#)]
145. Klein, T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Funct. Ecol.* **2014**, *28*, 1313–1320. [[CrossRef](#)]
146. Roman, D.T.; Novick, K.A.; Brzostek, E.R.; Dragoni, D.; Rahman, F.; Phillips, R.P. The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. *Oecologia* **2015**, *179*, 641–654. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
147. McDowell, N.G.; Allen, C.D. Darcy’s law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nat. Clim. Chang.* **2015**, *5*, 669–672. [[CrossRef](#)]
148. Kolb, T.E.; Stone, J.E. Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiol.* **2000**, *20*, 1–12. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
149. Barbata, A.; Ogaya, R.; Peñuelas, J. Dampening effects of long-term experimental drought on growth and mortality rates of a Holm oak forest. *Glob. Chang. Biol.* **2013**, *19*, 3133–3144. [[CrossRef](#)]
150. Teskey, R.; Wertin, T.; Bauweraerts, I.; Ameye, M.; McGuire, M.A.; Steppe, K. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. *Plant Cell Environ.* **2015**, *38*, 1699–1712. [[CrossRef](#)]
151. Hoffmann, N.; Schall, P.; Ammer, C.; Leder, B.; Vor, T. Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive forest site in Germany. *Agric. For. Meteorol.* **2018**, *256–257*, 431–444. [[CrossRef](#)]
152. O’Brien, M.J.; Leuzinger, S.; Philipson, C.D.; Tay, J.; Hector, A. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. *Nat. Clim. Chang.* **2014**, *4*, 710–714. [[CrossRef](#)]
153. Pretzsch, H.; Rötzer, T.; Matyssek, R.; Grams, T.E.E.; Häberle, K.H.; Pritsch, K.; Kerner, R.; Munch, J.C. Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] stands under drought: From reaction pattern to mechanism. *Trees Struct. Funct.* **2014**, *28*, 1305–1321. [[CrossRef](#)]
154. Rötzer, T.; Häberle, K.H.; Kallenbach, C.; Matyssek, R.; Schütze, G.; Pretzsch, H. Tree species and size drive water consumption of beech/spruce forests—A simulation study highlighting growth under water limitation. *Plant Soil* **2017**, *418*, 337–356. [[CrossRef](#)]

155. Dănescu, A.; Albrecht, A.T.; Bauhus, J. Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia* **2016**, *182*, 319–333. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
156. Gričar, J.; Čufar, K. Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought. *Russ. J. Plant Physiol.* **2008**, *55*, 538–543. [[CrossRef](#)]
157. Swidrak, I.; Gruber, A.; Oberhuber, W. Xylem and phloem phenology in co-occurring conifers exposed to drought. *Trees Struct. Funct.* **2014**, *28*, 1161–1171. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
158. Harrington, C.A.; Gould, P.J.; St.Clair, J.B. Modeling the effects of winter environment on dormancy release of Douglas-fir. *For. Ecol. Manag.* **2010**, *259*, 798–808. [[CrossRef](#)]
159. Rolland, C.; Michalet, R.; Desplanque, C.; Petetin, A.; Aimé, S. Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. *J. Veg. Sci.* **1999**, *10*, 297–306. [[CrossRef](#)]
160. Mäkinen, H.; Nöjd, P.; Saranpää, P. Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. *Tree Physiol.* **2003**, *23*, 959–968. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
161. van der Maaten, E. Climate sensitivity of radial growth in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different aspects in southwestern Germany. *Trees* **2012**, *26*, 777–788. [[CrossRef](#)]
162. Hathaway, D.H. The solar cycle. *Living Rev. Sol. Phys.* **2015**, *12*, 4. [[CrossRef](#)]
163. Šimůnek, V.; Vacek, Z.; Vacek, S.; Ripullone, F.; Hájek, V.; D'andrea, G. Tree rings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) indicate the relationship with solar cycles during climate change in central and southern Europe. *Forests* **2021**, *12*, 259. [[CrossRef](#)]
164. Kasatkina, E.A.; Shumilov, O.I.; Timonen, M. Solar activity imprints in tree ring-data from northwestern Russia. *J. Atmos. Sol. Terr. Phys.* **2019**, *193*, 105075. [[CrossRef](#)]
165. Matveev, S.M.; Chendev, Y.G.; Lupo, A.R.; Hubbart, J.A.; Timashchuk, D.A. Climatic Changes in the East-European Forest-Steppe and Effects on Scots Pine Productivity. *Pure Appl. Geophys.* **2017**, *174*, 427–443. [[CrossRef](#)]
166. McCracken, K.G.; Beer, J.; McDonald, F.B. A five-year variability in the modulation of the galactic cosmic radiation over epochs of low solar activity. *Geophys. Res. Lett.* **2002**, *29*, 3–6. [[CrossRef](#)]
167. Carl, G.; Doktor, D.; Koslowsky, D. Phase difference analysis of temperature and vegetation phenology for beech forest: A wavelet approach. *Stoch. Environ. Res. Risk Assess.* **2013**, *5*, 1221–1230. [[CrossRef](#)]
168. Tsiropoula, G. Signatures of solar activity variability in meteorological parameters. *J. Atmos. Sol. Terr. Phys.* **2003**, *65*, 469–482. [[CrossRef](#)]
169. Laurenz, L.; Lüdecke, H.J.; Lüning, S. Influence of solar activity changes on European rainfall. *J. Atmos. Sol. Terr. Phys.* **2019**, *185*, 29–42. [[CrossRef](#)]
170. Shumilov, O.I.; Kasatkina, E.A.; Mielikainen, K.; Timonen, M.; Kanatjev, A.G. Palaeovolcanos, solar activity and pine tree-rings from the Kola Peninsula (northwestern Russia) over the last 560 years. *Int. J. Environ. Res.* **2011**, *5*, 855–864. [[CrossRef](#)]
171. Dorotovič, I.; Louzada, J.L.; Rodrigues, J.C.; Karlovský, V. Impact of solar activity on the growth of pine trees: Case study. *Eur. J. For. Res.* **2014**, *133*, 639–648. [[CrossRef](#)]
172. Nagovitsyn, Y.A. Specific features in the effect of solar activity on the Earth's climate changes. *Geomagn. Aeron.* **2014**, *54*, 1010–1013. [[CrossRef](#)]

5.3.3. Článek 5: *Effects of environmental factors and management on dynamics of mixed calcareous forests under climate change in Central European lowlands*

Citace: Vančura, K., Šimková, M., Vacek Z., Vacek, S., Gallo, J., Šimůnek, V., Podrázský, V., Štefančík, I., Hájek, V., Prokůpková A., Fuchs, Z., Králíček, I. (2022): Effects of environmental factors and management on dynamics of mixed calcareous forests under climate change in Central European lowlands. *Dendrobiology*, 87: 79–100.

Abstrakt: Výzkum chráněných území poskytuje nezbytné poznatky o přirozené struktuře, dynamice a druhové diverzitě lesních ekosystémů, které slouží jako klíčová referenční báze pro porozumění dlouhodobým ekologickým procesům v podmínkách minimálního antropogenního zásahu. Tyto poznatky jsou zásadní pro lesnickou praxi, protože umožňují identifikovat postupy podporující stabilitu, odolnost a adaptabilní kapacitu lesů, a tím přispívají k efektivnímu plánování hospodaření v kontextu probíhající klimatické změny. Tato práce se zabývá komplexním vyhodnocením vlivu environmentálních faktorů a historického lesnického managementu na vývoj smíšených porostů v nižších nadmořských výškách (300–380 m) v Národní přírodní památce Medník v České republice v průběhu dvacetiletého monitoringu (1998–2018). NPR Medník je významná díky výskytu vzácných rostlinných společenstev, přirozených lesních porostů a kriticky ohroženého kandíku psího zubu (*Erythronium dens-canis*) v ČR. Z ekologického hlediska slouží jako klíčový referenční prostor pro studium dlouhodobých změn lesních ekosystémů, biodiverzity a klimatických vlivů, čímž poskytuje důležité podklady pro ochrannářský management a výzkum stability a adaptace nížinných lesů. Předmětem studia jsou tři trvalé výzkumné plochy (TVP) o velikosti 50 × 50 m. Na jednotlivých TVP se nacházejí typologicky odlišné porosty – smíšené habrovo-dubové porosty, květnaté bučiny a čisté smrčiny – jejichž vývoj je sledován z hlediska struktury, produkčních parametrů, dynamiky vývoje a radiálního růstu dřevin. Cílem práce bylo nejen popsat změny probíhající v těchto porostech, ale také objasnit jejich příčiny a vazby na klimatické podmínky, s důrazem na interakce mezi teplotními extrémy, dostupností srážek a druhově specifické reakční schopností jednotlivých dřevin. Výsledky ukazují, že hustota sledovaných porostů poklesla během sledovaného období o 8,5 % (na 120–1 364 stromů/ha). Kruhová základna vzrostla o 16 % (na 28,7 – 58,3 m²/ha), resp. zásoba porostu o 28,0 % (na 244–767 m³/ha). Analýza radiálního růstu prokázala výrazné mezidruhové rozdíly v citlivosti na klimatické faktory. Lípa velkolistá (*Tilia platyphyllos* Scop.) a smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.) vykazovaly vysokou variabilitu reakce na klima, včetně zřetelné citlivosti na období sucha a teplotní extrémy. Naproti tomu dub zimní (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) a buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) projevil vyšší

stabilitu, rezistenci a nízkou amplitudu růstových oscilací. Statistické modely potvrdily, že zásadními měsíci ovlivňujícími tloušťkový přírůst jsou zejména duben, červen a červenec, tj. období klíčová pro kambiální tvorbu a vývoj asimilačního aparátu i fotosyntézu. Za klíčový limitující faktor růstu v nížinných podmínkách se ukázala kombinace výrazného srážkového deficitu a vysokých teplot. Tento synergický efekt se promítl do rostoucí frekvence tzv. negativně významných let, charakterizovaných extrémně nízkým radiálním přírůstem. Nárůst těchto let je signálem zhoršujících se podmínek pro růst stromů v kontextu probíhající klimatické změny. Z hlediska typologie vykazují jednotlivé porosty odlišné ekologické a produkční charakteristiky: habrodubové porosty se vyznačují komplexní strukturou, vysokou hustotou a relativně nižší produkcí; květnaté bučiny představují produktivní porosty s vysokou strukturální diverzitou; zatímco smrkové porosty mají vysokou produkci, avšak nízkou ekologickou stabilitu a zvýšenou citlivost vůči klimatickým extrémům. Studie poskytuje cenné podklady pro adaptivní management smíšených nížinných lesů, přičemž podtrhuje nutnost proměny hospodářských postupů směrem k posílení druhové diverzity, prostorové heterogenity a celkové resilience porostů. Výsledky mohou být využity jak v ochranářském managementu chráněných území, tak v širším kontextu lesnického plánování a ve strategických dokumentech zaměřených na adaptaci lesů na klimatickou změnu.

Klíčová slova: habrové doubravy; bučiny; porostní struktura; diverzita; radiální přírůst; Medník



Karel Vančura, Michaela Šimková, Zdeněk Vacek, Stanislav Vacek, Josef Gallo, Václav Šimůnek, Vilém Podrázský, Igor Štefančík, Vojtěch Hájek, Anna Prokůpková, Ivo Králíček*

Effects of environmental factors and management on dynamics of mixed calcareous forests under climate change in Central European lowlands

Received: 12 February 2022; Accepted: 14 March 2022

Abstract: Mixed lowland forests reserved for natural succession are sparse in the Czech Republic. However, their development provides essential insights into the natural processes of these forests and recommendations for forest management in a changing climate. The research describes the dynamics, productivity, structure, diversity, dead wood, and radial growth of hornbeam-oak groves and calcareous beech-dominated forests in the Karlštejn National Nature Reserve (Czechia) based on inventory in 2002, 2008, 2014 and 2020. The objective was to evaluate changes in differently managed stands (high forest, coppice with standards, and coppice) after leaving the stands to spontaneous development in 2004. The tree density increased by 2–10% from 2002 to 2014 and decreased by 6–18% in 2020. In the high forest, an increase in the stand volume was observed during the whole period, while in the coppice with standards and coppice, only until 2014. The stand volume ranged from 190 (coppice) to 630 (high forest) $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ in 2020 and increased by an average of 28% over 18 years. Overall diversity of tree layer showed an uneven structure in the high forest and a substantially diverse structure in the other variants. The deadwood volume has been steadily increasing (18–35 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ in 2020), accumulating an average of 1 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$. A lack of precipitation and high temperatures from June to August were the main limiting factors of the radial growth of tree species, while the number of negative pointer years has increased in the last decade. European beech (*Fagus sylvatica* L.) was the most sensitive tree species to climate compared to the resilient European ash (*Fraxinus excelsior* L.). The lowest fluctuations in the diameter increment were recorded in Norway maple (*Acer platanoides* L.) and the highest in beech in the temperature cycles of 7–15 years. Over the last 20 years, sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] showed an increase in radial growth by 7%, while other tree species reported a decrease with a maximum in beech (by –38%). The forest stands managed as high forest, characterized by a higher production potential and lower diversity, had slower dynamics when compared to coppice with standards and coppice.

Keywords: hornbeam-oak groves, beech forests, stand structure, diversity, radial growth, Czech Republic

Addresses: K. Vančura, M. Šimková, Z. Vacek, S. Vacek, J. Gallo, V. Šimůnek, V. Podrázský, V. Hájek, A. Prokúpková, Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, 16500 Praha 6-Suchbát, Czech Republic;
 KV  <https://orcid.org/0000-0001-5342-6740>, e-mail: kvancura@fld.czu.cz;
 MŠ  <https://orcid.org/0000-0002-4735-8312>, e-mail: simkovamichaela@fld.czu.cz;
 ZV  <https://orcid.org/0000-0002-7269-4174>, e-mail: vacekz@fld.czu.cz;
 SV  <https://orcid.org/0000-0002-5234-1881>, e-mail: vacekstanislav@fld.czu.cz;
 JG  <https://orcid.org/0000-0002-7169-6477>, e-mail: gallo@fld.czu.cz;
 VŠ  <https://orcid.org/0000-0002-2406-0724>, e-mail: simunekv@fld.czu.cz;
 VP  <https://orcid.org/0000-0002-6736-5640>, e-mail: podrazsky@fld.czu.cz;
 VH  <https://orcid.org/0000-0001-8354-1504>, e-mail: vhajek@fld.czu.cz;
 AP  <https://orcid.org/0000-0001-7834-6915>, e-mail: prokupkova@fld.czu.cz
 I. Štefančík, National Forest Centre, Forest Research Institute, T.G. Masaryka 22, SK-960 01 Zvolen, Slovakia;  <https://orcid.org/0000-0002-4577-067X>, e-mail: igor.stefancik@nlcsk.org
 I. Králíček, University of Hradec Králové, Faculty of Science, Rokitanského 62, 500 03 Hradec Králové, Czech Republic;  <https://orcid.org/0000-0002-8622-1482>, e-mail: ivo.kralicek@uhk.cz
 *Corresponding author

Introduction

Over recent decades, forest management in Europe has increasingly moved towards the emulation of the structure and dynamics of natural forests (Heiri et al., 2009; Kuuluvainen et al., 2021). Lowland forests reserved for natural succession can be an important source of information for understanding the natural processes that drive the successional dynamics (Saniga et al., 2014; Vacek et al., 2019a). A partial substitute for primary forests, which are scarce and highly fragmented in Europe (Sabatini et al., 2018), lowland forests have not been sufficiently studied. Lowland forests of Central Europe are mainly composed of oak, lime, hornbeam, and chestnut species. These forests are predominantly located in the warmest and driest parts of the region, while higher altitudes are covered by beech, spruce and fir (Bohn & Neuhäusl, 2000; Bertrand et al., 2011). Their development reflects the local microclimatic and edaphic conditions (Heiri et al., 2009; Vacek et al., 2019b). Due to the long history of human settlement in the region and an intense use of forest resources, the forests in the area have been heavily altered by firewood logging (Suchomel et al., 2012; Pyttel et al., 2013), cattle grazing, or litter gathering as routine practices throughout the whole of Europe (Unrau et al., 2018). Being easily accessible, forests in the Czech Republic were also intensively affected in the past (Průša, 1985; Vacek et al., 2019a).

Countless anthropogenic and natural events historically influenced the structure of lowland forests. Traditional coppice management methods managed the thermophilic and hornbeam-oak groves in Central Europe for a long time, by which a disintegrated canopy closure of stands was maintained (Bradshaw et al., 2003; Birks, 2005). Fires contributed to reducing the canopy closure of oak stands (Kalis et al., 2003). Although small in area – due to the historical land use, forest management and competition from

agriculture – the remaining unmanaged lowland forests are part of protected areas where conservation is often insufficient (Sabatini et al., 2018). Currently, we observe an increasing interest in them (Rohner et al., 2012; Svátek & Matula, 2015), especially in the context of the anticipated climatic changes (Kolström et al., 2011; Thom et al., 2017).

Throughout history, the forest management approach has also changed tree species composition and mixing (Heiri et al., 2009; Vacek et al., 2019b). Mixed forests have been in the spotlight since the early 1990s, when the fight against biodiversity reduction gained importance (Bieng et al., 2013; Suding et al., 2015). Compared to monocultures, mixed stands are far more advantageous regarding their ecological stability and resilience in the face of global climate change (Steckel et al., 2020; Jourdan et al., 2021). For example, mixing tree species generally reduces insect damage (Jactel & Brockerhoff, 2007). It has a positive impact on the provision of ecosystem services (Gamfeldt et al., 2013). Moreover, the mixed stands can mitigate the effects of future climate change on forest ecosystems (Bruckman et al., 2011; Bieng et al., 2013; Vacek et al., 2021a), explaining why the diversity of tree species and their representation in forest stands are used as biodiversity indicators (MCPFE, 2003).

Biodiversity can also be considerably affected by the type of forest management, as the coppice management, assuming high heterogeneity of resources, allows for plant species with different strategies of coexistence (light-demanding and shade-tolerant species), while plant species that prefer open habitats absent in high forests (Müllerová et al., 2014; Vacek et al., 2019b). As the traditional forest management methods are being abandoned, the canopy closure of previously open forests gradually increases, leading to taxonomic depletion and homogenization of forest ecosystems (Hobi et al., 2015). Management can also affect the occurrence of dead wood, of which quantity

represents between 2% in managed forests and 30% in unmanaged forests (Fridman & Walheim, 2000). The deadwood has an extensive ecological role in forests such as sustaining biodiversity (von Oheimb et al., 2007), regulation of nutrient cycles (Kuehne et al., 2008), providing a wide range of habitats for saproxylic and fungi organisms (Lassauce et al., 2011; Blaser et al., 2013), establishing of natural tree regeneration (Štícha et al., 2010) or carbon sequestration (Tavankar et al., 2022).

The significant impacts of forest management practices on forest ecosystems (Dieler et al., 2017) are particularly substantial in relation to global climate change (Thuiller et al., 2008; Allen et al., 2010). A decrease in precipitation results in more frequent and severe droughts, that will increase the risk for tree growth, ecological stability, and vitality of forest ecosystems during global climate change (Kolström et al., 2011; Alfaro-Sánchez et al., 2020; Gallo et al., 2020). In many places, both research and silviculture practice are currently focused on converting even-aged pure stands into uneven-aged mixed ones (Pretzsch & Schütze, 2009). The growth of trees can be positively affected by the mixing of species (Chamagne et al., 2017; Jactel et al., 2018; Pretzsch et al., 2020), although it does not always apply (Vitali et al., 2017). Similarly, climate change may not only negatively affect forest stands but can also contribute to increased forest stands production (Körner & Basier, 2010; Pretzsch et al., 2018).

This paper aims to evaluate the dynamics, structure, tree species biodiversity, dead wood, and radial growth of selected lowland forests (high forest,

coppice with standards, and coppice; location Doutnác in the Bohemian Karst Protected Landscape Area, Czechia) which have been intentionally reserved for natural succession since 2004 to allow researchers study natural processes. The studied location is unique in Czechia to pursue the following scientific issues:

- What changes have occurred in the stand structure (vertical, horizontal), tree species biodiversity, and deadwood occurrence over 18 years (2002–2020)?
- What are the stand production and biodiversity differences among individual forest types (high forest, coppice with standards, and coppice)?
- How does the radial growth (1960–2020) of the particular tree species differ regarding the effect of growth cycles, environmental factors, and climate change?

Material and Methods

Study area

The studied Doutnác forest complex (the area of 67.64 ha), with six permanent research plots (PRPs), is located in Central Bohemia, in the Karlštejn National Nature Reserve (NNR), which is part of the Bohemian Karst Protected Landscape Area (PLA) – (Fig. 1). The first written data on forest management in the vicinity of the Karlštejn Castle comes from the first half of the 15th century (Černý, 1949). Until the mid-20th century, the studied Doutnác forest

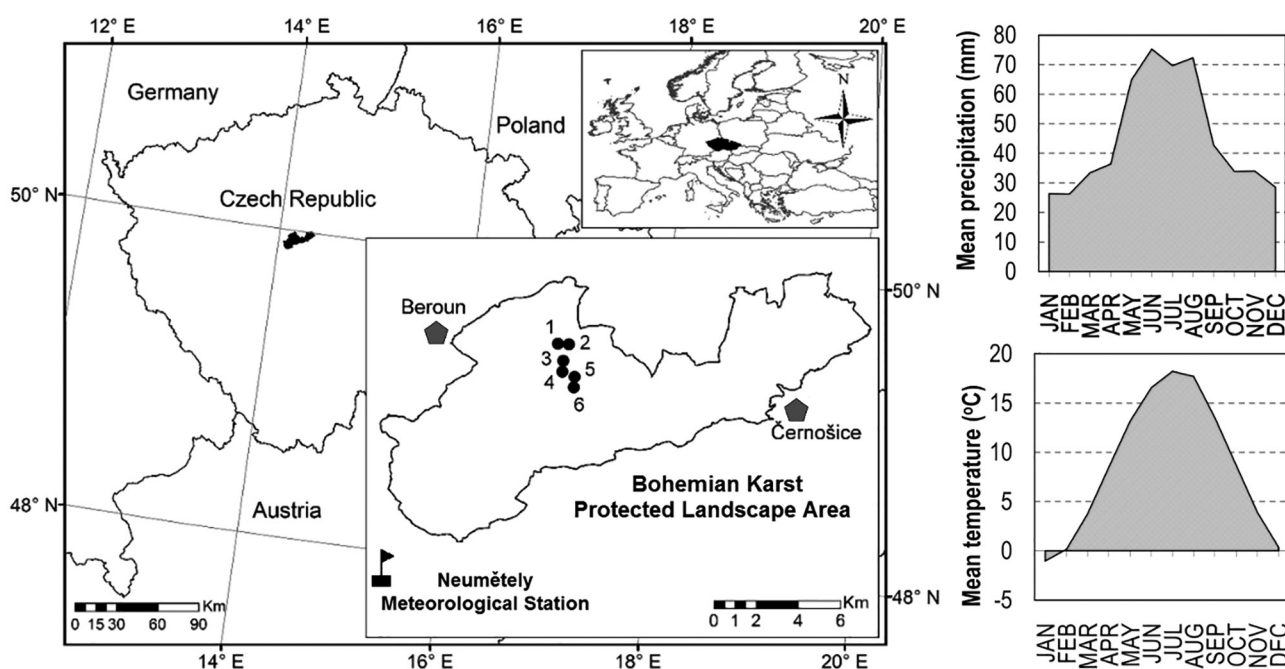


Fig. 1. Localization of permanent research plots 1–6 in the Doutnác locality, the Neumětely meteorological station – the data source used for dendrochronology analyses and the mean monthly climatic values (1960–2020)

Table 1. Overview of basic stand and site characteristics of permanent research plots 1–6 in the Doutnáč location (based on the Forest Management Plan, 2018; the age was updated for the year 2022)

PRP	WGS 84	Forest management	Tree species	Age (yr)	Height (m)	DBH (cm)	Stand volume (m ³ ha ⁻¹)	Altitude (m)	Exposure	Slope (°)	Forest site type
1	N 49°57'45"	High forest	<i>Fagus sylvatica</i>	90	27	32	167	412	NE	6	3W
2	E 14°09'17"		<i>Quercus petraea</i>		21	23	30				
			<i>Carpinus betulus</i>		16	16	18				
			<i>Tilia cordata</i>		23	26	29				
			<i>Betula pendula</i>		23	29	3				
			<i>Sorbus torminalis</i>		18	22	2				
			Total		21	25	249				
3	N 49°57'32"	Coppice with standards	<i>Quercus petraea</i>	108	17	22	58	433	NE	2	2A
4	E 14°09'11"		<i>Tilia cordata</i>		17	21	57				
			<i>Carpinus betulus</i>		15	16	18				
			<i>Fagus sylvatica</i>		20	24	22				
			<i>Larix decidua</i>		21	29	15				
			<i>Betula pendula</i>		19	23	2				
			<i>Populus tremula</i>		23	27	3				
			Total		19	23	175				
5	N 49°57'23"	Coppice	<i>Tilia cordata</i>	87	18	19	58	415	SE	17	2W
6	E 14°09'15"		<i>Carpinus betulus</i>		16	15	42				
			<i>Quercus petraea</i>		17	19	37				
			<i>Acer platanoides</i>		18	18	5				
			<i>Fraxinus excelsior</i>		18	18	3				
			Total		17	18	145				

Notes: 3W – limestone-calcareous oak-beech stand (*Querceto-Fagetum calcarium*), 2W – limestone-calcareous beech-oak stand (*Fageto-Quercetum calcarium*), 2A – stony-colluvial maple-beech-oak stand – (*Aceri-Fageto-Quercetum lapidosum*; Viewegh et al., 2003).

complex had been managed as coppice with standards with high intensity of logging in the stand, litter raking, and cattle grazing. This intensive use finished before World War II (Průša, 1985). After the proclamation of the Karlštejn National Nature Reserve in 1955, forest management was gradually reduced to support the natural spatial, species, and age composition of the forest (Ložek et al., 2005). Current local forests are mostly overmatured coppices, i.e., false high forests with isolated standards of seed origin (mostly oaks; Janík et al., 2008). The entire Doutnáč forest complex was officially reserved for natural succession in 2004. However, no forest management has been performed in the studied localities since 1986.

Doutnáč is an elongated, north-south oriented ridge, where the highest peak lies at an altitude of 433 m above sea level (Janík et al., 2008). The study territory has typically warm, dry summers and cool, dry winters with a narrow annual temperature range (climate type Cfb) according to Köppen climate classification (Tolasz, 2007). The mean annual temperature of the location has been 8.6 °C (14.6 °C in the growing season). The annual amount of precipitation has varied around 540 mm (360 mm in the growing season) in the period of 1960–2020 (Neumětely meteorological station). Maximum temperatures are reached in July (18.2 °C) and precipitation in June (75.3 mm), while the lowest in January (–1.0 °C) and in February (26.3 mm; Fig. 1). The average duration of the growing season is 165 days. In the climate change context, the average annual temperature has increased by 2.2 °C over the last 60 years (1960–2020), and the annual amount of precipitation has

decreased by 16 mm, while fluctuations (standard deviation) of monthly climatic data during the year increased in both variables during the observed period.

The geological bedrock is predominantly formed by grey to red limestones. Predominating soils include the rendzinas, brown forest soils, and cambisols (Šamonil, 2007). It is a group of oak groves in the oak to oak-beech vegetation zone (Janík et al., 2008). In the lower altitudes, there are maple forests (*Tilio-Acerion* forests) with sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and field maple (*Acer campestre* L.). Along the southern slope, the western and eastern slopes, they gradually change into mixed European hornbeam (*Carpinus betulus* L.) and sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] forests (*Melampyro Nemorosi-Carpinetum*). Towards the north, the representation of European beech (*Fagus sylvatica* L.) is increasing, and the calcareous beech forests (*Cephalanthero-fagetum*) dominate in the north. The forest-steppe on the southern slope is bordered by a downy oak forest (*Lathyro versicoloris-quercetum pubescentis*) – (Průša, 1985; Janík et al., 2008). An overview of primary data of PRPs 1–6 on the Doutnáč location is presented in Table 1.

Data collection

In 2002, six PRPs were established in size 50 × 50 m (0.25 ha) – two PRPs for each type of forest management: high forest (PRPs 1–2), coppice with standards (PRPs 3–4), and coppice (PRPs 5–6). The structure of the tree layer was measured using

a theodolite in 2002 and the FieldMap technology (IFER, CR) in 2008, 2014, and 2020. All measurements of the tree layer included the following parameters: the diameter at breast height (dbh) with an accuracy of 1 mm, the position of all individuals with $\text{dbh} \geq 4$ cm measured by a Mapstar compass and laser range-finder ForestPro (Laser Technology), total height and the live crown base height using a Vertex laser hypsometer (Haglöf, Sweden) with an accuracy of 0.1 m, and tree-crown projection area at least in 4 cardinal directions. Deadwood (diameter ≥ 7 cm, length ≥ 1 m) was determined by position, parameters, tree species, and degree of decomposition [five degrees scale according to Spetich et al. (2002); 1 – stem undisturbed by decomposition, 5 – final disintegration phase]. For logs, the length and diameter of the butt, the small end and the middle section were measured, whereas dbh and the height for snags and the height and the diameter for stumps were measured. Only deadwood originating from the PRPs was evaluated (Vacek et al., 2015).

For a dendrochronological analysis of the samples, cores were taken using a Pressler auger (Haglöf Sweden) perpendicularly to the axis of the trunk at the height of 1.3 m above the ground. One core sample was taken from each selected tree in direction up-down the slope in November 2020. Healthy predominant and dominant trees were randomly (RNG function, Excel) chosen on PRPs as the significant growth response to environmental factors and management (compared to intermediate and suppressed trees; Remeš et al., 2015). Thirty core samples were extracted from the following five major tree species in all PRPs: European beech, sessile oak, small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.), Norway maple, and European ash (*Fraxinus excelsior* L.). Only up to 15 core samples were taken from admixed European hornbeam, European larch (*Larix decidua* Mill.), and wild service tree [*Sorbus torminalis* (L.) Grantz] due to insufficient numbers of trees. The increment cores were measured using an Olympus microscope with a LINTAB measuring table (Rinntech, Heidelberg, Germany). The measurement was performed with an

accuracy of 0.01 mm. TSAP-Win software (Rinntech, Heidelberg, Germany) was employed to record the increment cores.

Data analysis

The stand volume was calculated according to Petráš & Pajtík (1991). Deadwood volume was estimated according to the methodology of Harmon et al. (1986). Newton's formula was used for logs, whereas for dead standing trees, volume tables of Lesprojekt Ltd. where the volume of snags and stumps is calculated from the dbh or diameter and height (Vacek et al., 2015). The relative stand density index (SDI; Reineke, 1933), the crown closure (CC; Crookston & Stage, 1999), and the crown projection area (CPA) were assessed for each plot.

Species diversity was evaluated by species richness (Margalef, 1958), species heterogeneity (Shannon, 1948) and species evenness (Pielou, 1975). In terms of structure, horizontal structure (Clark & Evans, 1954), vertical structure (Pretzsch, 2006) and diameter and height differentiation were calculated (Füldner, 1995). Moreover, total stand diversity was determined based on tree species diversity, vertical structure, spatial tree distribution, and crown differentiation (Jaehne & Dohrenbusch, 1997). Detailed information about the used indices is listed in Table 2.

Dendrochronological data were analyzed in R software (R Core Team, USA) using the packages “dplr” (Zang et al., 2020) and “pointRes” (van der Maaten-Theunissen et al., 2021). Age detrending of each measured sample was carried out by negative exponential detrending with a spline of 1/3 of the age of each tree using “dplr” instructions. The expressed population signal (EPS) was calculated for the detrended data series. The comparison limit for using the dendrochronological data series related to the climatic data was a significant EPS threshold to be $\text{EPS} > 0.85$. The signal to noise ratio (SNR), the inter-series correlations (R -bar) and the first-order autocorrelation ($\text{Ar}1$) were calculated for

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

Criterion	Quantifiers	Label	Reference	Evaluation
Species diversity	Richness	D (Mi)	Margalef (1958)	minimum $D = 0$, higher $D =$ higher values
	Heterogeneity	H' (Si)	Shannon (1948)	minimum $H' = 0$, higher $H' =$ higher values
	Evenness	E (Pii)	Pielou (1975)	range 0–1; minimum $E = 0$, maximum $E = 1$
Horizontal structure	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 $A > 0.9$
Structure differentiation	Diameter dif.	TM_d (Fi)	Füldner (1995)	range 0–1; low $TM < 0.3$; very high differentiation $TM > 0.7$
	Height dif.	TM_h (Fi)		
Complex diversity	Stand diversity	B (J&Di)	Jaehne & Dohrenbusch (1997)	monotonous structure $B < 4$; uneven structure $B = 6–8$; very diverse structure $B > 9$

dendrochronological data series (Fritts, 1976). The EPS, SNR, R-bar, Ar1 were calculated by the instructions to “dplR” based on standard dendrochronological models (Fritts, 1976).

The analysis of pointer years through relative growth change was carried out (Schweingruber et al., 1990) to determine changes in tree-rings. A pointer year is created by normalizing the tree-ring series in a moving window with each year placed as a central point. Pointer years reflect the number of standard deviations from the local mean of the average ring width of the previous four years. Pointer years identify event years where a pointer year > 0.75 standard deviations of the previous four years. The threshold on the percentage of trees in a negative or positive event year was used for better clarity (Neuwirth et al., 2007).

Spectral analyses for the detrended radial increment of each studied tree species were performed with Statistica 13 software (TIBCO, USA). The calculation was performed with the “Single Fourier (Spectral) Analysis” function, using the output “Periodogram plot by Period”. In this software, dendrochronological data series of individual tree species were correlated with monthly precipitation and air temperature data from April of the previous year to September of the current year. The average tree-ring series for main tree species were correlated with climatic data (monthly precipitation, temperatures in 1960–2020) from the nearby Czech Hydrometeorological Institute Neumětely station (322 m a.s.l., GPS 49°51'14"N, 14°2'15"E).

Unconstrained principal component analysis (PCA) in Canoco 5 (Šmilauer & Lepš, 2014) was used to analyse the relationships between dynamics, structure, production, diversity and management of studied forest stands. Data were log-transformed,

centred and standardized before the analysis. The situation map was created in ArcGIS 10.8 software (Esri, USA).

Results

Stand structure, production, and dynamics

We observed the highest values for mean diameter in the high-forest plots (32.6–37.7 cm; Table 3). With 14.0–16.7 cm in coppice and 19.1–21.5 cm in coppice with standards, these values were considerably lower in the other stands. We noted a similar trend for mean height. The lowest number of trees was on the PRPs 1–2 (high forest), while it was 4.8 times higher on the PRPs 5–6 (coppice). The number of living trees increased from 360–1992 trees ha⁻¹ in 2002 to 368–2160 trees ha⁻¹ (by 2–10.3%) in 2014, and subsequently, tree numbers decreased to 348–1672 trees ha⁻¹ (by 5.5–17.9%) in 2020 on individual PRPs (not variants). Similar dynamics were recorded in the case of the density indices (SDI, CPA, and CC). The stand density index ranged from 0.54 to 0.78 in 2002. It showed an increase (0.61–0.97) until 2014 to be followed by a decrease (0.68–0.95), except for the high forest (PRPs 1 and 2).

The average stand basal area in the observed period increased on all plots. In contrast, it was the highest in the high forest (41.4 m² ha⁻¹) and the lowest in the coppice with standards in 2020 (33.5 m² ha⁻¹; Table 3). During the 12-year study, the stand volume changed from 456 to 590 m³ ha⁻¹ (+ 29%), from 218 to 258 m³ ha⁻¹ (+18%), from 153 to 210 m³ ha⁻¹ (+37%) in the high forest (PRPs 1–2), the coppice with standards (PRPs 3–4) and the coppice (PRPs

Table 3. Overview of stand characteristics in high forest (PRPs 1–2), coppice with standards (PRPs 3–4), and coppice (PRPs 5–6) in the Doutnáč location in 2002, 2008, 2014, and 2020; the table shows the average values for the two plots; an increase in the values during dynamics is highlighted in grey

PRP	Year	Age (yr)	dbh (cm)	h (m)	h ₉₅ (m)	v (m ³)	BA (m ² ha ⁻¹)	V (m ³ ha ⁻¹)	N (trees ha ⁻¹)	HDR	MAI (m ³ ha ⁻¹ yr ⁻¹)	CPA (ha ha ⁻¹)	CC	SDI
1–2	2002	84	32.6	27.1	32.6	1.160	32.7	456	394	83.1	5.47	2.55	0.92	0.57
	2008	90	33.6	27.2	32.8	1.255	35.1	500	398	81.1	5.60	2.80	0.93	0.61
	2014	95	35.0	27.5	33.6	1.385	38.7	558	404	78.5	5.88	3.17	0.96	0.66
	2020	99	37.7	27.9	35.6	1.585	41.4	590	372	74.2	5.96	3.13	0.96	0.68
3–4	2002	86	19.1	14.8	22.0	0.230	27.8	218	990	77.8	2.53	3.30	0.96	0.59
	2008	92	19.5	14.7	23.0	0.240	30.0	239	1,027	75.8	2.60	3.74	0.97	0.64
	2014	97	20.1	14.7	24.0	0.265	33.7	276	1,082	73.4	2.84	4.34	0.98	0.71
	2020	100	21.5	13.8	22.4	0.280	33.5	258	930	63.0	2.58	4.26	0.99	0.69
5–6	2002	71	14.0	11.6	16.0	0.080	28.7	153	1,870	82.8	2.15	4.07	0.97	0.73
	2008	77	14.7	11.6	16.5	0.090	32.8	175	1,944	79.2	2.27	4.61	0.97	0.81
	2014	81	15.6	11.7	17.0	0.110	38.4	217	2,024	75.4	2.68	5.29	0.98	0.92
	2020	89	16.7	11.2	17.9	0.115	35.6	210	1,766	66.7	2.36	5.93	0.99	0.89

Notes: Age – average stand age, dbh – mean quadratic diameter at breast height, h – mean height, h₉₅ – top 95% height, v – average tree volume, BA – basal area, V – stand volume, N – number of trees per hectare, HDR – slenderness ratio, MAI – mean annual increment, CPA – crown projection area, CC – canopy closure, SDI – stand density index.

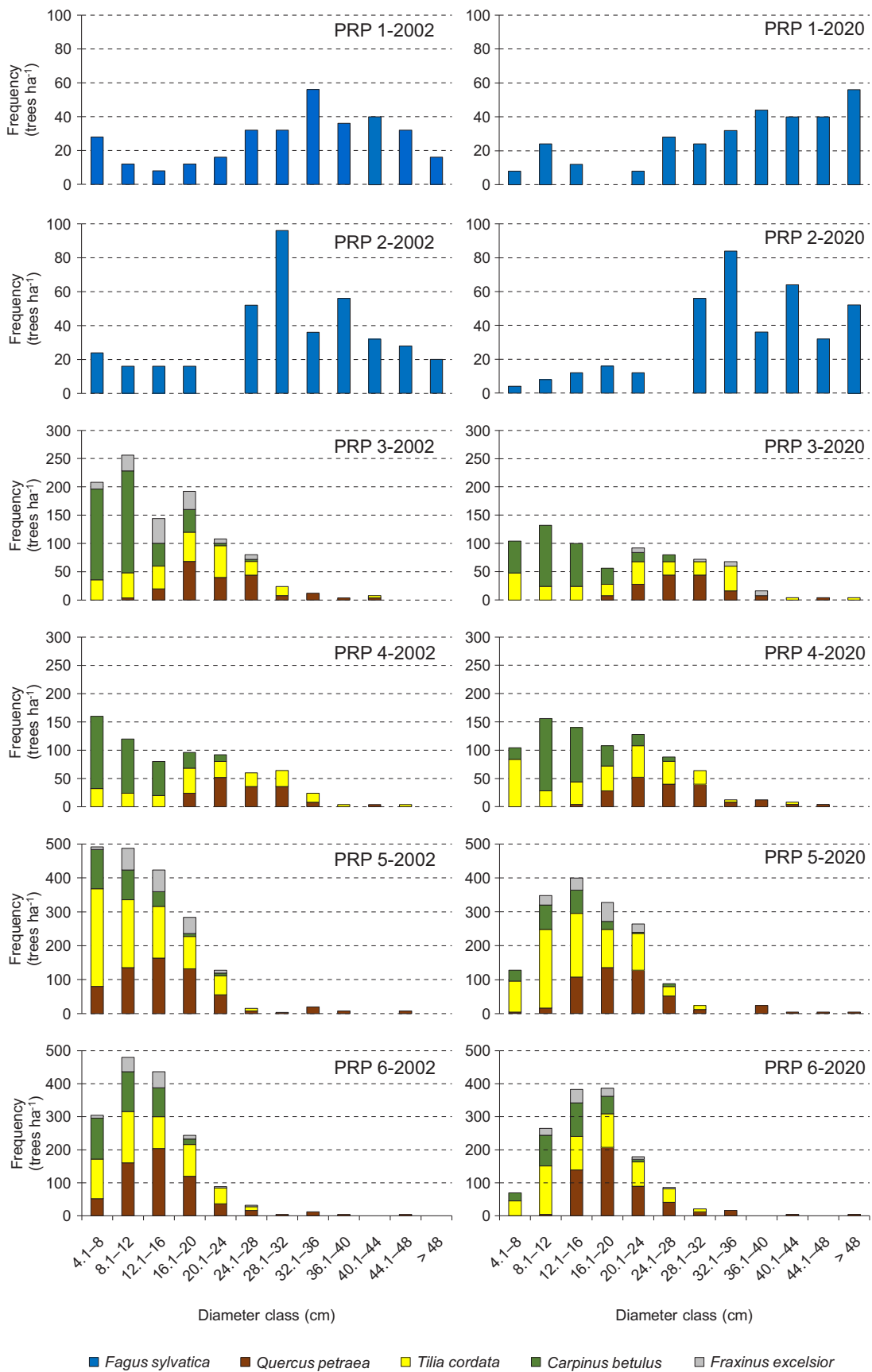


Fig. 2. Histogram of the diameter structure of the tree layer in high forest (PRPs 1–2), coppice with standards (PRPs 3–4), and coppice (PRPs 5–6) in the Doutnáč location differentiated by the main tree species in 2002 (left) and 2020 (right); only tree species with share $\geq 5\%$ are shown

5–6), respectively. While an overall increase of the stand volume occurred in the high forest over the entire period, it increased in the coppice with standards and coppice until 2014, and then it decreased. On PRP 1–2, 95% of the volume represented beech. On PRPs 3–4, small-leaved lime (29–31%) and sessile oak (26–30%) were the dominant tree species. Similarly, sessile oak (42–44%) and small-leaved lime (34–37%) reached the largest volumes on PRPs 4–5. The mean annual increment (MAI) reached $5.96 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in 2020 in the high forest, while MAI was lower by 56% and 60% in the coppice with standards and coppice, respectively.

The diameter frequencies of the tree layer in 2002 and 2020 showed different structures and dynamics (Fig. 2). On PRPs 1–2, two layers were distinguished, in these beech dominated with the most frequency diameter classes from 28 to 36 cm in 2002, while the diameter structure was right-sided in 2020. On PRPs 3–4, the stands had the overall character of the selection structure. At the same time, hornbeam was the dominant tree species in the lower storey and lime with oak in the upper storey of the coppice with standards plots. PRPs 5–6 also showed features of the selection structure based on diameter structure. However, lime was the dominant tree species in the coppice. During the monitored 18 years, the number of trees in the thinnest diameter class (4–8 cm) decreased by 20, 56–84, and 236–364 trees ha^{-1} on PRPs 1–2, PRPs 3–4, and PRP 5–6, respectively.

Stand biodiversity

In terms of species diversity, the species richness of the tree layer was medium from 2002 to 2020 in the high forest (PRPs 1–2), high in the coppice (PRPs

5–6) and very high in the coppice with standards (PRPs 3–4; Table 4). Until 2020, there was a slight increase in species richness on all PRPs except for high forest. The species heterogeneity of the tree layer and species evenness were low in 2002–2020 on PRPs 1–2, medium on PRPs 5–6, high on PRPs 3–4. The diversity was relatively stable in all the variants during the observed period.

On the one hand, the horizontal structure was random with a tendency to regular distribution in the case of high forest during the monitored years. On the other hand, the spatial pattern of trees was significantly aggregated on other PRPs, especially in the coppice. The vertical structure within the PRPs (not variants) was relatively variable ($A=0.189\text{--}0.700$), ranging from a low (PRPs 1–2 in 2002) to medium (in 2020) to fairly diversified vertical diversity, which consists of several (3–4) storeys on PRPs 3–6. It slightly increased on all plots except the coppice during the monitored years, where it decreased more significantly between 2014 and 2020.

The height and diameter differentiation of stands was predominantly medium except for the low differentiation in the case of the coppice. At the end of the study period, the diameter differentiation increased in the coppice with standards and decreased in the high forest. Height differentiation increased on all PRPs. In terms of total diversity, an uneven structure ($B = 6.545\text{--}6.742$) was observed on PRPs 1–2 and a very diverse structure ($B=9.228\text{--}10.623$) on PRPs 3–6. Stand variability slightly increased during the study period on all PRPs except PRP 2, where a slight decrease in the second half of the study period occurred (Table 4).

Table 4. Indices describing the diversity of the tree layer in high forest (PRPs 1–2), coppice with standards (PRPs 3–4), and coppice (PRPs 5–6) in the Doutnác location in 2002, 2008, 2014, and 2020; the table shows the average values for the two plots; an increase in the values during dynamics is highlighted in grey

PRP	Year	Species richness	Species heterogeneity	Species evenness	Horizontal structure	Vertical structure	Diameter differentiation	Height differentiation	Total diversity
1–2	2002	0.503	0.105	0.175	1.137	0.209	0.424	0.254	6.628
	2008	0.502	0.105	0.176	1.134	0.214	0.417	0.263	6.738
	2014	0.501	0.106	0.177	1.132	0.223	0.407	0.275	6.755
	2020	0.340	0.091	0.194	1.052	0.444	0.347	0.274	6.652
3–4	2002	1.162	0.737	0.772	0.960	0.676	0.393	0.281	10.186
	2008	1.153	0.737	0.772	0.922*	0.674	0.396	0.304	10.285
	2014	1.147	0.738	0.773	0.894*	0.670	0.403	0.331	10.403
	2020	1.318	0.734	0.734	0.881*	0.692	0.417	0.357	10.463
5–6	2002	0.864	0.577	0.660	0.716*	0.649	0.323	0.233	9.465
	2008	0.860	0.580	0.664	0.716*	0.658	0.321	0.253	9.393
	2014	0.855	0.585	0.669	0.720*	0.670	0.318	0.277	9.310
	2020	0.937	0.588	0.651	0.736*	0.557	0.320	0.288	9.729

Notes: Species richness – Margalef D index, Species heterogeneity – Shannon H' index, Species evenness – Pielou E index, Horizontal structure – Clark-Evans aggregation R index, Vertical structure – Arten-profile A index, – Diameter differentiation – Földner TMD index, Height differentiation – Földner TMh index, Total diversity – Jaehne-Dohrenbusch B index; * statistically significant ($p < 0.05$) aggregated horizontal structure.

Structure and dynamics of deadwood

The deadwood volume ranged from 1.7 (PRP 1) to 16.2 m³ ha⁻¹ (PRP 6) and reached 0.2–9.8% of the total stand volume in 2002. The proportion of lying deadwood prevailed over the standing by 22% at the beginning of the monitoring (Table 5). Until 2014, the proportion of deadwood increased only imperceptibly. A significant increase in deadwood occurred only between 2014 and 2020. In 2020, the proportion of deadwood in the total stand volume ranged from 4.1% (high forest) to 14.3% (coppice). Specifically, the lowest deadwood proportion was on PRP 4 (18.3 m³ ha⁻¹) in 2020, i.e., 6.2% of the stand volume compared to the highest proportion on PRP 6 (35.4 m³ ha⁻¹), i.e., 15.6% of stand volume. In 2020, the proportion of standing deadwood prevailed by 40% over logs.

Regarding the representation of tree species in standing dead wood, dominating oak (43.4%) is followed by spruce (15.3%), lime (13.4%), and

hornbeam (10.3%). In terms of the degree of decomposition of standing deadwood, the 1st and 2nd degree (55.5 and 29.4%) were the most represented, less the 3rd degree (17.6%) and the least was the 4th degree (2.4%; Table 5). In terms of the degree of decomposition of lying deadwood, the 3rd and 2nd degrees (60.0 and 20.0%) were the most occurred, the 4th degree was less represented (10.9%), and the least belonged to the 1st degree (9.1%). The horizontal structure of standing and lying deadwood was mainly random, and it was clustered only for lime in 2014 and 2020.

Radial growth and climate effect

Beech (1.98 mm) and larch (1.98 mm) showed the highest mean radial growth compared to the lowest, rowan (0.92 mm) and ash (1.00 mm; Table 6). Autocorrelation AR1 showed similarity of all tree species (0.45–0.66). Results of EPS were significant (EPS > 0.85) in the case of beech (EPS=0.95), oak (EPS=0.96), Norway maple (EPS=0.88), and ash

Table 5. The volume of standing, lying, and total deadwood based on the degrees of decomposition in high forest (PRPs 1–2), coppice with standards (PRPs 3–4), and coppice (PRPs 5–6) in the Doutnáč location in 2002, 2008, 2014, and 2020; the table shows the average values for the two plots; an increase in the values during dynamics is highlighted in grey

PRP	Year	Dead wood (m ³ ha ⁻¹)										Total (m ³ ha ⁻¹)	Proportion in the total stand volume (%)
		Standing (stumps)					Lying (logs)						
		Decomposition degree											
1.	2.	3.	4.	(%)	1.	2.	3.	4.	(%)				
1–2	2002	0.5	0.5	0.0	0.0	40.5	0.2	1.1	0.0	0.0	59.5	2.2	0.4
	2008	0.2	1.7	0.0	0.0	51.0	0.1	1.1	0.2	0.0	49.0	3.2	0.7
	2014	0.1	2.8	0.0	0.0	87.0	0.0	0.9	0.0	0.0	13.0	3.8	0.7
	2020	17.0	5.0	0.5	0.0	93.5	0.6	0.5	0.4	0.1	6.5	23.9	4.1
3–4	2002	0.7	1.4	0.6	0.0	29.5	1.3	1.8	1.8	0.1	70.5	7.6	3.7
	2008	1.2	2.4	1.2	0.0	36.5	0.9	0.9	3.9	0.6	63.5	12.9	5.4
	2014	1.6	3.2	1.7	0.0	45.0	0.6	0.3	6.3	0.8	55.0	14.6	5.4
	2020	11.7	3.9	1.4	0.1	73.5	1.0	0.6	4.5	1.2	26.5	22.8	9.2
5–6	2002	2.2	1.8	2.0	0.3	47.0	1.0	2.8	2.8	0.2	53.0	13.1	8.5
	2008	1.8	2.2	3.5	0.5	49.5	0.5	1.4	5.5	0.5	50.5	15.7	8.8
	2014	1.3	2.7	4.5	0.7	47.5	0.0	0.4	8.0	0.7	52.5	18.2	8.3
	2020	14.0	3.1	3.1	0.4	68.0	0.3	0.9	5.8	2.7	32.0	30.1	14.3

Table 6. Characteristics of standardized tree-ring chronologies of tree species in 1960–2020

Species	No. cores (pcs)	Mean RW (mm)	Min–max RW (mm)	Min–max age (yr)	SD	AR1	R-bar	ESP	SNR
<i>Fagus sylvatica</i>	30	1.98	1.27–3.33	55–107	0.87	0.61	0.42	0.95	20.68
<i>Quercus petraea</i>	30	1.13	0.77–1.94	57–171	0.53	0.61	0.35	0.96	21.77
<i>Carpinus betulus</i>	14	1.24	0.91–1.83	50–111	0.58	0.41	0.04	0.35	0.55
<i>Tilia cordata</i>	28	1.32	0.68–2.00	56–111	0.71	0.49	0.07	0.68	2.14
<i>Acer platanoides</i>	30	1.20	0.47–3.60	52–115	0.67	0.45	0.17	0.88	10.08
<i>Larix decidua</i>	5	1.98	1.24–2.97	89–98	1.27	0.66	0.30	0.68	2.13
<i>Sorbus torminalis</i>	2	0.92	0.70–1.15	65–88	0.44	0.53	0.19	0.07	0.08
<i>Fraxinus excelsior</i>	27	1.00	0.58–1.92	74–118	0.48	0.56	0.34	0.94	14.37

Notes: No. cores – number of cores used for analyses, RW – tree ring width, SD – standard deviation, AR1 – first-order autocorrelation, R-bar – inter-series correlation, EPS – expressed population signal (significant numbers EPS > 0.85 are in bold), SNR – signal-to-noise ratio.

(EPS=0.94). The values of EPS in hornbeam, lime, larch, and wild service tree were < 0.85 , and they were not included for other climate analyses. Values of SNR were the highest in oak (SNR=21.77), followed by beech (SNR=20.68). Over the last 20 years

(compared to the preceding 20 years), the radial growth has increased in oak by 7.0%, while the highest decrease was observed in beech (-37.9%).

In the case of comparable sampling depth (beech, oak, lime, maple and ash), the highest mean growth

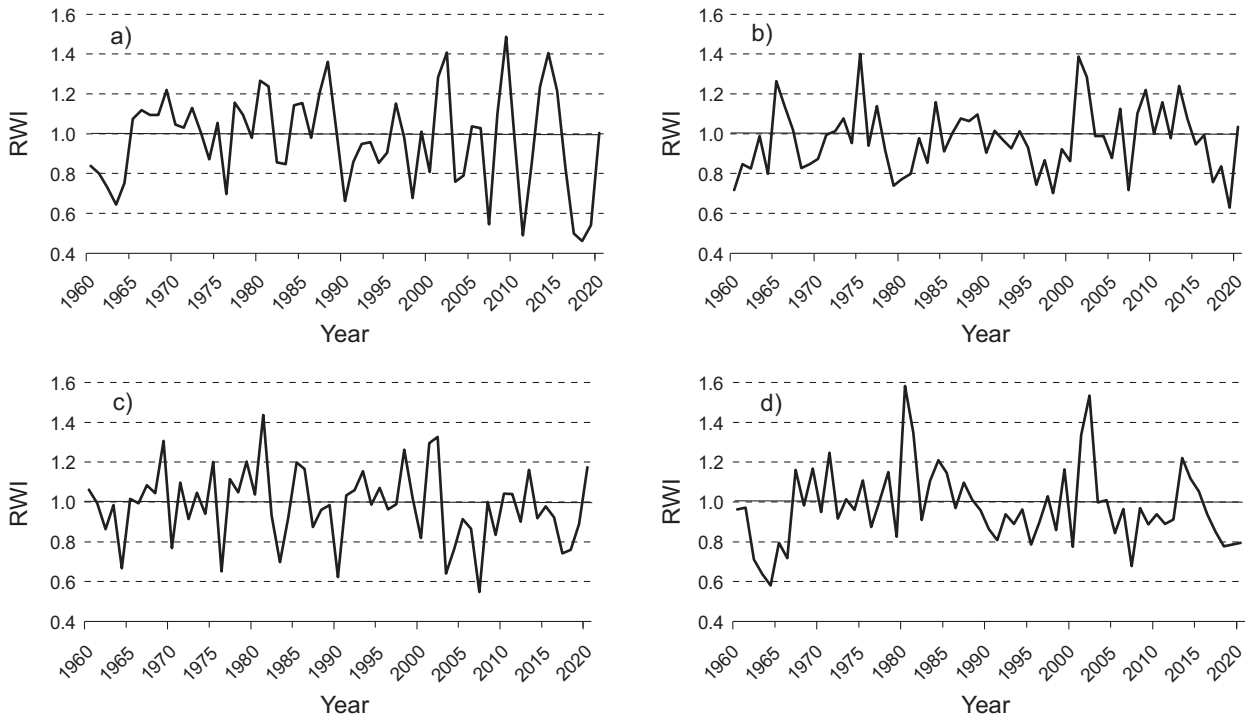


Fig. 3. Standardized ring width chronologies of European beech (a), sessile oak (b), Norway maple (c), and European ash (d) in 1960–2020; RWI – ring width index

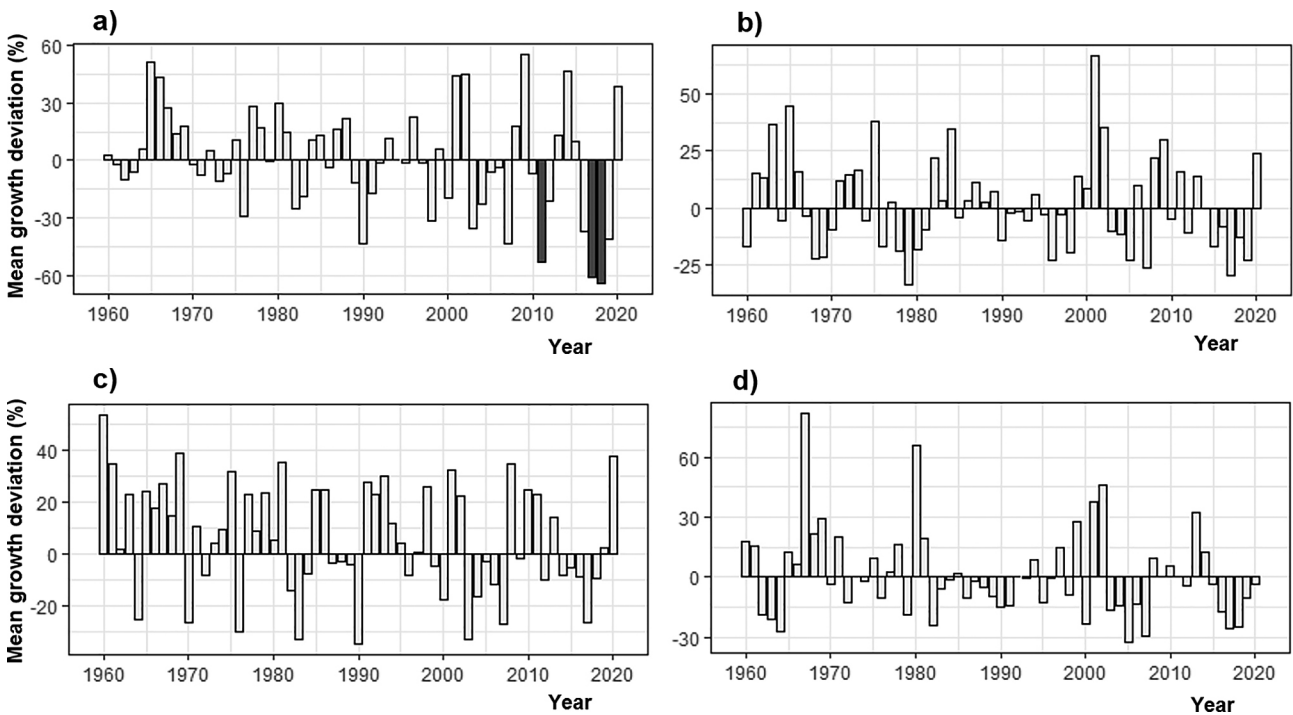


Fig. 4. Pointer years (relative growth change) of European beech (a), sessile oak (b), Norway maple (c), and European ash (d) in 1960–2020; light grey bars – mean growth deviation, dark grey bars – signify significant pointer years with deficient radial growth

variability was observed in beech ($SD=0.87$), while a relatively stable growth was confirmed in ash ($SD=0.48$; Table 6, Fig. 3). In beech and maple, their reduced increment in 1990 was negatively affected by an extreme lack of precipitation (394 mm, with the mean of 544 mm in 1960–2020). In 2007 and 2011, low radial growth in beech was caused by a late frost and European oak leafroller (*Tortrix viridana*) feeding in 2007. In 2016–2019, a significant growth depression was elicited by extremely high temperatures and long-term drought, evenly for other tree species. The reduced increment of sessile oak was caused by tracheomycosis in the 1995–2000 period and European oak leafroller feeding in 2007, as in the case of maple. On the other hand, the radial growth increased after thinning in 1970 and 1981. In maple, growth depressions were caused by a high occurrence of tar spot (*Rhytisma acerinum*) in 1990 and 2004. In the case of ash, the growth depression was elicited by a late frost in 1964 (temperature in March was -2.1 °C, the mean is 3.7 °C), such as in 2007. Conversely, a growth increase noted in 2002 was positively affected by the synergism of a high annual sum of precipitation (713 mm, mean 544 mm) and an above-average temperature (9.4 °C, mean 8.6 °C).

A negative pointer year was observed only for beech in the second part of the studied period, namely 2011, 2018, and 2019 (Fig. 4). The year 2018 was the historically warmest year (10.5 °C, mean 8.6 °C). Similarly, a hot growing season was typical of 2019, primarily June (21.5 °C, mean 16.3 °C). On the other hand, no positive pointer year was observed in oak, maple, and ash. The lowest mean annual growth deviation and the possibility of pointer years were confirmed in the case of maple.

The monthly climatic characteristics (temperatures and precipitation sum) had a significant effect ($p < 0.05$) on the radial growth of the four tree species studied (Fig. 5). The radial growth was affected by climate primarily in the growing season, especially in July of the current year. The temperature (13 significant months) was the key driving factor for the growth compared to the low effect of precipitation (7 months). Generally, the precipitation had a positive and the temperature negative effect on the diameter increment in the studied lowland area. According to tree species, beech was the most sensitive tree species to climate factors (7 months), followed by maple. In comparison, ash (3 months) and oak (4 months) were the most resistant.

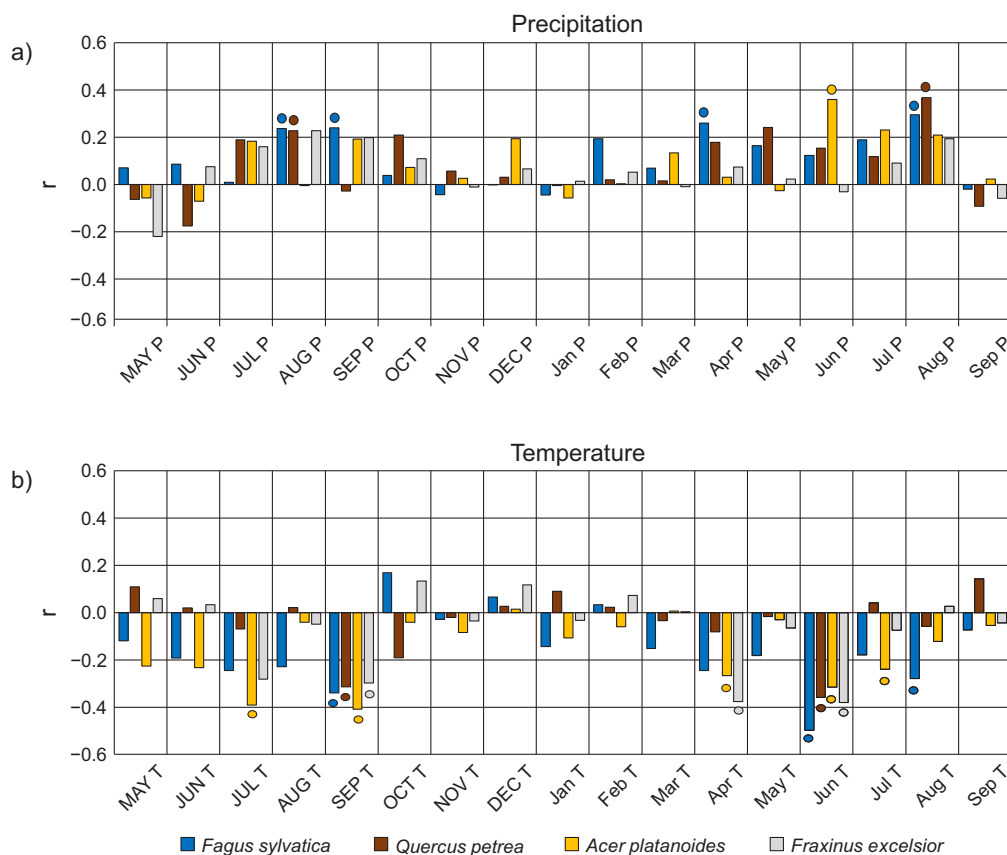


Fig. 5. Coefficients of correlation in the regional residual index tree-ring chronology of European beech, sessile oak, Norway maple, and European ash with the sum of precipitation (P) and monthly average air temperature (T) from May of the previous year (uppercase letters) to September of the current year (lowercase letters) in 1960–2020; statistically significant ($p < 0.05$) values are marked with a circle

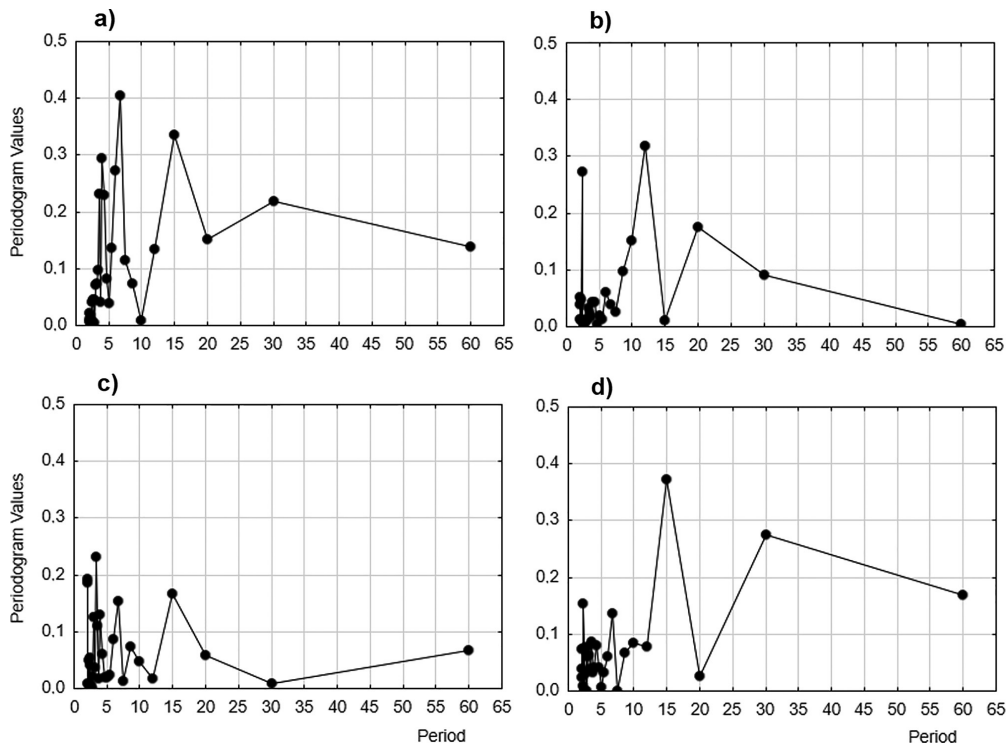


Fig. 6. Single spectral analysis of the indexed ring-width chronology of European beech (a), sessile oak (b), Norway maple (c), and European ash (d) in the Doutnáč location for the 1960–2020 period

Based on cyclic fluctuations in the radial growth of the RWI of the studied tree species using spectral analysis, the most considerable fluctuations in the radial growth were recorded in beech, which is reflected in the highest values periodogram values (Fig. 6). Conversely, the lowest cyclical fluctuations were recorded for maple. Beech and maple recorded 4 to 7 and 15-year cycles in radial growth. Ash recorded 15 and 30-year cycles and oak 12 and 20-year cycles. Overall, the most frequently recorded radial growth cycles were 2 to 7 years and 15 years.

Interaction among stand dynamics, structure, production, diversity, and management

The results of PCA are presented in an ordination diagram showing relationships among forest dynamics, stand structure, biodiversity, timber production, and management (Fig. 7). The first ordination axis explains 64.8% of the data variability, the first two axes together demonstrate 82.2%, and the first four axes even 96.9%. The x-axis illustrates the tree volume height and MAI, and the y-axis represents diameter differentiation and HDR. The basal area was the lowest explanatory variable in the ordination diagram. Stand and tree volume, height, dbh, and MAI were positively correlated to each other while negatively correlated to the stand density, canopy, vertical, and total diversity. Diameter differentiation

was increasing with the stand age. Height differentiation was negatively correlated with HDR. The high forest was characterized by increased production

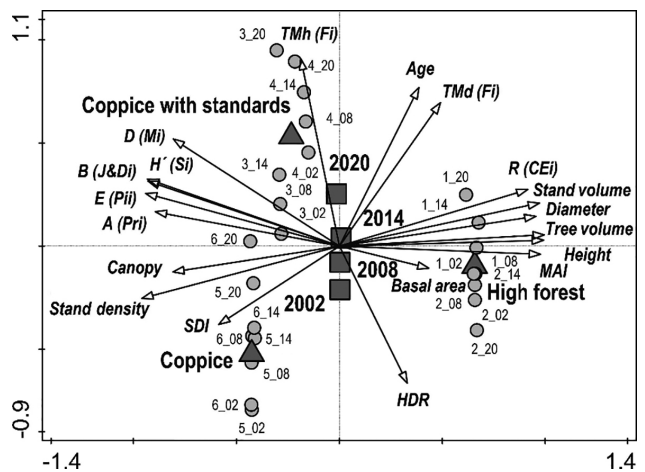


Fig. 7. Ordination diagram showing results of the principal component analysis of relationships between stand structure (stand density, canopy – crown closure, diameter at breast height, height, tree volume, stand volume, age of the stand, SDI – stand density index, HDR – slenderness ratio, MAI – mean annual increment), diversity (D – species richness, H' – species heterogeneity, E – species evenness, R – horizontal structure, A – vertical structure, TM_d – diameter differentiation, TM_h – height differentiation, B – total diversity), management (high forest, coppice with standards, coppice) and time (2002, 2008, 2014, 2020); ■ indicate years of investigation, ▲ signify a type of forest and ● are plots with years

parameters, the coppice by high SDI, canopy, and stand density, while the coppice with standards by high diversity parameters, particularly height differentiation. The highest forest dynamic was observed in the last period (2014–2020). Over the monitored period, the lowest dynamics was noted in the high forest.

Discussion

Stand structure, production, and dynamics

In 2002–2014, the production parameters increased on all PRPs, and they decreased in the 2014–2020 period due to increased tree mortality, except the high forest. In this management variant, the volume increment replaced the loss caused by mortality. The tree mortality ranged from 7% in the high forest to 14 % in the coppice with standards. The higher mortality in the coppice was caused by substantially greater number of younger individuals, higher tree density and faster dynamics of sprouts compared to the high forest. The most considerable changes in the stand structure occurred in the coppice and coppice with standards, concurring with previous studies (Paillet et al., 2010; Müllerová et al., 2015).

The increase in the stand density from 394–1870 to 404–2024 trees per ha in 2002–2014 affected the stand characteristics. In particular, the crown closure was above 92% in our study, whereas it ranges between 64–83% and 85–87% in pure and mixed stands, respectively, in average forest habitats (Pretzsch, 2013). However, the crown projection area is several times larger than the stand area in the case of a combination of light-demanding and shade-tolerant tree species (Pretzsch, 2013). It was identical in our case for the crown projection area, reaching almost six times the stand area in the coppice plot. At the same time, the crown shape changes and the crown efficiency increases due to asymmetric competition (Grams & Andersen, 2007; Štefančík, 2017). High-density stands tend to adapt to the effective trunk and crown ratio, reducing the crown projection area and increasing radiation use efficiency, mainly in mountainous regions with lower mean air temperatures (Bulušek et al., 2016; Černý et al., 2020). In 2014–2020, the number of trees decreased from 404–2024 to 372–1766 per ha, being the highest in the coppice forest.

The stand volume reached the highest values in the coppice and coppice with standards in 2014 (217–276 m³ ha⁻¹), while the maximum in the high forest was attained in 2020 (590 m³ ha⁻¹), again indicating a considerable variability of plots, similarly to the study of Szymura et al. (2014). These results are

comparable with studies evaluating close-to-nature oak-beech forests in Romania at a similar altitude (350–620 m), where the average stand volume was 577 m³ ha⁻¹ and 675 m³ ha⁻¹ in mixed oak forests and pure beech stands, respectively. Even a higher stand volume (635–875 m³ ha⁻¹) was documented in the oak-dominated forests in the same Runcu Grosi Natural Reserve in Romania (Petritan et al., 2014). Contrarily, similar results to our research occurred in Polish forests (Szymura et al., 2014), with a stand volume of 65–370 m³ ha⁻¹. In our case, the high stand volume is primarily related to the previous management because these plots have been transformed into a high forest in the last 50 years. Nevertheless, some authors state that such transformation and impact of the original management may last more than 100 years (Paillet et al., 2010; Müllerová et al., 2015).

For individual management variants, the mean annual increment ranged between 2.15–5.47 m³ ha⁻¹ (in 2002) and 2.36–5.96 m³ ha⁻¹ (in 2020), favouring the high forest. However, it was the highest in 2014 in the coppice and coppice with standards. These results show a more pronounced dynamics of changes after allowing spontaneous development in a former coppice than in the stands converted to a high forest. Similarly, the highest MAI was documented in herb-rich beech high forest (4.7 m³ ha⁻¹) compared to a scree coppice (3.9 m³ ha⁻¹) and coppice with standards (3.7 m³ ha⁻¹) in Broumovsko in eastern Czechia (Vacek et al., 2014). The volume stabilization was supposed to occur in the high forest at the age of 70 (Bruckman et al., 2011). However, the volume may still increase at this age in the case of coppices because the share of the trunk in the stand biomass is different in the high and coppice forests (Suchomel et al., 2012).

In relation to profitability, economic efficiency of dominant oak coppice could be greater compared to high forest or over-mature coppice in study area of central Bohemia (Březina et al., 2020). Moreover, young coppices seem as one of the promising adaptable forest management alternatives, with a better adaptive strategy on extreme sites under water limiting conditions compared to stands established from seeds (Stojanović et al., 2016). On the other hand, this advantage of coppice gradually decreases as coppice sprouts transpire significantly higher (Stojanović et al., 2017). This can be reflected in the overall demand for water in soil, which may be scarce in times of climate change and increasing drought periods (Anderegg et al., 2020).

Stand biodiversity

The results of our study indicate that only minor changes in the stand diversity in the Doutnáč forest complex occurred during the observed 18-year period. In Białowieża National Park forests, most

structural attributes revealed also high stability over last 80 years, but noticeable changes in the tree species composition took place related to declining occurrence of many tree species (Brzeziecki et al., 2018). In our case, more pronounced changes in forest diversity dynamics were only observed in the last period (2014–2020). This trend is probably caused by the short research period, during which the dynamics of the tree layer was not sufficiently reflected, as according to Kucbel et al. (2012). In addition, as reported by Dieler et al. (2017), the knowledge on the impact of management on biodiversity, in general, is often partial, while the key aspects are not fully understood yet. Biber et al. (2015) state that a higher diversity at the forest landscape level is not necessarily associated with less intensive management.

The species composition in our case indicates that mixed stands (hornbeam-oaks) with dominating oak and lime, complementing each other, show a higher tree species diversity than beech-dominated high forests. Compared to the original tree species composition, oak-hornbeam forests naturally occur in lowland habitats. In contrast, acidophilous oak forests typify mid-altitudes and beech forests for submontane and montane areas of Czechia (Chytrý, 2012). Similarly, the highest total diversity was observed in the coppice with standards and coppice compared to low diversity in the high forest. From a long-term point of view, oak absents in the younger classes. On the contrary, it is more significantly replaced by a hornbeam. Similarly, oak together with other tree species (aspen, birch, ash, maple) exhibited large decreases in density, while a hornbeam and lime have increased in importance across a wide range of initial compositional types in Białowieża National Park (Brzeziecki et al., 2016, 2020). We witness a similar situation when coppicing is abandoned, followed by a gradual increase in the canopy cover (Plue et al., 2013; Müllerová et al., 2015). It can be achieved by increasing the proportion of beech and hornbeam, usually leading to more significant shading of the soil surface and worsening the conditions for the herb layer and natural regeneration (Plue et al., 2013).

A loss of diversity in deciduous forests was observed in the previous studies (Bartha et al., 2006; Hédl et al., 2010). A decrease in the abundance of downy oak (*Quercus pubescens* Willd.) and wild service tree has been recorded in Douthnác since the 1950s, as it was the case with the light-demanding species of the herb layer (Průša, 1985). In the evaluated years 2002–2020, the trend of increasing the overall diversity of the tree layer prevailed. However, it subsided after 2014, followed by stagnation and finally by a slight decrease due to increased mortality. As in Douthnác, Hédl et al. (2010) reported analogous phases of stand development of similar forests in Milovice in Central Bohemia. After abandoning the

traditional management, this trend was also demonstrated in oak forests in Denmark (Strandberg et al., 2005) and the Netherlands (Haveman & Schaminée, 2005). However, Heiri et al. (2009) suggest that environmental factors determine the tree species composition at larger scales compared to historical management strategies that are obviously adapted well to the species autecological requirements.

In terms of spatial pattern, the difference between the high forest (with dominant beech and a reasonably regular tree distribution) and the aggregated horizontal structure in mixed hornbeam-oak groves is evident. For these areas, the previous coppice with standards and coppice management led to a more significantly aggregated horizontal structure of the tree layer. Forest management and silvicultural treatments significantly affect the spatial pattern of trees (Vacek et al., 2018; Hájek et al., 2020). In the upper storey, the distribution is rather random (Petritan et al., 2014), while a tendency of increasing clumping with decreasing storeys, or the formation of groups from light-demanding tree species, is evident (Suchomel et al., 2012; Bulušek et al., 2016). In fact, this also applies to our study because individuals on all PRPs were clustered in the lower storey. Generally, close-to-nature management of mixed stands with the high tree species diversity, uneven-aged and spatially irregular forests are the best options to prepare for future uncertainty in time of global climate change (Rößiger et al., 2019; Vacek et al., 2020b).

Structure and dynamics of deadwood

In forest development, the mortality of individual trees is crucial, as it causes changes in diversity (Debeljak, 2006; Burrascano et al., 2008). In addition, the volume and density of deadwood are considered a useful structural indicator of both the diversity of forest ecosystems and naturalness (Bartha et al., 2006; Bölöni et al., 2017). In our case, deadwood volume was lower (on average $14 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) than $241 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ in close-to-nature beech-oak forests in Romania (Petritan et al., 2014), not exceeding $35 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ during our study period. Comparable results were presented by Burrascano et al. (2008), who reported $12 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ and $45 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ in managed and primaeval forests, respectively, in Italy. A higher deadwood volume (median $53 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) is also documented in beech-dominated and oak lowland forests in North-Western and Central Europe with an annual accumulation rate from 0.1 to $19 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ (Vandekerckhove et al., 2009). In our case, the mean annual deadwood accumulation was accelerated during the observed period, reaching $1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. Similar accumulation rates were observed in 545 research plots in beech-dominated forests in North-Western Germany (Meyer & Schmidt, 2011).

The shares of standing and lying deadwood on the plots were variable. The standing deadwood volume on the plots was 55.7% on average. This proportion was significantly higher on the plots with dominated beech in the tree layer (68:32), corresponding to stands in the optimum stage (Debeljak, 2006). The balanced share of the standing to lying deadwood reflects the fact that these stands are relatively young (approximately one hundred years), where competition between individuals still plays a role, and there is no breakdown of the tree layer within the natural development cycle. Higher amount of deadwood and its highest share simultaneously due to the stand volume can be found on the plots with an aggregated structure, higher species variability, and higher competition between trees (Vacek et al., 2015).

The standing deadwood volume was dominated by oak, which may be substantiated by an increased canopy, followed by spruce and lime. In the lying deadwood, oak, hornbeam, beech, and lime were abundant. In terms of decomposition degrees, the 1st and 2nd degrees were the most represented in standing deadwood and the 2nd and 3rd degrees in lying one, indicating the short time since the plots were reserved for natural succession (Debeljak, 2006). Since leaving the forest for natural development, the deadwood volume has shown only a slight increase. Changes in the tree species composition are related to oak (+5%), spruce (+2%), lime (−3.2%), and hornbeam (−2%). The horizontal deadwood distribution is primarily random, corresponding to the results of other authors (Král et al., 2015; Vacek et al., 2015).

In relation to climate change, dead wood plays an important role in carbon flux (Tavankar et al., 2022). Warmer climates indicate faster decomposition and carbon release compared to cooler climates (Russell et al., 2015). In addition, with higher volume of dead wood and richer stand structure (coppice), there is a higher risk of fires. Especially in Mediterranean countries, the consequences of climate change on the fire regime have direct and significant impact on forest ecosystems, due to likely increases in area burnt and in fire intensity and severity (Moriondo et al., 2006).

Radial growth and the climate effect

The individual tree species radial growth in the studied locality showed higher differentiation in beech and lime than oak and ash with lower growth variability. In addition, climatic sensitivity of beech was confirmed by the most increased occurrence of negative pointer years in the last 10 years during ongoing climate change. In the previous 20 years, the radial growth has increased by 7.0% in oak, while it decreased in all of the other studied tree species, particularly in beech (−37.9%). However, that

differentiation of radial growth closely correlates with habitat, altitude, and stand conditions (Rozas et al., 2015; Šimůnek et al., 2021). To a large extent, radial growth, and the associated production potential, are influenced by the tree species mixing (Pretzsch et al., 2020, 2021; Vacek et al., 2021a), air pollution load (Král et al., 2015; Putalová et al., 2019), drought (Steckel et al., 2020), game damage (Cukor et al., 2019a, 2019b; Vacek et al., 2020a), fertilization (Cukor et al., 2017; Gallo et al., 2021) or historical land use (Cukor et al., 2020; Vacek et al., 2021b).

Climatic and growth conditions are generally considered to be principal factors affecting radial growth (Schweingruber et al., 1990; Šimůnek et al., 2019). The radial growth of tree species in the Doutnáč location was negatively affected by the temperature and positively by precipitation, particularly from July to August. The work of Alfaro-Sánchez et al. (2020) found a negative effect on oak growth in connection with the water deficit in the soil from June to July of the current year. Besides that, Andersson et al. (2011) showed that precipitation had a higher effect on oak growth than temperature.

Anyway, the current impact of climate change on growth may not always be well understood, as the growth is influenced by several different factors that play many different roles (Urli et al., 2015). In addition, global warming accelerates the onset of springs, extending the growing season length (Menzel et al., 2006), leading to changes in the growth-climate relationship (Rozas et al., 2015; Netsvetov, 2017). In our case, tracheomycosis in oak and *Rhytisma acerinum* in maple can also be held responsible for harming the growth. The *Tortrix viridana* feeding also negatively affected radial growth. Strong late frosts also reduced radial growth, especially in beech, maple and ash (Gallo et al., 2017; Šimůnek et al., 2019). However, increased competition, which could be eliminated by silvicultural treatments, is also one of the crucial factors influencing growth (Scharnweber et al., 2011).

Beech showed the most considerable fluctuations in radial growth. Generally, beech is more vulnerable than oak to drought and high temperatures in lowlands (Vacek et al., 2019). It can be expected that the beech stands will gradually spread to upper altitude areas and to the north while declining in the south and lower altitudes in relation to climate change (Kramer et al., 2010; Dulamsuren et al., 2017), such as other three species. Contrastingly, the under-represented Norway maple showed the lowest fluctuations in radial growth. It was confirmed by a study from the Krkonoše Mountains, where closely related sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) also achieved the lowest cyclic fluctuations in RWI (Hájek et al., 2021). Cyclically, the most pronounced factor influencing the radial growth of all tree species is air temperature, of which 7-year cycles were recorded in the

Czech Republic (Šimůnek et al., 2020, 2021). There are variations of 7 and 15-year periods in our results, which we attribute to the influence of temperatures. Oak showed 12 and 20-year cycles in radial growth, markedly similar to the solar cycles recorded for beech in the Czech Republic (Šimůnek et al., 2020, 2021).

Conclusion

The study provides significant evidence and examples of how the differently managed forest ecosystems altered their successional dynamics after being reserved for natural succession without human interventions since 2004. The data gathered and evaluated within this research will help us better understand natural processes in the studied forest stands. It brings valuable knowledge for future forest management practice, considering climate change and its impact on forests. The limiting factor of radial growth was the lack of precipitation and high temperature in the growing season in terms of climate. The most climate-sensitive tree species was beech, which belongs to submontane regions by native area of distribution, compared to the resilience of ash and a positive growth increase in oak. For the landscape mosaic, it is recommended to use various silvicultural systems for hornbeam-oak groves and calcareous beech forests: under the current climatic conditions, silviculture utilizing coppice with standards and the backup of admixed tree species to support forest diversity and faster dynamics, and contrarily, the high forest system for the highest production potential.

Acknowledgements

This research was funded by the Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences (IGA 2021/22 Šimková) and the Ministry of Agriculture of the Czech Republic (No. QK21020371). We are grateful to the Czech Hydrometeorological Institute for providing the climate data. We would also like to thank Richard Lee Manore, a native speaker, and Jitka Šišáková, an expert in the field, for checking English. Finally, we also thank three anonymous reviewers and the editor for their constructive comments and suggestions that helped improve the article.

Conflicts of Interest

The authors declare no conflict of interest.

Author Contributions

Conceptualization: K.V., Z.V. and S.V.; methodology: K.V., Z.V., and S.V.; software and analysis: Z.V.,

V.Š. and V.H.; investigation: K.V., M.Š., Z.V., A.P., and I.K.; resources: V.S.; data curation: S.V., Z.V., and V.Š.; writing – original draft preparation: K.V., M.Š., Z.V., S.V., J.G., V.P., I.Š., and I.K.; supervision: S.V. and Z.V.; funding acquisition: M.Š.

References

- Alfaro-Sánchez R, Valdés-Correcher E, Espelta JM, Hampe A & Bert D (2020) How do social status and tree architecture influence radial growth, wood density and drought response in spontaneously established oak forests? *Annals of Forest Science* 77: 49. doi:10.1007/s13595-020-00949-x.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J-H, Allard G, Running SW, Semerci A & Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001.
- Anderegg WR, Trugman AT, Badgley G, Konings AG & Shaw J (2020) Divergent forest sensitivity to repeated extreme droughts. *Nature Climate Change* 10: 1091–1095. doi:10.1038/s41558-020-00919-1.
- Andersson M, Milberg P & Bergman K-O (2011) Low pre-death growth rates of oak (*Quercus robur* L.) —Is oak death a long-term process induced by dry years? *Annals of Forest Science* 68: 159–168. doi:10.1007/s13595-011-0017-y.
- Bartha D, Ódor P, Horváth T, Tímár G, Kenderes K, Standovár T, Bölöni J, Szmorad F, Bodoncz L & Aszalós R (2006) Relationship of tree stand heterogeneity and forest naturalness. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 2: 7–22.
- Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, Riofrio-Dillon G, de Ruffray P, Vidal C, Pierrat J V & Gégout J C (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479: 517–520. doi:10.1038/nature10548.
- Biber P, Borges JG, Moshhammer R, Barreiro S, Botequim B, Brodrechtová Y, Brukas V, Chirici G, Cordero-Debets R, Corrigan E, Eriksson LO, Favero M, Galev E, Garcia-Gonzalo J, Hengeveld G, Kavaliauskas M, Marchetti M, Marques S, Mozgeris G, Navratil R, Nieuwenhuijs M, Orazio C, Paligrov I, Pettenella D, Sedmak R, Smerecek R, Stanislovatis A, Tome M, Trubins R, Tucek J, Vizzarri M, Wallin I, Pretzsch H & Sallnäs O (2015) How sensitive are ecosystem services in European forest landscapes to silvicultural treatment? *Forests* 6: 1666–1695. doi:10.3390/f6051666.

- Bieng MAN, Perot T, De Coligny F & Goreaud F (2013) Spatial pattern of trees influences species productivity in a mature oak–pine mixed forest. *European Journal of Forest Research* 132: 841–850. doi: 10.1007/s10342-013-0716-z
- Birks HJB (2005) Mind the gap: how open were European primeval forests? *Trends in Ecology & Evolution* 20: 154–156. doi:10.1016/j.tree.2005.02.001.
- Blaser S, Prati D, Senn-Irlet B & Fischer M (2013) Effects of forest management on the diversity of deadwood-inhabiting fungi in Central European forests. *Forest Ecology and Management* 304: 42–48. doi:10.1016/j.foreco.2013.04.043.
- Bohn U & Neuhäusl R (2000) Karte der natürlichen Vegetation Europas 1:2 500 000. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Bölöni J, Ódor P, Ádám R, Keeton WS & Aszalós R (2017) Quantity and dynamics of dead wood in managed and unmanaged dry-mesic oak forests in the Hungarian Carpathians. *Forest Ecology and Management* 399: 120–131.
- Bradshaw RHW, Hannon GE & Lister AM (2003) A long-term perspective on ungulate-vegetation interactions. *Forest Ecology and Management* 181: 267–280.
- Březina D, Kadavý J, Kneifl M & Michal J (2020) Comparison of economic efficiency of management systems with prevailing representation of Sessile Oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) in the territory of Křivoklátsko Forest Park (Czech Republic). *Forests* 11: 447. doi:10.3390/f11040447.
- Bruckman VJ, Yan S, Hochbichler E & Glatzel G (2011) Carbon pools and temporal dynamics along a rotation period in *Quercus* dominated high forest and coppice with standards stands. *Forest Ecology and Management* 262: 1853–1862. doi:10.1016/j.foreco.2011.08.006.
- Brzeziecki B, Bielak K, Bolibok L, Drozdowski S, Zajaczkowski J & Żybura H (2018) Structural and compositional dynamics of strictly protected woodland communities with silvicultural implications, using Białowieża Forest as an example. *Annals of Forest Science* 75: 1–15. doi:10.1007/s13595-018-0767-x.
- Brzeziecki B, Pommerening A, Miścicki S, Drozdowski S & Żybura H (2016) A common lack of demographic equilibrium among tree species in Białowieża National Park (NE Poland): evidence from long term plots. *Journal of Vegetation Science* 27: 460–469. doi:10.1111/jvs.12369.
- Brzeziecki B, Woods K, Bolibok L, Zajaczkowski J, Drozdowski S, Bielak K & Żybura H (2020) Over 80 years without major disturbance, late successional Białowieża woodlands exhibit complex dynamism, with coherent compositional shifts towards true old-growth conditions. *Journal of Ecology* 108: 1138–1154. doi:10.1111/1365-2745.13367.
- Bulušek D, Vacek Z, Vacek S, Král J, Bílek L & Králíček I (2016) Spatial pattern of relict beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *Journal of Forest Science* 62: 293–305. doi:10.17221/22/2016-JFS.
- Burrascano S, Lombardi F & Marchetti M (2008) Old-growth forest structure and deadwood: are they indicators of plant species composition? A case study from central Italy. *Plant Biosystems* 142: 313–323. doi:10.1080/11263500802150613.
- Černý J, Pokorný R, Vejputsková M, Šrámek V & Bednář P (2020) Air temperature is the main driving factor of radiation use efficiency and carbon storage of mature Norway spruce stands under global climate change. *International Journal of Biometeorology* 64: 1599–1611. doi:10.1007/s00484-020-01941-w.
- Černý V (1949) Karlštejnské panství ve vývoji šesti století. *Časopis společnosti přátel starožitností* 57: 77–86.
- Chamagne J, Tanadini M, Frank D, Matula R, Paine CET, Philipson CD, Svátek M, Turnbull LA, Volářík D & Hector A (2017) Forest diversity promotes individual tree growth in central European forest stands. *Journal of Applied Ecology* 54: 71–79. doi:10.1111/1365-2664.12783.
- Chytrý M (2012) Vegetation of the Czech Republic: diversity, ecology, history and dynamics. *Preslia* 84: 427–504.
- Clark PJ & Evans FC (1954) Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology* 35: 445–453. doi:10.2307/1931034.
- Crookston NL & Stage AR (1999) Percent canopy cover and stand structural statistics from the Forest Vegetation Simulator. RMRS-GTR-24. USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, Utah, USA. doi:10.2737/RMRS-GTR-24.
- Cukor J, Linhart L, Vacek Z, Baláš M & Linda R (2017) The effects of Alginite fertilization on selected tree species seedlings performance on afforested agricultural lands. *Central European Forestry Journal* 63: 48–56. doi:10.1515/forj-2017-0001.
- Cukor J, Vacek Z, Linda R, Sharma RP & 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. doi:10.1371/journal.pone.0221082.
- Cukor J, Vacek Z, Linda R, Vacek S, Marada P, Šimůnek V & Havránek F (2019b) 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, 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.
- Debeljak M (2006) Coarse woody debris in virgin and managed forests. *Ecological Indicators* 6: 733–742. doi:10.1016/j.ecolind.2005.08.031.
- Dieler J, Uhl E, Biber P, Müller J, Rötzer T & Pretzsch H (2017) Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *European Journal of Forest Research* 136: 739–766. doi:10.1007/s10342-017-1056-1.
- Dulamsuren C, Hauck M, Kopp G, Ruff M & Leuschner C (2017) European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). *Trees* 31: 673–686.
- Fridman J & Walheim M (2000) Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management* 131: 23–36. doi:10.1016/S0378-1127(99)00208-X.
- Fritts HC (1976) *Tree rings and climate*. London, Ed. Academic Press Inc., Tucson, Arizona, U.S.A.
- Füldner K (1995) Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv* 66: 235–606.
- Gallo J, Baláš M, Linda R & Kuneš I (2017) Growth performance and resistance to ground late frosts of *Fagus sylvatica* L. plantation treated with a brassinosteroid compound. *Journal of Forest Science* 63: 117–125. doi:10.17221/67/2016-JFS.
- Gallo J, Baláš M, Linda R & Kuneš I (2020) The effects of planting stock size and weeding on survival and growth of small-leaved lime under drought-heat stress in the Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science* 137: 43–66.
- 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. doi:10.2478/forj-2021-0009.
- Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, Jonsson M, Gustafsson L, Kjellander P, Ruiz-Jaen MC, Fröberg M, Stendahl J, Philipson CD, Mikusinski G, Andersson E, Westerlund B, Andrén H, Moberg E, Moen J & Bengtsson J (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications* 4: 1340.
- Grams TE & Andersen CP (2007) Competition for resources in trees: physiological versus morphological plasticity. *Progress in Botany* 68: 356–381. doi:10.1007/978-3-540-36832-8_16.
- Hájek V, Vacek Z, Vacek S, Bílek L, Prausová R, Linda R, Bulušek D & Králíček I (2020) Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years. *Central European Forestry Journal* 66: 202–217. doi:10.2478/forj-2020-0011.
- Hájek V, Vacek S, Vacek Z, Cukor J, Šimůnek V, Šimková M, Prokúpková A, Králíček I & Bulušek D (2021) Effect of climate change on the growth of endangered scree forests in Krkonoše National Park (Czech Republic). *Forests* 12: 1127. doi:10.3390/f12081127.
- Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, Sollins P, Gregory SV, Lattin JD, Anderson NH, Cline SP, Aumen NG, Sedell JR, Lienkaemper GW, Cromack KJr & Cummins KW (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133–302.
- Haveman R & Schaminée JHJ (2005) Floristic changes in abandoned oak coppice forests in the Netherlands with some notes on apomictic species. *Botanika Chronika* 18: 149–160.
- Hédl R, Kopecký M & Komárek J (2010) Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions* 16: 267–276. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00637.x.
- Heiri C, Wolf A, Rohrer L & Bugmann H (2009) Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: structure, composition, and the influence of former management. *Ecological Applications* 19: 1920–1934.
- Hobi ML, Commarmot B & Bugmann H (2015) Pattern and process in the largest primeval beech forest of Europe (Ukrainian Carpathians). *Journal of Vegetation Science* 26: 323–336. doi:10.1111/jvs.12234.
- Jactel H & Brockerhoff EG (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10: 835–848. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x.
- Jactel H, Gritti ES, Drossler L, Forrester DI, Mason WL, Morin X, Pretzsch H & Castagnérol B (2018) Positive biodiversity-productivity relationships in forests: climate matters. *Biology Letters* 14: 20170747. doi:10.1098/rsbl.2017.0747.
- Jaehne SC & Dohrenbusch A (1997) Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 116: 333–345.
- Janík D, Šamonil P, Vrška T, Adam D, Unar P, Hort L & Král K (2008) Doutháč - monitoring lokality ponechané samovolnému vývoji. Doutháč - monitoring of the locality left to spontaneous development. *Folia Forestalia Bohemica* 9, Lesnická práce s.r.o., Kostelec nad Černými lesy.
- Jourdan M, Cordonnier T, Dreyfus P, Rioud C, de Coligny F & Morin X (2021) Managing mixed stands can mitigate severe climate change impacts on French alpine forests. *Regional Environmental Change* 21: 1–15. doi:10.1101/2020.06.13.149856.

- Kalis J, Merkt J & Wunderlich J (2003) Environmental changes during the Holocene climatic optimum in central Europe - human impact and natural causes. *Quaternary Science Reviews* 22: 33–79. doi:10.1016/S0277-3791(02)00181-6.
- Kolström M, Lindner M, Vilén T, Maroschek M, Seidl R, Lexer MJ, Netherer S, Kremer A, Delzon S, Barbati A, Marchetti M & Corona P (2011) Reviewing the Science and Implementation of Climate Change Adaptation Measures in European Forestry. *Forests* 2: 961–982. doi:10.3390/f2040961.
- Körner C & Basler D (2010) Phenology under global warming. *Science* 327: 1461–1462. doi:10.1126/science.1186473.
- Král J, Vacek S, Vacek Z, Putalová T, Bulušek D & Štefančík I (2015) Structure, development and health status of spruce forests affected by air pollution in the western Krkonoše Mts. in 1979–2014. *Lesnický časopis – Forestry Journal* 61: 175–187.
- Kramer K, Degen B, Buschbom J, Hickler T, Thuiller W, Sykes MT & de Winter W (2010) Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change – range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecology and Management* 259: 2213–2222. doi:10.1016/j.foreco.2009.12.023.
- Kucbel S, Saniga M, Jaloviar P & Vencurik J (2012) Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the north-western Carpathians: A 40-years perspective. *Forest Ecology and Management* 264: 125–133. doi:10.1016/j.foreco.2011.10.011.
- Kuehne C, Donath C, Müller-Using SI & Bartsch N (2008) Nutrient fluxes via leaching from coarse woody debris in a *Fagus sylvatica* forest in the Solling Mountains, Germany. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 2405–2413. doi:10.1139/X08-088.
- Kuuluvainen T, Angelstam P, Frelich L, Jöggiste K, Koivula M, Kubota Y, Lafleur B & Macdonald E (2021) Natural disturbance-based forest management: moving beyond retention and continuous-cover forestry. *Frontiers in Forests and Global Change* 4: 629020. doi:10.3389/ffgc.2021.629020.
- Lassauce A, Paillet Y, Jactel H & Bouget C (2011) Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators* 11: 1027–1039. doi:10.1016/j.ecolind.2011.02.004.
- Ložek V, Kubíková J & Špryňar P (2005) Chráněná území ČR, svazek VIII: Kapitola Karlštejn. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR Praha, EkoCentrum Brno, pp. 630–637.
- Margalef R (1958) Information theory in ecology. *General Systems* 3: 36–71.
- MCPFE (2003) Improved pan-European indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting: Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Liaison Unit Vienna, Vienna, Austria.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A, Chmielewski FM, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl Å, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatczak K, Måge F, Mestre A, Nordli Ø, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheifinger H, Striz M, Susnik A, Van Vliet AJH, Wielgolaski F-E, Zach S & Züst A (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12: 1969–1976. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x.
- Meyer P & Schmidt M (2011) Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *Forest Ecology and Management* 261: 342–352. doi:10.1016/j.foreco.2010.08.037.
- Moriondo M, Good P, Durao R, Bindi M, Giannakopoulos C & Corte-Real J (2006) Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Climate Research* 31: 85–95. doi:10.3354/cr031085.
- Müllerová J, Hédl R & Szabó P (2015) Coppice abandonment and its implications for species diversity in forest vegetation. *Forest Ecology and Management* 343: 88–100.
- Müllerová J, Szabó P & Hédl R (2014) The rise and fall of traditional forest management in southern Moravia: A history of the past 700 years. *Forest Ecology and Management* 331: 104–115.
- Netsvetov M, Sergeev M, Nikulina V, Korniyenko V & Prokopuk Y (2017) The climate to growth relationship of pedunculate oak in steppe. *Dendrochronologia* 44: 31–38. doi:10.1016/j.dendro.2017.03.004.
- Neuwirth B, Schweingruber FH & Winiger M (2007) Spatial patterns of central European pointer years from 1901 to 1971. *Dendrochronologia* 24: 79–89. doi:10.1016/j.dendro.2006.05.004.
- Paillet Y, Bergès L, Hjältén J, Ódor P, Avon C, Bernhard-Römermann M, Bijlsma RJ, De Bruyn L, Fuhr M, Grandin U, Kanka R, Lundin L, Luque S, Magura T, Matesanz S, Mészáros I, Segastia MT, Schmidt W, Standovár T, Tothmérész B, Uotila A, Valladares F, Vellak K & Virtanen R (2010) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24: 101–112. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x.
- Petráš R & Pajtk J (1991) Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis* 37: 49–56.

- Petritan IC, Marzano R, Petritan AM & Lingua E (2014) Overstorey succession in a mixed *Quercus petraea*–*Fagus sylvatica* old growth forest revealed through the spatial pattern of competition and mortality. *Forest Ecology and Management* 326: 9–17. doi:10.1016/j.foreco.2014.04.017.
- Pielou EC (1975) *Ecological diversity*. Wiley, New York, USA.
- Plue J, Van Gils B, De Schrijver A, Peppeler-Lisbach C, Verheyen K & Hermy M (2013) Forest herb layer response to long-term light deficit along a forest developmental series. *Acta Oecologica* 53: 63–72. doi:10.1016/j.actao.2013.09.005.
- Pretzsch H & Schütze G (2009) Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research* 128: 183–204. doi:10.1007/s10342-008-0215-9.
- Pretzsch H (2006) Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald* 61: 1158–1159.
- Pretzsch H, Biber P, Schütze G, Kemmerer J & Uhl E (2018) Wood density reduced while wood volume growth accelerated in Central European forests since 1870. *Forest Ecology and Management* 429: 589–616.
- Pretzsch H, Hilmers T, Uhl E, Bielak K, Bosela M, del Rio M, Dobor L, Forrester DI, Nagel TA, Pach M, Avdagić A, Bellan M, Binder F, Boncina A, Bravo F, de Dios Garcia J, Dinca L, Drozdowski S, Giammarchi F, Hoehn M, Ibrahimspahić A, Jaworski A, Klopčič M, Kurylyak V, Levesque M, Lombardi F, Matović B, Ordóñez C, Petras R, Rubio-Cuadrado A, Stojanovic D, Skrzyżewski J, Stajić B, Svoboda M, Versace S, Zlatanov T & Tognetti R (2021) European beech stem diameter grows better in mixed than in mono-specific stands at the edge of its distribution in mountain forests. *European Journal of Forest Research* 140: 127–145.
- Pretzsch H, Steckel M, Heym M, Biber P, Ammer C, Ehbrecht M, Bielak K, Bravo F, Ordóñez C, Collet C, Vast F, Droessler L, Brazaitis G, Jansons A, Coll L, Löf M, Aldea J, Korboulewsky N, Reventlow DOJ, Nothdurft A, Engel M, Pach M, Skrzyżewski J, Pardos M, Ponnete Q, Sitko R, Fabrika M, Svoboda M, Černý J, Wolff A, Ruiz-Peinado R & del Río M (2020) Stand growth and structure of monospecific and mixed-species stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research* 139: 349–367. doi:10.1007/s10342-019-01233-y.
- Průša E (1985) *Die böhmischen und mährischen Urwälder*. Vegetace ČSSR, A15. Academia, Praha.
- 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. doi:10.2478/forj-2019-0004.
- Pyttel PL, Fischer UF, Suchomel C, Gärtner SM & Bauhus J (2013) The effect of harvesting on stump mortality and re-sprouting in aged oak coppice forests. *Forest Ecology and Management* 289: 18–27.
- Reineke LH (1933) Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research* 46: 627–638.
- Remeš J, Bílek L, Novák J, Vacek Z, Vacek S, Putalová T & Koubek L (2015) Diameter increment of beech in relation to social position of trees, climate characteristics and thinning intensity. *Journal Forest Science* 61: 456–464. doi:10.17221/75/2015-JFS.
- Rohner B, Bigler C, Wunder J, Brang P & Bugmann H (2012) Fifty years of natural succession in Swiss forest reserves: changes in stand structure and mortality rates of oak and beech. *Journal of Vegetation Science* 23: 892–905. doi:10.1111/j.1654-1103.2012.01408.x.
- Rößiger G, Kulla L & Bošela M (2019) Changes in growth caused by climate change and other limiting factors in time affect the optimal equilibrium of close-to-nature forest management. *Central European Forestry Journal* 65: 180–190. doi:10.2478/forj-2019-0023.
- Rozas V, Camarero JJ, Sangüesa-Barreda G, Souto M & García-González I (2015) Summer drought and ENSO-related distinctly drive *Fagus sylvatica* growth near the species rear-edge in northern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* 201: 153–164. doi:10.1016/j.agrformet.2014.11.012.
- Russell MB, Fraver S, Aakala T, Gove JH, Woodall CW, D'Amato AW & Ducey MJ (2015) Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review. *Forest Ecology and Management* 350: 107–128. doi:10.1016/j.foreco.2015.04.033.
- Sabatini FM, Burrascano S, Keeton WS, Levers C, Lindner M, Pötzschner F, Verkerk PJ, Bauhus J, Buchwald E, Chaskovsky O, Debaive N, Horvath F, Garbino M, Grigoriadis N, Lombardi F, Marques Duarte I, Meyer P, Midteng R, Mikac S, Mikolas M, Motta R, Mozgeris G, Nunes L, Panayotov M, Ódor P, Ruete A, Simovski B, Stillhard J, Svoboda M, Szwagrzyk J, Tikkanen OP, Volosyanchuk R, Vrska T, Zlatanov T & Kuemmerle T (2018) Where are Europe's last primary forests? *Diversity and Distributions* 24: 1426–1439. doi:10.1111/ddi.12778.
- Šamonil P (2007) Uniqueness of limestone soil-forming substrate in the forest ecosystem classifi-

- cation. *Journal of Forest Science* 53: 149–161. doi:10.17221/2014-JFS.
- Saniga M, Balanda M, Kucbel, S & Pittner J (2014) Four decades of forest succession in the oak-dominated forest reserves in Slovakia. *iForest* 7: 324–332. doi:10.3832/ifor0996-007.
- Scharnweber T, Manthey M, Criegee C, Bauwe A, Schröder C & Wilmking M (2011) Drought matters – Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *Forest Ecology and Management* 262: 947–961. doi:10.1016/j.foreco.2011.05.026.
- Schweingruber FH, Eckstein D, Serre-Bachet F & Braker OU (1990) Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia* 8: 9–38.
- Shannon CE (1948) A mathematical theory of communications. *The Bell System Technical Journal* 27: 379–423. doi:10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x.
- Šimůnek V, Sharma RP, Vacek Z, Vacek S & Hůnová I (2020) Sunspot area as unexplored trend inside radial growth of European beech in Krkonoše Mountains: a forest science from different perspective. *European Journal of Forest Research* 139: 999–1013. doi:10.1007/s10342-020-01302-7.
- Šimůnek V, Vacek Z, Vacek S, Králíček I & Vančura K (2019) Growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) natural forests: Dendroclimatic study from Krkonoše National Park. *Central European Forestry Journal* 65: 92–102. doi:10.2478/forj-2019-0010.
- Šimůnek V, Vacek Z, Vacek S, Ripullone F, Hájek V & D’Andrea G (2021) Tree rings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) indicate the relationship with solar cycles during climate change in Central and Southern Europe. *Forests* 12: 1–22. doi:10.3390/f12030259.
- Šmilauer P, Lepš J (2014) *Multivariate analysis of ecological data using Canoco 5*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Spetich AM, Liechty HO, Stanturf JA, Marion DA, Luckow K, Meier CE & Guldin JM (2002) Coarse woody debris of a preresoration shortleaf pine-bluestem forest: Proceedings of the eleventh biennial southern silvicultural research conference (ed. by KW Outcalt), 22–22. March 2001, Knoxville, Tennessee, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, Asheville.
- Steckel M, del Río M, Heym M, Aldea J, Bielak K, Brazaitis G, Černý J, Coll L, Collet C, Ehbrecht M, Jansons A, Nothdurft A, Pach M, Pardos M, Ponette Q, Reventlow D, Sitko R, Svoboda M, Vallet P, Wolff B & Pretzsch H (2020) Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management* 461: 117908. doi:10.1016/j.foreco.2020.117908.
- Štefančík I (2017) Crown development of beech crop trees under different thinning regimes. *Journal of Forest Science* 63: 173–181. doi:10.17221/117/2016-JFS.
- Štícha V, Kupka I, Zahradník D & Vacek S (2010) Influence of micro-relief and weed competition on natural regeneration of mountain forests in the Šumava Mountains. *Journal of Forest Science* 56: 218–224. doi:10.17221/28/2009-JFS.
- Stojanović M, Čater M, Pokorný R (2016) Responses in young *Quercus petraea*: coppices and standards under favourable and drought conditions. *Dendrobiology* 76: 127–135. doi:10.12657/denbio.076.012.
- Stojanović M, Szatniewska J, Kyselová I, Pokorný R & Čater M (2017) Transpiration and water potential of young *Quercus petraea* (M.) Liebl. coppice sprouts and seedlings during favourable and drought conditions. *Journal of Forest Science* 63:313–323. doi:10.17221/36/2017-JFS.
- Strandberg E, Jacobsson J & Saetre P (2005) Direct genetic, maternal and litter effects on behaviour in German shepherd dogs in Sweden. *Livestock Production Science* 93: 33–42. doi:10.1016/j.livprodsci.2004.11.004.
- Suchomel Ch, Pyttel P, Becker G & Bauhus J (2012) Biomass equations for sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and hornbeam (*Carpinus betulus* L.) in aged coppiced forests in southwest Germany. *Biomass and Bioenergy* 46: 722–730. doi:10.1016/j.biombioe.2012.06.021.
- Suding K, Higgs E, Palmer M, Callicott JB, Anderson CB, Baker M, Gutrich JJ, Hondula KL, LaFevor MC & Larson BM (2015) Committing to ecological restoration. *Science* 348: 638–640. doi:10.1126/science.aaa4216.
- Svátek M & Matula R (2015) Fine-scale spatial patterns in oak sprouting and mortality in a newly restored coppice. *Forest Ecology Management* 348: 117–123.
- Szymura TH, Szymura M & Pietrzak M (2014) Influence of land relief and soil properties on stand structure of overgrown oak forests of coppice origin with *Sorbus torminalis*. *Dendrobiology* 71: 49–58. doi:10.12657/denbio.071.005.
- Tavankar F, Kivi AR, Taheri-Abkenari K, Lo Monaco A, Venanzi R & Picchio R (2022) Evaluation of deadwood characteristics and carbon storage under different silvicultural treatments in a mixed broadleaves mountain forest. *Forests* 13: 259. doi:10.3390/f13020259.

- Thom D, Rammer W & Seidl R (2017) Disturbances catalyze the adaptation of forest ecosystems to changing climate conditions. *Global Change Biology* 23: 269–282. doi:10.1111/gcb.13506.
- Thuiller W, Albert C, Araújo MB, Berry PM, Cabeza M, Guisan A, Hickler T, Midgley GF, Peterson J, Schurr FM, Sykes MT & Zimmermann NE (2008) Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137–152. doi:10.1016/j.ppees.2007.09.004.
- Tolasz R, Míková T, Valeriánová T & Voženílek V (2007) Climate atlas of Czechia. Czech Hydrometeorological Institute and Palacký University, Olomouc.
- Unrau A, Becker G, Spinelli R, Lazdina D, Magagnotti N, Nicolescu VN, Buckley P, Bartlett D & Kofman PD (2018) Coppice forests in Europe. Albert Ludwig University of Freiburg, Freiburg im Breisgau, Germany.
- Urli M, Lamy J-B, Sin F, Burlett R, Delzon S & Porté AJ (2015) The high vulnerability of *Quercus robur* to drought at its southern margin paves the way for *Quercus ilex*. *Plant Ecology* 216: 177–187. doi:10.1007/s11258-014-0426-8.
- Vacek S, Prokúpková A, Vacek Z, Bulušek D, Šimůnek V, Králíček I, Prausová R & Hájek V (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. doi:10.17221/82/2019-JFS.
- Vacek S, Vacek Z, Bílek L, Hejčmanová P, Štícha V & Remeš J (2015) The dynamics and structure of dead wood in natural spruce-beech forest stand – a 40 year case study in the Krkonoše National Park. *Dendrobiology* 73: 21–32. doi:10.12657/denbio.073.003.
- Vacek S, Vacek Z, Podrázský V, Bílek L, Bulušek D, Štefančík I, Remeš J, Štícha V & Ambrož R (2014) Structural diversity of Autochthonous Beech Forests in Broumovské Stěny National Nature Reserve, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science* 131: 191–214.
- Vacek S, Vacek Z, Ulbrichová I, Bulušek D, Prokúpková A, Král J & Vančura K (2019a) Biodiversity dynamics of differently managed lowland forests left to spontaneous development in Central Europe. *Austrian Journal of Forest Science* 136: 249–281.
- Vacek Z, Cukor J, Linda R, Vacek S, Šimůnek V, Brichta J, Gallo J & Prokúpková A (2020a) Bark stripping, the crucial factor affecting stem rot development and timber production of Norway spruce forests in Central Europe. *Forest Ecology and Management* 474: 118360.
- Vacek Z, Prokúpková A, Vacek S, Cukor J, Bílek L, Gallo J & Bulušek D (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. doi:10.2478/forj-2020-0009.
- Vacek Z, Linda R, Cukor J, Vacek S, Šimůnek V, Gallo J & Vančura K (2021b) Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), the suitable pioneer species for afforestation of reclamation sites? *Forest Ecology and Management* 485: 118951.
- Vacek Z, Prokúpková A, Vacek S, Bulušek D, Šimůnek V, Hájek V & Králíček I (2021a) Mixed vs. monospecific mountain forests in response to climate change: structural and growth perspectives of Norway spruce and European beech. *Forest Ecology and Management* 488: 119019. doi:10.1016/j.foreco.2021.119019.
- van der Maaten-Theunissen M, van der Maaten E, van der Maaten-Theunissen MM & Trouillier M (2021) Package 'pointRes'. TU Dresden, Germany.
- Vandekerkhove K, De Keersmaeker L, Menke N, Meyer P & Verschelde P (2009) When nature takes over from man: Dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe. *Forest Ecology and Management* 258: 425–435.
- Viewegh J, Kusbach A & Mikeska M (2003) Czech forest ecosystem classification. *Journal of Forest Science* 49: 85–93.
- Vitali V, Büntgen U & Bauhus J (2017) Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology* 23: 5108–5119. doi:10.1111/gcb.13774.
- von Oheimb G, Westphal C & Härdtle W (2007) Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*). *European Journal of Forest Research* 126: 359–370. doi:10.1007/s10342-006-0152-4.
- Zang C, Buras A, Cecile J, Mudelsee M, Schulz M & Pucha-Cofrep D (2018) Package 'dplr' R, Dendrochronology Program Library in R Version. <https://r-forge.r-project.org/projects/dplr/>.

5.3.4. Článek 6: Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe

Citace: Vacek, S., Prokůpková, A., Vacek, Z., Bulušek, D., Šimůnek, V., Králíček, I., Prausová, R., Hájek, V. (2019): Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe. *Journal of Forest Science*, 65: 9: 331–345.

Abstrakt: Smíšené lesy střední Evropy představují z hlediska stability, biodiverzity a adaptační schopnosti na klimatickou změnu klíčový typ lesních ekosystémů, jejichž struktura a vývoj jsou výrazně ovlivňovány historickým hospodařením a zejména současným narůstajícím tlakem zvěře. V tomto kontextu byla hodnocena růstová dynamika, porostní struktura a produkční charakteristiky smíšených porostů s dominancí buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) v Chráněné krajinné oblasti Broumovsko, na Evropské významné lokalitě Kozínek. Výzkum byl realizován na pěti trvalých výzkumných plochách situovaných v nadmořské výšce 420–440 m, zařazených do souborů lesních typů 3J a 3A, na strmých svazích se sklonem 28–45°. Hlavním cílem práce bylo zhodnotit strukturu porostů, druhovou diverzitu, produkční potenciál a dynamiku lesních ekosystémů v závislosti na rozdílných historických pěstebních systémech, se zvláštním důrazem na vliv probíhajících klimatických změn a poškození porostů spárkatou zvěří. Výsledky prokázaly výrazné rozdíly mezi jednotlivými tvary lesů, které úzce souvisely s jejich historickým hospodařením. Suťové lesy obhospodařované v minulosti jako lesy nízké nebo lesy sdružené se vyznačovaly vysokou druhovou diverzitou a výraznou strukturální diferenciací. Naproti tomu květnaté bučiny tvaru lesa vysokého vysoké vykazovaly jednodušší prostorovou strukturu, avšak dosahovaly výrazně vyšší produkce. Zásoba porostů se pohybovala v rozmezí od 340 m³·ha⁻¹ u pařeziny s dominantním zastoupením javoru klenu (*Acer pseudoplatanus* L.) až po 699 m³·ha⁻¹ u lesa vysokého s převahou buku lesního. Ze sledovaných dřevin vykazoval smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.) nejvyšší citlivost na klimatické extrémny a variabilitu růstu, zatímco buk lesní se vyznačoval relativně stabilním radiálním růstem. Klimatické faktory měly nejvýraznější vliv na radiální růst v letním období, zejména v měsících červen až srpen současného roku. Přirozená obnova vykazovala velmi vysoký potenciál hustoty (13 880–186 462 jedinců·ha⁻¹), především díky expanzi obou javorů, jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior* L.) a buku lesního. Naproti tomu smrk ztepilý se na sledovaných plochách přirozeně prakticky nezmlazoval, a to i přes své zastoupení v horní stromové etáži. Zásadním limitujícím faktorem vývoje přirozené obnovy bylo poškození způsobené spárkatou zvěří, které významně snižovalo přežívání i další růst mladých jedinců. Okus terminálních výhonů byl na všech výzkumných plochách velmi intenzivní a postihoval 17,9–51,5 % jedinců, přičemž průměrná míra poškození

činila přibližně 30 %. Nejvyšší ztráty byly zaznamenány u jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.; 53 %), jilmu horského (*Ulmus glabra* Huds.; 51 %), jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia* L.; 50 %) a javoru mléče (*Acer platanoides* L.; 41 %), následovaly javor klen (34 %), habr obecný (*Carpinus betulus* L.; 26 %), smrk ztepilý (25 %), buk lesní (23 %) a jasan ztepilý (23 %). Nejnižší škody byly zjištěny u dubu zimního (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.; 8 %) a lípy malolisté (*Tilia cordata* Mill.; 20 %). Nejvíce poškození byli jedinci přesahující výšku 15 cm, což poukazuje na kritické omezení přechodu obnovy do vyšších výškových a vývojových tříd. Současně se ukázalo, že s klesajícím zastoupením jednotlivých dřevin výrazně roste jejich atraktivita z hlediska okusu. V posledních letech hraje přirozená obnova v kontextu adaptace na klimatickou změnu klíčovou roli ve vývoji porostů na těchto extrémních stanovištích. Její další dynamika je však výrazně omezována dlouhodobým tlakem narůstající početnosti spárkaté zvěře. Efektivní ochrana proto vyžaduje cílenou podporu vtroušených a přimíšených listnatých dřevin, vhodnou kombinaci pěstebních opatření a lepší provázání lesnického a mysliveckého managementu. Takový přístup je nezbytný pro zachování druhově pestrých, strukturálně diferencovaných a dlouhodobě stabilních smíšených lesů v náročných podmínkách suťových a ekologicky citlivých stanovišť.

Klíčová slova: porostní struktura, dynamika lesa, radiální růst, pěstování lesa, škody zvěří

<https://doi.org/10.17221/82/2019-JFS>

Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe

STANISLAV VACEK¹, ANNA PROKŮPKOVÁ¹, ZDENĚK VACEK^{1*}, DANIEL BULUŠEK¹, VÁCLAV ŠIMŮNEK¹, IVO KRÁLÍČEK², ROMANA PRAUSOVÁ², VOJTĚCH HÁJEK¹

¹Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Prague, Czech Republic

²Faculty of Science, University of Hradec Králové, Hradec Králové, Czech Republic

*Corresponding author: vacekz@fld.czu.cz

Citation: Vacek S., Prokúpková A., Vacek Z., Bulušek D., Šimůnek V., Králíček I., Prausová R., Hájek V. (2019): Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe. Journal of Forest Science, 65: 331–345.

Abstract: The growth, structure and production of mixed beech (*Fagus sylvatica* L.) forests were analysed in the Broumovsko Protected Landscape Area, Czech Republic. The objective of the paper was to evaluate stand structure, timber production and dynamics of forests with historically different silvicultural practices in relation to climate conditions, management and game damage. The results indicate that scree forests (coppices and coppices with standards) were stands with high-rich species diversity and structure compared to herb-rich beech forests (high forests) with higher timber production. The Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) was the most sensitive tree species compared to low growth variability in European beech. The climate factors had the highest effect on radial growth from June to August. Natural regeneration showed great density potential (13,880–186,462 recruits·ha⁻¹), especially in expansion of maples and European ash (*Fraxinus excelsior* L.). However, recruits were seriously limiting by damage caused by hoofed game, especially in silver fir (*Abies alba* Mill.; 53% browsing damage), wych elm (*Ulmus glabra* Hudson; 51%) and rowan (*Sorbus aucuparia* L.; 50%).

Keywords: stand structure; forest dynamics; radial growth; silviculture; game damage

European forest ecosystems play a very important role as providers of ecosystem functions (STENGER et al. 2009; CONTE et al. 2018) when global changes pose a threat to forest ecosystems and their functions (ANDEREGG et al. 2016; SICARD et al. 2016). This is the reason why the knowledge of dynamics and structure of close-to-nature forests with regard to global changes is of great importance for their protection and management (LEUSCHNER, ELLENBERG 2017). In this context, the objectives of many papers have been structural and growth parameters (BOLTE et al. 2010; VACEK

et al. 2016; DULAMSUREN et al. 2017). The growth of forests has been well documented in many studies in the last decades as an increasing parameter (COLE et al. 2010; PRETZSCH et al. 2014a). However, there are many studies that documented trends of growth decrease in several areas by several factors (BONTEMPS et al. 2010; RABASA et al. 2013). Basic effects include particularly climate changes (BOŠELA et al. 2016; KUNZ et al. 2018), increased CO₂ concentration in the atmosphere (COLE et al. 2010), increased nitrogen depositions (BRAUN et al. 2010; LANDUYT et al. 2018), increased con-

Supported by the Internal Grant Agency (IGA No. A02/19), Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences in Prague.

centrations of tropospheric ozone (MATYSSEK et al. 2010) and light availability that is also important for the stand dynamics (LAMBERS et al. 2008; PRETZSCH, SCHÜTZE 2009). Subsequent physiological responses of tree species to these abiotic effects determine their survival, distribution and growth (ANNIGHÖFER 2018).

It is well-known that various species can show different growth responses in relation to the availability of resources (PETRITAN et al. 2009; POORTER et al. 2012). It is to note that responses within one species can also be variable (RIJKERS et al. 2000). The effect of climate factors on the vitality of particular species of trees is usually more demonstrative at the edge of their geographic or ecological range (HAMPE, PETIT 2005). Ultimate consequences of climate changes can lead to variations in ecological and geographic ranges of various species of trees, species composition (BOLTE et al. 2010; RIGLING et al. 2013), stand structure (WANG et al. 2012), mutual competition between tree species (TYLIANAKIS et al. 2008) or forest stand stability (IVES, CARPENTER 2007; LLORET et al. 2012).

In case of European beech (*Fagus sylvatica* L.) an initial decrease in productivity was observed at the edge localities using production indicators (JUMP et al. 2006; PEÑUELAS et al. 2008). Ongoing changes can be expected in future when the weights and frequency of hot and dry years continue increasing (BINDOFF et al. 2013), which can have relatively serious consequences for beech forests of Central Europe (GESSLER et al. 2007; DULAMSUREN et al. 2017), such as in mixed beech forests with oak, lime, maple and hornbeam the increment (CAVIN et al. 2013; ZIMMERMANN et al. 2015). Recurrent droughts have a still more negative impact on tree vitality (LÉVESQUE et al. 2016).

Taking into account the above-mentioned facts, with regard to the higher resistance of stands to climate changes, mixed forest stands should be supported that are considered as more resistant to disturbances as well as to extreme events (e.g. droughts, frosts, windstorms, air pollution load) in comparison with unmixed stands (PRETZSCH et al. 2013a; YURTSEVEN et al. 2018; VACEK et al. 2019). Moreover, mixed forest can provide better ecosystem functions (BRASSARD et al. 2013) and higher productivity due to the more comprehensive use of the site (MORIN et al. 2011; FORRESTER, ALBRECHT 2014). Therefore, some studies have suggested that in future forest production will probably depend

on forest composition and structure (COOMES et al. 2014; VACEK et al. 2014a). In line with this trend, at many localities in Europe spruce monocultures are transformed to more stable mixed uneven-aged stands with a high proportion of beech (KNOKE et al. 2008; PRETZSCH et al. 2014a), which currently provides a high reproductive and productive potential in Central European areas affected by spruce decline, with relatively wide ecological valence (AMMER et al. 2008; KOLÁŘ et al. 2017). On the other hand, mixed forests are more endangered by game damage, especially attractive tree species (AMMER 1996; VACEK 2014b). Increasing ungulate population nowadays reached the highest densities and significantly negatively influences growth of natural regeneration by browsing losses (KONŮPKA et al. 2015; VACEK 2017).

In this study due to mentioned reasons, we would like to increase the knowledge of mixed forests with dominant European beech in relation to changing environmental conditions in protected areas on long-term research plots as the most valuable objects for monitoring in forest ecosystems (BAKKER et al. 1996; VACEK et al. 2017). One of the urgent challenges of current forestry under pressure of a probable decrease in the representation of the most important commercial tree species (HANEWINKEL et al. 2013) is to find suitable ecological and economic sustainable methods of management (FÜRST et al. 2007; BOLTE et al. 2009; VITALI et al. 2017). Such strategies should support the adaptive capacity of forests to climate changes (LINDER et al. 2000; DE DIOS et al. 2007) and to create more resistant forest ecosystems (BIGGS et al. 2012), that will show higher resistance to external influences in combination with a faster return to the original pre-disturbance state (RAMMER, SEIDL 2015).

The objective of the paper was to evaluate structure and production of scree forests and herb-rich beech forests influenced by global changes (warming, climatic extreme events, high population of game, insect disturbances, etc.), where different management methods were used in the past (high forest, coppice with standards and coppice) in Broumovsko Protected Landscape Area (PLA). The aims were to (1) determine and compare production and structure of study mixed high forest, coppice with standards and coppice forest stands, (2) evaluate dynamics of radial growth and describe the effect of climate, silviculture and ex-

<https://doi.org/10.17221/82/2019-JFS>

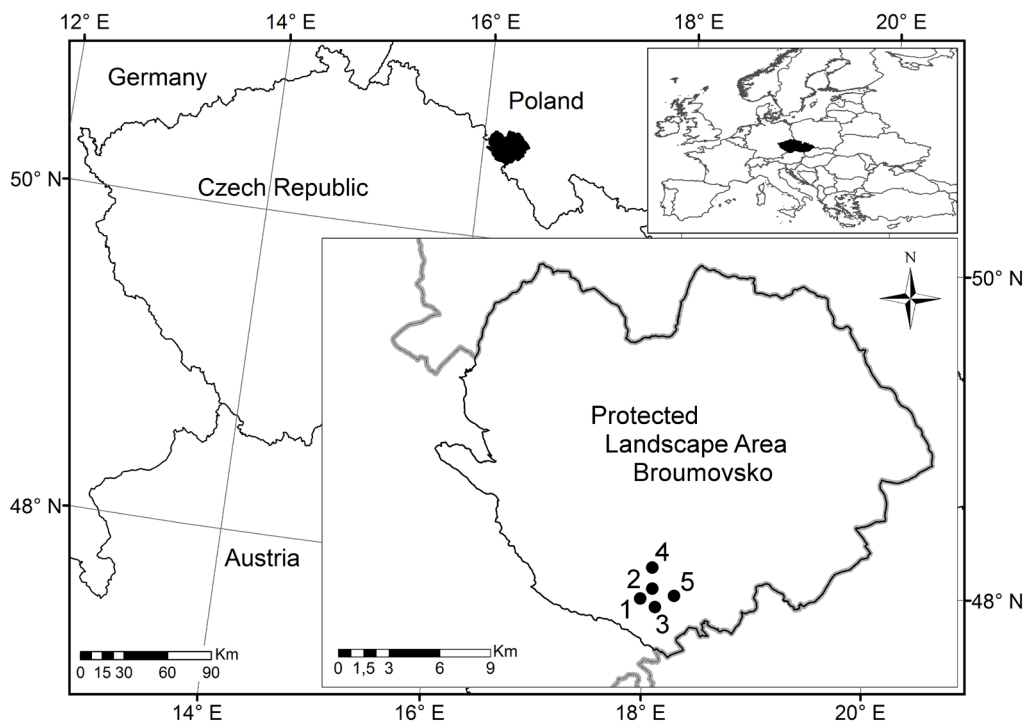


Fig. 1. Localization of permanent research plots 1–5 at the Kozínek Site of Community Importance, Protected Landscape Area Broumovsko

treme events on individual tree species and (3) quantify the influence of ungulates on growth of natural regeneration differentiated by tree species.

MATERIAL AND METHOD

Study site

The area of interest Kozínek Site of Community Importance (SCI; CZ 0520507) is one type of protected areas within the NATURA 2000 network in Broumovsko PLA, Czech Republic. It was established in 2004 for the protection of sites of Community importance and species of Community interest on an area of 84.08 ha (AOPK 2004). The locality is interesting for a frequent occurrence of the priority biotope of scree and slope forests (biotope code L4) along with biotopes of calcareous rocky slopes (S1.1) and for a large area of herb-rich beech forests (L5.1; GUTH, KUČERA 2005). The altitude of the locality is 378–504 m a.s.l. The bedrock is composed of Cretaceous sediments of middle and lower Turonian or upper Cenomanian, and fluvial and fluvio-deluvial Quaternary sediments are also represented. Prevailing soil types are Pararendzi-

nas and Cambisols. Climatically the Kozínek locality belongs to humid continental climate characterized by hot and humid summers and cold to severely cold winters (region Cfb; KÖPPEN 1936) according to Köppen climate classification, respectively by detailed region Quitt distribution to moderately warm region (region MT7; QUITT 1971). The average annual air temperature was 7.2°C and annual sum of precipitation reached 742 mm (with maximum in July – 17.1°C and 82 mm; TOLASZ et al. 2007). The length of the growing season ranged from 140 to 155 days with mean sum of precipitation 390 mm and air temperature around 13.5°C. The length of snowing period was 60 days with maximum average snow height between 20–30 cm.

Scree forests consist of the plant associations *Aceri-Carpinetum*, *Mercuriali-Fraxinetum* and of *Lunario-Aceretum* to a lesser extent, herb-rich beech forests are composed of *Aceri-Fagetum*, *Asperulo-Fagetum* and *Dentario enneaphylli-Fagetum* and of the association *Tilio cordatae-Fagetum*, which is a transition between beech forests and scree forests. The prevailing part of forests in the area of interest was historically established as coppice forests. On PRP 2 and 3 the forest stands have been converted to high forest; on PRP 1 and 4

Table 1. Overview of the basic characteristics of permanent research plots 1–5 (stand parameters according to Forest Management Plan)

ID	GPS	Age (y)	Mean height (m)	Mean DBH (cm)	Stand volume (m ³ .ha ⁻¹)	Altitude (m)	Exposure	Gradient (°)	Site type	Forest type	Soil type
1	50°30'05"N 16°11'58"E	140	19	32	540	425	SE	45	3J	coppice with standards	leptosols modal
2	50°30'11"N 16°12'23"E	158	22	39	550	435	S	29	3A	high forest	cambisols leptosolic
3	50° 29'57"N 16°12'17"E	104	24	30	520	420	NE	36	3A	high forest	cambisols leptosolic
4	50°30'50"N 16°12'49"E	142	18	32	560	440	W	40	3J	coppice with standards	rendzic leptosols
5	50°30'10"N 16°12'45"E	61	17	23	280	430	W	28	3J	coppice	rendzic leptosols

DBH – quadratic mean diameter; 3J – lime-maple forest (*Tilio-Aceretum saxatile*), 3A – stony-colluvial lime-oak-beech forest (*Tilii-Querceto-Fagetum acerosum lapidosum*)

the stands have been converted to coppice with standards (20% and 8% of trees are from sprouts); on PRP 5 the stands were left as a coppice with prolonged period. Although forest management practices were completely terminated in 2004, forest management was extensive even before. The last officially executed management practice (moderate qualitative selection) was carried out on all PRP in 1963, 1974, 1985 and 1994 (except PRP 5 in 1963). Thinning was focused on supporting original tree species composition, quality trees originated from seeds and to remove sprouts on PRP 1–4 and support high-quality stump sprouts on PRP 5. The first research activities on PRP 1–5 focused on phytocoenological relevés were recorded in 1961. The localization of PRP 1–5 is represented in Fig. 1 and basic characteristics of PRP are shown in Table. 1.

Data collection

To determine the tree layer structure of forest stands on 5 PRP of 50×50 m in size (0.25 ha) the FieldMap technology (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.) was used in 2014. This technology was used to localize the position of all tree layer individuals of diameter at breast height (DBH) ≥ 4 cm and the tree-crown projection area was measured minimally at 4 directions perpendicular to each other. In the tree layer tree heights and heights to the live crown base were measured with a Vertex laser hypsometer (accuracy 0.1 m; Haglöf)

and DBH were measured with a Mantax Blue metal calliper (accuracy 1 mm; Haglöf).

Natural regeneration on particular PRP was measured on transects 10 × 50 m in size that were representative of regeneration. These characteristics were measured: position of all recruits, height, height to the live crown base, crown width with a height pole (accuracy 1 cm) and damage by game browsing (terminal shoot).

As for 10 dominant trees for European beech, Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.), Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), wych elm (*Ulmus glabra* Hudson), sessile oak (*Quercus petraea* L.) and small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.) on each PRP (in the case of occurrence) increment cores were taken at breast height (130 cm) with the Pressler borer perpendicularly to the trunk axis up- and downslope in 2016. Annual ring widths were measured with an accuracy of 0.01 mm by an Olympus binocular microscope on the LINT-AB measuring table (Rinntech) and recorded with TsapWin software (Registograph).

Data analysis

Stand volume was calculated using volume equations published by PETRÁŠ and PAJTIK (1991). Stand density index (SDI), crown closure (CC) and crown projection area (CPA) were derived. Situational map was created in the ArcGIS program (ESRI).

Tree-ring increment series were individually crossdated (removal of errors caused by missing tree

<https://doi.org/10.17221/82/2019-JFS>

rings) using statistical tests in the PAST application (KNIBBE 2007) and subsequently subjected to 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. Particular curves from PRP were age detrended in a standard way and an average tree-ring series was created in the ARSTAN program (Tree-Ring Laboratory). The analysis of negative pointer years was done according to SCHWEINGRUBER (1990). For each tree the pointer year was tested as an extremely narrow tree ring that does not reach 40% of the average of increments from preceding 4 years. The negative year was proved if such a strong increment reduction occurred at least in 20% of trees on the plot. Average tree-ring series from PRP in the SCI Kozínek were correlated with climate data (air temperatures, precipitation) according to particular years provided by the Meteorological station Úpice – Czech Hydrometeorological Institute (413 m a.s.l.). To simulate diameter increment in relation to climate characteristics the DendroClim 2002 software was used (BIONDI, WAIKUL 2004). In this program, residual chronology was correlated with monthly average air temperatures and sum of precipitation, from it was found out when the statistically significant correlations occurred ($\alpha = 0.05$).

RESULTS

Tree layer structure

The number of living trees ranged from 240 (high forest) to 720 (coppice) trees·ha⁻¹ with SDI 0.55–0.79 (Table 2). The average basal area was in range 36.7–47.0 m²·ha⁻¹. The stand volume reached between 340 (coppice) and 699 (high forest) m³·ha⁻¹. The highest stand volume in European beech was on PRP 1 (45%), on PRP 2 (98%), on PRP 3 (60%) and PRP 4 (83%). On PRP 5 the highest volume was revealed in sycamore maple (42%). Crown closure was the highest on PRP 1 (coppice with standards), while the lowest canopy was observed on PRP 2 (high forest).

In relation to diameter frequencies, on PRP 1 the tree layer was created by three storeys where beech was dominant (24%; Fig. 2). Diameter structure was relatively even distribution of diameter classes. In the upper storey only beech, sycamore and elm were present. On PRP 2 in the three-sto-

reyed stand beech was a clearly dominant tree species (77%). Distribution of diameter classes in the tree layer was relatively pronounced right-skewed. On PRP 3 there were also three storeys in the tree layer where beech was also dominant (49%). Distribution of diameter classes was relatively uneven of the Gaussian curve type. In the lower and middle storeys all tree species were represented and in the upper storey only beech, lime and sycamore were present. On PRP 4 the tree layer consisted of three storeys. The tree layer was dominated by beech (64%), such as in the upper layer. Due to the cumulative tree class 60+ cm diameter class distribution was the U-shaped type. On PRP 5 there were also three storeys in the tree layer in which sycamore was dominant (40%). Overall, it was a relatively uneven distribution of diameter classes of the Gaussian curve type.

Tree-ring analyses

The regional standardized ring-width chronology of European beech on PRP 1–5 in 1955–2015 indicated a relatively uneven radial increment (RWI \pm 0.14 SD; Fig. 3). According to individual PRP, the lowest variability was on PRP 5 with the lowest share of beech in tree species composition. Depressions of radial growth in 1980, 1996, 1997, 2006 and particularly in 2011 were caused by severe late frost damage to the assimilating organs while in 1985 it was caused by a heavy attack of the beech scale insect (*Cryptococcus fagi*). In 2014 and 2015 a decrease in radial increment was due to drought. Years 1958, 1980, 1985, 1994, 2011 and 2015 were negative pointer years with low radial increment of European beech. This tree species had a minimum average annual radial increment of beech on PRP 2, while maximum value was reached by beech on PRP 4.

The regional standardized ring-width chronology of sycamore maple on PRP 1, 4 and 5 showed a relatively uneven radial increment (RWI \pm 0.14 SD; Fig. 3). The minimum value of diameter increment was determined on PRP 4, maximum value on PRP 5. Highly decreased radial increment in 1967, 1973, 1979, 1997 was caused by the pathogen *Rhytisma acerinum* in combination with drought. Years 1957, 1964, 1973, 1984, 1985, 1996, 1997, 2008 were the negative pointer years. In term of small-leaved lime (RWI \pm 0.17 SD), the negative pointer years were 1957, 1959, 1974, 1980, 1992, 1995, 1996, 1998,

Table 2. Stand characteristics on permanent research plots 1–5 according to main tree species

PRP	Species	DBH (cm)	<i>h</i> (m)	<i>v</i> (m ³)	<i>N</i> (trees ha ⁻¹)	BA (m ² ·ha ⁻¹)	<i>V</i> (m ³ ·ha ⁻¹)	CC (%)	CPA (ha·ha ⁻¹)	SDI
1	beech	47.9	26.2	2.630	104	18.6	274	71.4	1.25	0.28
	s. maple	55.0	27.8	3.379	32	7.5	108	29.0	0.34	0.11
	hornbeam	33.3	20.6	0.907	88	7.6	80	56.5	0.83	0.13
	N. maple	28.4	20.6	0.763	56	3.5	43	27.2	0.32	0.07
	elm	28.5	17.8	0.603	68	4.3	41	31.4	0.38	0.09
	ash	31.7	23.3	0.789	36	2.8	28	15.8	0.17	0.05
	spruce	41.7	31.8	1.696	8	1.1	14	3.0	0.03	0.01
	lime	16.4	14.6	0.167	36	0.7	6	14.0	0.15	0.02
	total	37.1	22.0	1.386	428	46.1	593	96.9	3.48	0.76
2	beech	49.5	28.91	3.164	184	35.4	582	87.3	2.06	0.52
	hornbeam	30.9	15.8	0.534	8	0.6	4	5.9	0.06	0.01
	lime	30.9	18.5	0.640	4	0.3	3	3.8	0.04	0.01
	s. maple	13.0	9.1	0.065	24	0.3	2	6.0	0.06	0.01
	total	44.2	24.6	2.463	240	36.7	591	89.9	2.28	0.55
3	beech	38.1	28.7	1.738	240	27.3	417	85.8	1.95	0.45
	lime	34.8	27.4	1.399	176	16.7	246	62.9	0.99	0.28
	s. maple	27.8	23.7	0.759	36	2.1	27	13.2	0.14	0.04
	N. maple	18.0	15.3	0.237	24	0.6	6	9.6	0.10	0.01
	spruce	23.5	27.0	0.510	4	0.2	2	0.8	0.01	0.00
	total	35.0	26.8	1.432	488	47.0	699	96.0	3.21	0.79
4	beech	38.0	16.8	1.684	300	33.9	505	90.7	2.38	0.56
	spruce	43.2	27.4	1.567	44	6.4	69	16.8	0.18	0.09
	fir	47.9	31.3	2.360	12	2.1	28	6.2	0.06	0.03
	s. maple	12.9	11.5	0.080	72	0.9	6	16.7	0.18	0.02
	lime	12.6	10.4	0.091	28	0.3	3	7.2	0.08	0.01
	total	34.5	16.8	1.296	472	43.9	612	94.7	2.93	0.71
5	s. maple	25.7	18.7	0.493	288	14.9	142	56.3	0.83	0.29
	beech	32.4	18.1	0.828	64	5.2	53	36.0	0.45	0.09
	oak	32.0	19.2	0.712	64	5.1	46	26.6	0.31	0.10
	birch	23.2	17.5	0.302	88	3.7	27	19.6	0.22	0.07
	fir	31.7	22.1	0.849	20	1.5	17	6.4	0.07	0.03
	ash	32.9	21.9	0.764	20	1.7	15	11.4	0.12	0.03
	lime	44.9	21.3	1.601	8	1.3	13	7.7	0.08	0.02
	hornbeam	27.0	17.3	0.490	24	1.4	12	19.4	0.22	0.03
	aspen	20.6	17.2	0.215	40	1.3	9	9.9	0.10	0.03
	spruce	16.7	13.3	0.132	44	1.0	6	8.0	0.08	0.02
total	25.8	17.5	0.472	720	37.6	340	92.8	2.63	0.71	

DBH – mean diameter at breast height, *h* – mean height, *v* – average tree volume, *N* – number of trees, BA – basal area, *V* – stand volume, CC – canopy closure, CPA – crown projection area, SDI – stand density index

2004, 2009. The regional standardized ring-width chronology of wych elm on PRP 1 revealed an uneven diameter increment (RWI ± 0.30 SD). After thinnings in 1963 and 1992 released trees had a sub-

stantially increased radial increment. Years 1975, 1988, 1989, 1990, 1992 and 2015 were the negative pointer years. The standardized ring-width chronology of sessile oak showed a relatively steady radial

<https://doi.org/10.17221/82/2019-JFS>

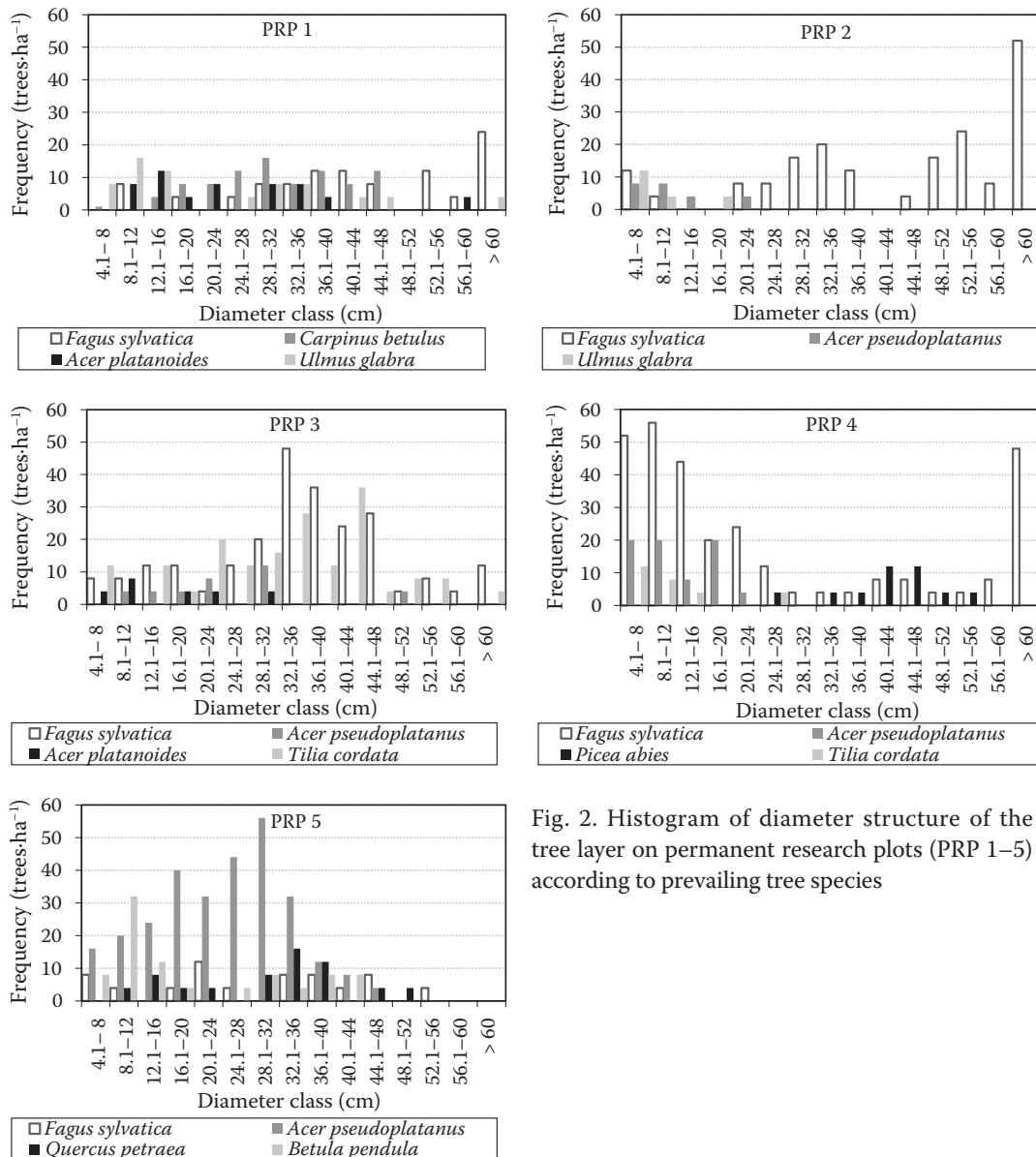


Fig. 2. Histogram of diameter structure of the tree layer on permanent research plots (PRP 1–5) according to prevailing tree species

increment ($RWI \pm 0.23$ SD). An extraordinary depression of radial increment in negative years 2014 and 2015 was conditioned by drought. An extremely unsteady radial increment was observed in Norway spruce ($RWI \pm 0.35$ SD). The tree-ring curve had a downward trend by 1985 and since that year an unsteadily upward trend. In 1980–1988 the decreased radial increment of spruce was caused by SO_2 air pollution load. The radial growth considerably increased there after a silvicultural treatment in 1994. A depression of radial growth in 2015 was mainly due to drought. Years 1964, 1965, 1966, 1971, 1972, 1979, 1980, 1981, 1982, 1984, 1985, 1992, 2005 were negative pointer years (Fig. 3).

Correlations of diameter increment of main tree species with average monthly air temperatures

showed some statistically significant values (Fig. 4.). Beech diameter increment showed a significant ($P < 0.05$) positive correlation with air temperature in three months, while negative effect of precipitation on radial growth was prevailing. Sycamore radial growth showed only positive correlations with climatic factors, especially in the growing season of the current year. Air temperature had significant prevailing effect on radial growth of lime, while increment of elm was influenced mainly by precipitation. The lowest effect of climatic factors was determined in oak. On the other hand, spruce was the most climate sensitive tree species with nine significant months. Main limiting factor of spruce growth was low precipitation and high air temperature.

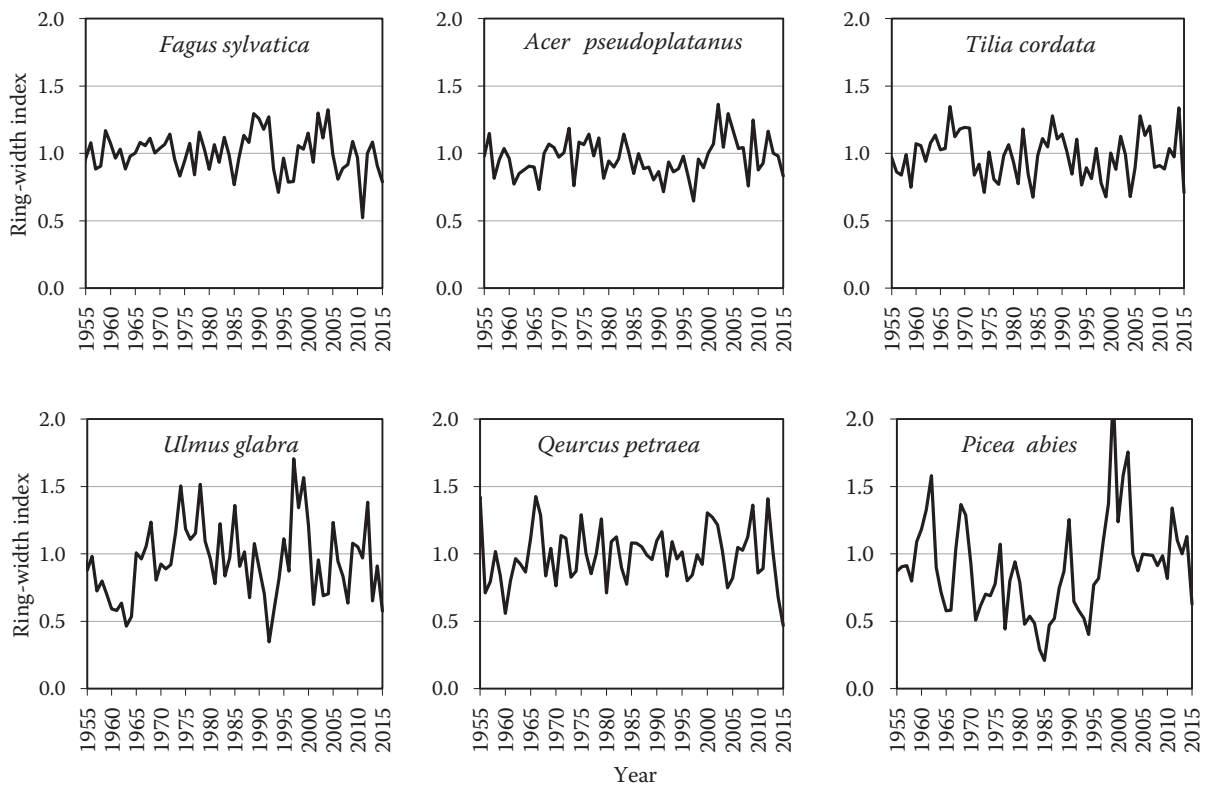


Fig. 3. Standardized ring-width chronologies of main tree species after age detrending

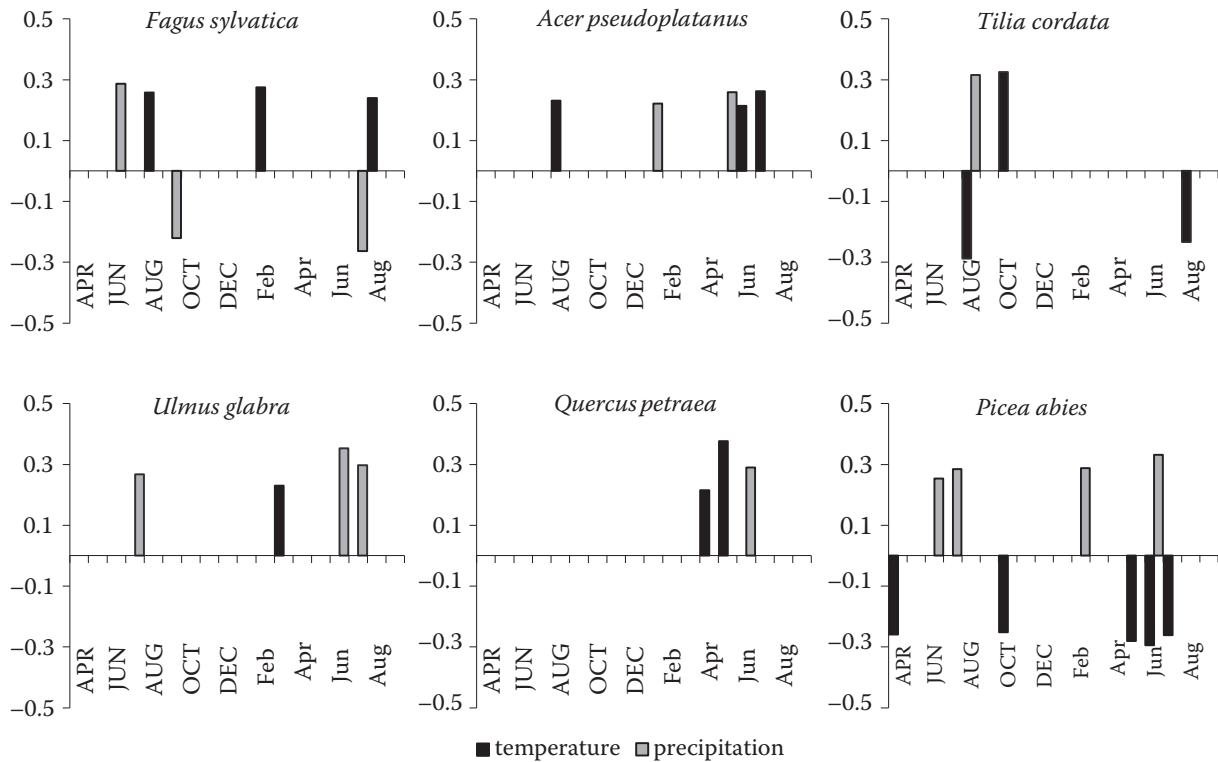


Fig. 4. The coefficients of correlation of the standardized ring-width chronology of main tree species with monthly air temperatures (black) and precipitation (grey) from April of the preceding year (capital letters) to September of the current year (small letters) for the period 1963–2015 only correlation coefficients with statistically significant values ($\alpha = 0.05$) are displayed

<https://doi.org/10.17221/82/2019-JFS>

Table 3. Numbers of recruits and browsing damage caused by game according to main tree species on permanent research plots 1–5

Species	PRP 1		PRP 2		PRP 3		PRP 4		PRP 5	
	density (pcs·ha ⁻¹)	damage (%)	density (pcs·ha ⁻¹)	damage (%)	density (pcs·ha ⁻¹)	damage (%)	density (pcs·ha ⁻¹)	damage (%)	density (pcs·ha ⁻¹)	damage (%)
beech	4,440	18.0	72,414	10.4	46,960	8.0	5,000	8.0	1,640	56.0
oak	0	–	1,134	6.8	40	0.0	40	0.0	800	25.0
hornbeam	440	27.3	12,798	14.5	1,560	0.0	160	0.0	2,320	74.1
elm	360	55.6	0	–	400	0.0	160	0.0	2,480	96.8
ash	24,440	16.5	7,290	18.4	160	13.3	600	13.3	20,520	20.0
N. maple	9,040	42.9	20,736	32.5	26,440	5.7	2,800	5.7	400	50.0
s. maple	3,600	17.8	69,660	28.8	6,160	12.9	3,720	12.9	280	57.1
fir	0	–	0	–	40	3.8	1,040	3.8	360	55.6
rowan	0	–	162	36.5	160	100.0	40	100.0	1,800	62.2
lime	0	–	648	42.6	3,960	0.0	0	–	240	–
spruce	0	–	0	–	80	0.0	0	–	80	50.0
Total	42,640	27.6	186,462	20.4	85,960	17.9	13,880	17.9	31,240	51.5

Natural regeneration structure and game damage

On PRP 1–5 the numbers of natural regeneration ranged from 13,880 (PRP 4) to 186,462 (PRP 2) recruits·ha⁻¹ (Table 3). High structure of natural regeneration on PRP 1–5 was relatively little grown-up while individuals of maximally 30 cm in height prevail. On the overall average on PRP 1–5 European beech accounts for 36.2%, sycamore maple for 23.3%, Norway maple (*Acer platanoides* L.) for 16.4%, European ash (*Fraxinus excelsior* L.) for 14.7%, European hornbeam (*Carpinus betulus* L.) for 4.8% and the other tree species are only scarcely interspersed (maximally 1.5%). Maples and European ash showed significant increase in share of tree species composition of natural regeneration compared to tree layer. Crown closure of natural regeneration reached 0.16–0.62 and crown projection area was 0.18–1.69.

Table 3 shows the proportion of recruits with terminal shoots damaged by browsing on PRP 1–5 separately according to tree species. In general, the damage to terminal shoots of natural regeneration on PRP was great (17.9–51.5 %), on average amounting to around 30%. The highest losses were observed in silver fir (*Abies alba* Mill.; 53%) followed by wych elm (*Ulmus glabra* Hudson; 51%), rowan (*Sorbus aucuparia* L.; 50%), Norway maple (41%), sycamore maple (34%), European hornbeam

(26%), Norway spruce (25%), European beech and European ash (23%), small-leaved lime (20%) and sessile oak (8%). Individuals from a height of 15 cm were damaged to the highest extent.

DISCUSSION

Results of the basic stand characteristics in detail document structural and production differences between high forest, coppice with standards and coppice forests on the studied locality where beech was a dominant tree species except on PRP 5. In this context BOŠEĽA et al. (2016) suggested that beech would have a crucial role in European forest ecosystems also in future while the knowledge of the impact of climate change is not quite definite and unambiguous yet. As for production, the stand volume was 340–699 m³·ha⁻¹, when the highest standing volume was on PRP 3 and the lowest on PRP 5. In our study, although stand volume was influenced by a number of factors (age, microsite, tree species composition, management), such a large range was given by different types of forest because there was a coppice on PRP 5. The other plots (high forest, coppice with standards) had much higher stand volume than the latter plot. In connection with stand volume and climate change some authors supported an assumption that mixed multi-species stands can provide higher production (DEL RÍO et

al. 2013) and they can also be even more resistant to severe droughts (PRETZSCH et al. 2013b) which have however had negative impacts in the last years in spite of the relatively high species diversity of the studied localities. This trend was confirmed in Europe by many studies (e.g. BONTEMPS et al. 2010; RABASA et al. 2013). For example, comparing production of high forests in our study, the higher stand volume ($699 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$) was observed on mixed PRP 3 with beech share of 72% compared to PRP 2 (beech share 98%, volume $591 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$). Moreover, the lowest variability in growth of beech in relation to environmental factors was observed on PRP 5 where beech was only admixed tree species (16%). A comparison of stand characteristics with similar localities in Central Europe basically reveals very similar production characteristics from many different sites (BULUŠEK et al. 2016; KRÁLÍČEK et al. 2017). The timber production can be influenced not only by the mix of forest but also by the type of mix (NGO BEING et al. 2013).

The structure of diameter class distribution was very much differentiated on PRP, which can be explained by different silvicultural practices (type of thinning, transformation of coppice to coppice with standards and high forest) in the past. Heterogeneity of results can also be related with the size of the studied plots (PALUCH 2007). At the studied localities Gaussian distribution, relatively even distribution and clearly left-skewed as well as right-skewed distribution can be found. According to KRÁL et al. (2010) the Gaussian distribution is typical of the stage of the optimum on a larger spatial scale. Left-skewed distribution is typical of old-growth close-to-nature beech stands (KORPEL 1995; SCHÜTZ et al. 2001) that usually reflect the regime of small-plot disturbances (ZEIBIG et al. 2005) and are at the growing-up stage or at the initial stage of disintegration (PODLASKI 2006; ZENNER et al. 2015).

In the framework of a wider study of diameter of individual trees on PRP we focused on a long-term radial growth in the period 1955–2015. In connection with the relative diversity of species structure the studied diameter increment was influenced by a number of various factors (drought, late frosts, pests, etc.) while in beech as a dominant tree species at all localities except PRP 5 an increment reduction has been observed in the last years particularly due to drought similarly like in spruce on PRP 4, in the other tree species this trend has not been so obvious. A comparison of this situation with

some European localities showed that the beech mainly at the southern edge of its natural range suffers from an increment reduction (JUMP et al. 2006; BONTEMPS et al. 2010) even though regional differences may be large (TEGEL et al. 2014). SZYMURA et al. (2013) stated that an amount of available water is a key factor for beech distribution because at water deficit the beech is less competitive than other tree species occurring at these localities, e.g. oak. An increment reduction at European localities was also reported by DITTMAR et al. (2003). On the contrary, other studies from Europe confirmed an increment increase in beech between 1950 and 1980 (HLÁSNY et al. 2011; PRETZSCH et al. 2014b). BOŠELA et al. (2018) suggested a positive effect of increasing summer air temperatures at higher latitudes or altitudes above sea level and at the same time they predicted an increase in beech increment at the northern edge of its range. Comparing other tree species, Norway spruce was the most sensitive to negative years with extreme low radial growth, such as in other studies (VACEK et al. 2019), while growth of European beech, sycamore maple, sessile oak, and small-leaved lime was relative stable. Moreover, higher diameter increment and resistance are reached in mixed forests compared to monocultures (PRETZSCH et al. 2014a). The future development of increment will basically depend on regional climate and locality productivity to a great extent (AERTSEN et al. 2014). These local factors largely influence the generalization of results for a wider spectrum of forest stands and underlie different results of many studies.

Natural regeneration is an important component of close-to-nature forests (PETRITAN et al. 2007; VACEK et al. 2017). Our study showed the relatively high population density ($13,880\text{--}186,462$ recruits $\cdot\text{ha}^{-1}$) and increasing proportion in maples and ash. In comparison with other locality in PLA Broumovsko, lower density of regeneration was observed in range of $1,472\text{--}44,888$ recruits $\cdot\text{ha}^{-1}$ (VACEK et al. 2015). Beech was a dominant tree species in natural regeneration although its proportion far from its representation in BÍLEK et al. (2014) in the Voděradské bučiny National Nature Reserve or from the highly dominant proportion of beech in Nature Reserve Broumovské stěny reported by VACEK et al. (2015). At the studied localities there was much higher diversity of species composition that appears unique by its richness in comparison with other studies from Central Europe (e.g. VON

<https://doi.org/10.17221/82/2019-JFS>

OHEIMB et al. 2005; KRÁLÍČEK et al. 2017) when the papers presenting so rich natural regeneration were very scarce. Even though natural regeneration consisted of a high number of recruits and species, it did not avoid the considerable pressure of wildlife that caused great losses of recruits by browsing of terminal shoots. The individuals of fir, elm and rowan suffered the greatest damage, but almost all tree species in natural regeneration were more or less damaged. In the Czech Republic a great pressure of wildlife was reported from many localities (VACEK 2017; CUKOR et al. 2019a, b), when some authors confirmed increasing food attractiveness with a decreasing proportion of tree species in natural regeneration (AMMER 1996; ČERMÁK et al. 2009). In this context VACEK et al. (2015) stated that it is practically impossible to grow some tree species without fencing at some localities because the wildlife causes losses not only by browsing but also by fraying and bark stripping. Bark stripping done mainly by red deer can threaten also older stands that have grown up enough to avoid browsing (VACEK et al. 2012). If we want to conserve rich species composition in the studied stands also in future, it will be necessary to reducing of still increasing ungulate population densities to an environmentally acceptable limit and protect threatened tree species by individual or group fencing.

CONCLUSION

The structure of scree forests and herb-rich beech forests at the Kozínek Site of Community Importance was influenced by a number of factors. The main factor influencing the specific site and stand conditions of scree forests and herb-rich beech forests was a change in silvicultural practices, specifically the transformation of coppice to high forest while small-scale management methods were maintained. Studied coppice stands confirmed higher structural differentiation and diversity, while higher stand volume was observed in high forests. Moreover, global climate change also had an impact on these stands. It was evident mainly from the trends of radial increment of main tree species. European beech and sycamore maple showed the lowest variability in radial growth, while the lowest significant effect of climatic factors was observed in sessile oak. On the contrary, the most endangered tree species from the point of

climate change was sensitive Norway spruce. Particularly the pronounced growth minima caused by both abiotic and biotic factors documented the high vulnerability of these ecosystems, especially of shallow-rooted tree species in scree forests. Development of natural regeneration has played an important role in the last years. It is to note that damage caused by hoofed game to natural regeneration was great, considerably constraining its further dynamics. The obtained results will be used for the definition of close-to-nature management with emphasis on original tree species composition, spatial and age differentiation in similar site conditions, where it is necessary to realize the transformation of forest stands to stands with a higher degree of naturalness.

References

- Aertsen W., Janssen E., Kint V., Bontemps J.D., Van Orshoven J., Muys B. (2014): Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. *Forest Ecology and Management*, 312: 252–259.
- Ammer C. (1996): Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management*, 88: 43–53.
- Ammer C., Bickel E., Kölling C. (2008): Converting Norway spruce stands with beech – A review on arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science*, 125: 3–26.
- Anderegg W.R.L., Martinez-Vilalta J., Cailleret M., Camarero J.J., Ewers B.E., Galbraith D., Gessler A., Grote R., Huang C., Levick S.R., Powell T.L., Rowland L., Sánchez-Salguero R., Trotsiuk V. (2016): When a tree dies in the forest: scaling climate-driven tree mortality to ecosystem water and carbon fluxes. *Ecosystems*, 19: 1133–1147.
- Annighöfer P. (2018): Stress relief through gap creation? Growth response of a shade tolerant species (*Fagus sylvatica* L.) to a changed light environment. *Forest Ecology and Management*, 415: 139–147.
- AOPK (2004): Evropsky významné lokality ČR. CZ0520507 – Kozínek. Praha, AOPK ČR. Available at: http://www.nature.cz/natura2000-design3/web_lokalita.php?cast=1804&akce=karta&id=1000145462
- Bakker J.P., Olff H., Willems J.H., Zobel M. (1996): Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Sciences*, 7: 147–156.
- Biggs R., Schlüter M., Biggs D., Bohensky E.L., Burn Silver S., Cundill G., Dakos V., Daw T.M., Evans L.S., Kotschy K., Leitch

<https://doi.org/10.17221/82/2019-JFS>

- A.M., Meek C., Quinlan A., Raudsepp-Hearne C., Robards M.D., Schoon M.L., Schultz L., West P.C. (2012): Toward principles for enhancing the residence of ecosystem services. *Annual Review of Environment Resources*, 37: 421–448.
- Bílek L., Remeš J., Podrázský V., Rozenberger D., Diaci J., Zahradník D. (2004): Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia – the role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology*, 71: 59–71.
- Bindoff N.L., Stott P.A., AchutaRao K.M. et al. (2013): Detection and Attribution of Climate Change: from Global to Regional. (ed. by Stocker T.F., Qin D., Plattner G.K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P.M.) *Climate change (2013): the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, New York: 867–952.
- Biondi F., Waikul K. (2004): Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. *Computers & Geosciences*, 30: 303–311.
- Bolte A., Ammer C., Löf M., Madsen P., Nabuurs G.J., Schall P., Spathelf P., Rock J. (2009): Adaptive forest management in central Europe: climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 24: 473–482.
- Bolte A., Hilbrig L., Grundmann B., Kampf F., Brunet J., Roloff A. (2010): Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce–beech forest. *European Journal of Forest Research*, 129: 261–276.
- Bontemps J.D., Hervé J.C., Dhôte J.F. (2010): Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. *Forest Ecology and Management*, 259: 1455–1463.
- Bošela M., Štefančík I., Petráš R., Vacek S. (2016): The effects of climate warming on the growth of European beech forests depend critically on thinning strategy and site productivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 222: 21–31.
- Bošela M., Lukač M., Castagneri D., Sedmák R., Biber P., Carrer M., Konôpka B., Nola P., Nagel A.T., Popa I., Roibu C.C., Svoboda M., Trotsiuk V., Büntgen U. (2018): Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Science of The Total Environment*, 615: 1460–1469.
- Bulušek D., Vacek Z., Vacek S., Král J., Bílek L., Králíček I. (2016): Spatial pattern of relict beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *Journal of Forest Science*, 62: 293–305.
- Brassard B.W., Chen H.Y.H., Cavard X., Laganière J., Reich P.B., Bergeron Y., Paré D., Yuan Z. (2013): Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *Journal of Ecology*, 101: 210–219.
- Braun S., Thomas V.F., Quiring R., Flückiger W. (2010): Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environmental Pollution*, 158: 2043–2052.
- Cavin L., Mountford E.P., Peterken G.F., Jump A.S. (2013): Extreme drought alters competitive dominance within and between species in a mixed forest stand. *Functional Ecology*, 27: 1424–1435.
- Cole C.T., Anderson J.E., Lindroth R.L., Waller D.M. (2010): Rising concentrations of atmospheric CO₂ have increased growth in natural stands of quaking aspen (*Populus tremuloides*). *Global Change Biology*, 16: 2186–2197.
- Conte E., Lombardi F., Battipaglia G., Palombo C., Altieri S., La Porta N., Marchetti M., Tognetti R. (2018): Growth dynamics, climate sensitivity and water use efficiency in pure vs. mixed pine and beech stands in Trentino (Italy). *Forest Ecology and Management*, 409: 707–718.
- Coomes D.A., Flores O., Holdaway R., Jucker T., Lines E.R., Vanderwel M.C. (2014): Wood production response to climate change will depend critically on forest composition and structure. *Global Change Biology*, 20: 3632–3645.
- 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): Effects of bark stripping by *Cervus elaphus* and climate on production potential and structure of *Picea abies* forests. *PLoS One* 14: e0221082.
- Čermák P., Horsák P., Špiřík M., Mrkva R. (2009): Relationships between browsing damage and woody species dominance. *Journal of Forest Science*, 55: 23–31.
- De Dios V.R., Fischer C., Colinas C. (2007): Climate change effects on Mediterranean forests and preventive measures. *New Forests*, 33: 29–40.
- del Río M., Schütze G., Pretzsch H. (2014): Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, 16: 166–176.
- Dittmar C., Zech W., Elling W. (2003): Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, 173: 63–78.
- Dulamsuren C., Hauck M., Kopp G., Ruff M., Leuschner C. (2017): European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). *Trees*, 31: 673–686.
- Forrester D.I., Albrecht A.T. (2014): Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies*

<https://doi.org/10.17221/82/2019-JFS>

- along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, 328: 94–102.
- Fürst C., Vacik H., Lorz C., Makeschin F., Podrázský V., Janeček V. (2007): Meeting the challenges of process-oriented forest management. *Forest Ecology and Management*, 248: 1–5.
- Gessler A., Keitel C., Kreuzwieser J., Matyssek R., Seiler W., Rennenberg H. (2007): Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees*, 21: 1–11.
- Guth J., Kučera T. (2005): Natura 2000 habitat mapping in the Czech Republic: methods and general results. *Ekológia (Bratislava)*, 24 (1): 39–51.
- Hampe A., Petit R.J. (2005): Conserving biodiversity under climate change: the real edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461–467.
- 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.
- Hlásny T., Barcza Z., Fabrika M., Balázs B., Churkina G., Pajčík J., Sedmák R., Turčáni M. (2011): Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. *Climate Research*, 47: 219–236.
- Ives A.R., Carpenter S.R. (2007): Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317: 58–62.
- Jump A.S., Hunt J.M., Penuelas J. (2006): Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, 12: 2163–2174.
- Knibbe B. (2007): PAST 4: personal analysis system for treering research, Version 4.2., SCIEM, Vienna.
- Knoke T., Ammer C., Stimm B., Mosandl R. (2008): Admixing broadleaved to coniferous tree species: A review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research*, 127: 89–101.
- Kolář T., Čermák P., Trnka M., Žid T., Rybníček M. (2017): Temporal changes in the climate sensitivity of Norway spruce and European beech along an elevation gradient in Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 239: 24–33.
- Konôpka J., Kaštier P., Konôpka B. (2015): Teoretické východiská a praktické opatrenia na harmonizáciu záujmov lesného hospodárstva a poľovníctva na Slovensku. *Lesnícky časopis – Forestry Journal*, 61: 114–123.
- Korpel S. (1995): *Die Urwälder der Westkarpaten.*, Berlin, Germany: Gustav Fischer.
- Král K., Janík D., Vrška T., Adam D., Hort L., Unar P., Šamonil P. (2010): Local variability of stand structural features in beech dominated natural forests of Central Europe: implications for sampling. *Forest Ecology and Management*, 260: 2196–2203.
- Králíček I., Vacek Z., Vacek S., Remeš J., Bulušek D., Král J., Štefančík I., Putalová T. (2017): Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. *Dendrobiology*, 77: 121–139.
- Kunz J., Löffler G., Bauhus J. (2018): Minor European broad-leaved tree species are more drought-tolerant than *Fagus sylvatica* but not more tolerant than *Quercus petraea*. *Forest Ecology and Management*, 414: 15–27.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. (2008): *Plant Physiological Ecology*, second ed. Springer, New York.
- Landuyt D., Perring M.P., Seidl R., Taubert F., Verbeeck H., Verheyen K. (2018): Modelling understorey dynamics in temperate forests under global change—challenges and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 31: 44–54.
- Leuschner C., Ellenberg H. (2017): *Ecology of Central European Forests. Vegetation Ecology of Central Europe*, vol. I. Springer Nature, Cham.
- Lévesque M., Walthert L., Weber P. (2016): Soil nutrients influence growth response of temperate tree species to drought. *Journal of Ecology*, 104: 377–387.
- Linder M. (2000): Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. *Tree Physiology*, 20: 299–307.
- Lloret F., Escudero A., Iriondo J.M., Martínez-Vilalta J., Valldares F. (2012): Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Global Change Biology*, 18: 797–805.
- Matyssek R., Wieser G., Ceulemans R., Rennenberg H., Pretzsch H., Haberer K., Low M., Nunn A., Werner H., Wipfler P. (2010): Enhanced ozone strongly reduces carbon sink strength of adult beech (*Fagus sylvatica*) – resume from the free-air fumigation study at Kranzberg forest. *Environmental Pollution*, 158: 2527–2532.
- Morin X., Fahse L., Scherer-Lorenzen M., Bugmann H. (2011): Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 14: 1211–1219.
- Ngo Bieng M.A., Perot T., de Coligny F., Goreaud F. (2013): Spatial pattern of trees influences species productivity in a mature oak–pine mixed forest. *European Journal of Forest Research*, 132: 841–850.
- Paluch J.G. (2007): The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.) – silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: a patch mosaic perspective. *Forest Ecology and Management*, 253: 161–170.
- Peñuelas J., Hunt J.M., Ogaya R., Jump A.S. (2008): Twentieth century changes of tree-ring $\delta^{13}C$ at the southern range-edge of *Fagus sylvatica*: increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. *Global Change Biology*, 14: 1076–1088.
- Petráš R., Pajčík J. (1991): Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis*, 37: 49–56.

<https://doi.org/10.17221/82/2019-JFS>

- Petritan A.M., von Lüpke B., Petritan I.C. (2007): Effects of shade on growth and mortality of maple (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) saplings. *Forestry*, 80: 397–412.
- Petritan A.M., von Lüpke B., Petritan I.C. (2009): Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. *European Journal of Forest Research* 128: 61–74.
- Podlaski R. (2006): Suitability of the selected statistical distributions for fitting diameter data in distinguished development stages and phases of near-natural mixed forests in the Świętokrzyski National Park (Poland). *Forest Ecology and Management*, 236: 393–402.
- Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P., Mommer L. (2012): Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193: 30–50.
- Pretzsch H., Schütze G. (2009): Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research*, 128: 183–204.
- Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H.P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A. (2013a): Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, 132: 263–280.
- Pretzsch H., Schütze G., Uhl E. (2013b): Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, 15: 483–495.
- Pretzsch H., Rötzer T., Matyssek R., Grams T.E.E., Häberle K.H., Pritsch K., Kerner R., Munch J.C. (2014a): Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] stands under drought: From reaction pattern to mechanism. *Trees Structure and Function*, 28: 1305–1321.
- Pretzsch H., Biber P., Schütze G., Uhl E., Rötzer T. (2014b): Forest stand growth dynamics in Central Europe has accelerated since 1870. *Nature Communications*, 5: 4967.
- Quitt E. (1971): Klimatické oblasti Československa. *Academia, Studia Geographica* 16, Brno
- Rabasa S.G., Granda E., Benavides R., Kunstler G., Espelta J.M., Ogaya R., Peñuelas J., Scherer-Lorenzen M., Gil W., Grodzki W., Ambrozio S., Bergh J., Hódar J.A., Zamora R., Valladares F. (2013): Disparity in elevational shifts of European trees in response to recent climate warming. *Global Change Biology*, 19: 2490–2499.
- Rammer W., Seidl R. (2015): Coupling human and natural systems: simulating adaptive management agents in dynamically changing forest landscapes. *Global Environmental Change*, 35: 475–485.
- Rigling A., Bigler C., Eilmann B., Feldmeyer-Christe E., Gimmi U., Ginzler C., Graf U., Mayer P., Vacchiano G., Weber P., Wohlgemuth T., Zweifel R., Dobbertin M. (2013): Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Global Change Biology*, 19: 229–240.
- Rijkers T., Pons T.L., Bongers F. (2000): The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, 14: 77–86.
- Schütz J.P. (2001): *Der Plenterwald und weitere Formen strukturierter und gemischter Wälder*. Parey Buchverlag, Berlin.
- Schweingruber F.H. (1996): *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf.
- Sicard P., Augustaitis A., Belyazid S., Calfapietra C., de Marco A., Fenn M., Bytnerowicz A., Grulke N., Serengil Y. (2016): Global topics and novel approaches in the study of air pollution, climate change and forest ecosystems. *Environmental Pollution*, 213: 977–987.
- Stenger A., Harou P., Navrud S. (2009): Valuing environmental goods and services derived from the forests. *Journal of Forest Economics*, 15: 1–14.
- Szymura T.H., Szymura M., Pietrzak M. (2013): Influence of land relief and soil properties on stand structure of overgrown oak forests of coppice origin with *Sorbus torminalis*. *Dendrobiology*, 71: 49–58.
- Tegel W., Seim A., Hakelberg D., Hoffmann S., Panev M., Westphal T., Büntgen U. (2014): A recent growth increase of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Mediterranean distribution limit contradicts drought stress. *European Journal of Forest Research*, 133: 61–71.
- Tolasz R., Míková T., Valeriánová T., Voženílek V. (ed) (2007): *Climate atlas of Czechia*. Czech Hydrometeorological Institute and Palacký University, Olomouc.
- Tylianakis J.M., Didham R.K., Bascompte J., Wardle D.A. (2008): Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 1351–1363.
- Vacek S., Moucha P. et al. (2012): *Péče o lesní ekosystémy v chráněných územích ČR*. Ministerstvo životního prostředí, Praha: 896.
- Vacek S., Vacek Z., Podrázský V., Bílek L., Bulušek D., Štefančík I., Remeš J., Štícha V., Ambrož R. (2014a): Structural diversity of autochthonous beech forests in broumovské Stěny national nature reserve Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science*, 131: 191–214.
- Vacek S., Bulušek D., Vacek Z., Bílek L., Schwarz O., Simon J., Štícha V. (2015): The role of shelterwood cutting and

<https://doi.org/10.17221/82/2019-JFS>

- 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 Z., Vacek S., Bílek L., Král J., Remeš J., Bulušek D., Králíček I. (2014b): Ungulate Impact on Natural Regeneration in Spruce-Beech-Fir Stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlické Hory Mountains, Case Study from Central Sudetes. *Forests*, 5: 2929–2946.
- Vacek Z., Vacek S., Podrázský V., Král J., Bulušek D., Putalová T., Baláš M., Kalousková I., Schwarz O. (2016): Structural diversity and production of alder stands on former agricultural land at high altitudes. *Dendrobiology*, 75: 31–44.
- Vacek Z. (2017): Structure and dynamics of spruce-beech-fir forests in Nature Reserves of the Orlické hory Mts. in relation to ungulate game. *Central European Forestry Journal*, 63: 23–34.
- Vacek Z., Vacek S., Slanař J., Bílek L., Bulušek D., Štefančík I., Králíček I., Vančura K. (2019): Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. *Central European Forestry Journal*, 65: 129–144.
- Vitali V., Büntgen U., Bauhus J. (2017): Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology*, 23: 5108–5119.
- von Oheimb G., Westphal C., Tempel H., Härdtle W. (2005): Structural pattern of a near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*) (Serrahn, North-east Germany). *Forest Ecology and Management*, 212: 253–263.
- Wang W., Peng C., Kneeshaw D.D., Larocque G.R., Luo Z. (2012): Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. *Environmental Reviews*, 20: 109–121.
- Yamaguchi D.K. (1991): A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 21: 414–416.
- Yurtseven I., Serengil Y., Gökbülak F., Şengönül K., Ozhan S., Kılıç U., Uygur B., Özçelik MS (2018): Results of a paired catchment analysis of forest thinning in Turkey in relation to forest management options. *Science of the Total Environment* 618: 785–792.
- Zeibig A., Diaci J., Wagner S. (2005): Gap disturbance patterns of a *Fagus sylvatica* virgin forest remnant in the mountain vegetation belt of Slovenia. *Forest Snow and Landscape Research*, 79: 69–80.
- Zenner E.K., Sagheb-Talebi K., Akhavan R., Peck J.E. (2015): Integration of small-scale canopy dynamics smoothes live-tree structural complexity across development stages in old-growth Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) forests at the multi-gap scale. *Forest Ecology and Management*, 335: 26–36.
- Zimmermann J., Hauck M., Dulamsuren C., Leuschner C. (2015): Climate warming-related growth decline affects *Fagus sylvatica*, but not other broad-leaved tree species in Central European mixed forests. *Ecosystems*, 18: 560–572.

Received for publication July 14, 2019

Accepted after corrections September 17, 2019

6. Diskuse

6.1. Tematický okruh 1: Diverzita a struktura smíšených lesních ekosystémů v kontextu klimatické změny

6.1.1. *Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems over 55 years*

Dlouhodobý vývoj biodiverzity lesních ekosystémů je výsledkem spolupůsobení spontánní dynamiky ekosystémů a hospodářských zásahů, které mění prostorovou strukturu porostu, světelné poměry, kvalitu opadu i půdní prostředí (Vacek et al. 2019a). Strukturální diverzita (vertikální i horizontální) je obecně považována za klíčový rámec pro vznik mikrostanovišť a ekologických nik v porostu, a tím i pro udržení druhové rozmanitosti; současně může ovlivňovat i produkční funkce lesa (např. prostřednictvím rozdílného využití zdrojů jednotlivými složkami společenstva). Je třeba zdůraznit, že porosty obhospodařované maloplošnými způsoby (dříve převážně pařeziny, později převáděné na sdužený a vysoký les, obhospodařované podrostně a skupinovým výběrem) si po celé sledované období zachovaly vysokou druhovou diverzitu. Suťové lesy přitom vykazovaly výrazně vyšší biodiverzitu než květnaté bučiny (Vacek et al. 2019b). Ze srovnání TVP 5 (pařezina) a TVP 3 (les vysoký) vyplývá, že na suťových stanovištích si pařezina udržuje vyšší biodiverzitu než les vysoký; analogické srovnání pro květnaté bučiny není k dispozici, protože ty byly obnovovány vždy generativně jako les vysoký. Srovnatelné závěry pro pařeziny po převodu na vysoký les uvádějí Corney et al. (2008), Rogers et al. (2008) a Verheyen et al. (2012). Naše zjištění zároveň podporují interpretace změn vegetace publikované v práci Mölder et al. (2008). Vockenhuber et al. (2011) uvádějí, že vyšší diverzita pařezin souvisí s vyšším počtem druhů v bylinném patře, a to pravděpodobně díky rozdílným nárokům na zdroje a odlišným reakcím druhů na ekologické gradienty (Tinya et al. 2009). Druhy stromového patra ovlivňují bylinné patro změnami dostupnosti zdrojů a podmínek v nižších patrech lesa (Barbier et al. 2008; Vacek et al. 2017), zejména prostřednictvím světelných poměrů (propustnost korun) a změn půdní struktury i kyselosti v důsledku opadu a jeho rozložitelnosti (Mölder et al. 2014). Výrazně biologicky divergentní pařeziny ovšem vykazují výrazně nižší akumulaci biomasy. Zásoba porostu v roce 2016 se podle našich zjištění pohybovala od 340 m³ ha⁻¹ na TVP 5 (pařezina) po 699 m³ ha⁻¹ na TVP 3 (vysoký les). Shodně Vacek et al. (2019b) uvádějí nejvyšší produkci dříví ve vysokém lese v CHKO Český kras a nejnižší zásobu v pařezině. Horizontální uspořádání stromového patra bylo velmi proměnlivé: TVP 1 vykazovala shlukovité rozmístění, TVP 2 pravidelné a TVP 3–5 náhodné až pravidelné rozmístění. Tento obraz odpovídá práci Szwagrzyka,

Czerwczaka (1993) z pralesů v ČR a v Polsku, kde autoři popisují převahu náhodného až pravidelného rozmístění. Obdobně tomu je v pracích Szwagrzyk et al. (1997) pro stromy s DBH > 35 cm v přírodě blízkém lese, von Oheim et al. (2007) pro dospělé jedince horní etáže při výzkumu na 8 ha v severovýchodním Německu a také Vacek et al. (2014a, 2015c), Bulušek et al. (2016) pro bukové porosty v Sudetech (ČR, Polsko), Králíček et al. (2017) a Slanař et al. (2017) pro smrkobukové porosty v Orlických horách a v Jizerských horách. Nejvyšší celková diverzita byla zjištěna v pařezině (TVP 5) a nejnižší ve vysokém lese (TVP 2). Podobně byla nejnižší biodiverzita popsána v nížinném vysokém lese středních Čech, zatímco nejvyšší celková diverzita v pařezině s výstavky (Vacek et al. 2019b). Rozdíly v prostorové struktuře (shlukovité vs. pravidelné vs. náhodné rozmístění) obvykle mění mikrostanovištní světelné a teplotně-vlhkostní gradienty v podrostu a určují rozložení přirozené obnovy i bylinného patra (Vacek et al. 2015, 2017). Metodiky popisu porostní struktury proto často kombinují více proměnných (např. rozměrovou diferenciaci, prostorové statistiky a popis korunového zápoje), protože jednotlivé indikátory mohou být silně závislé na prostorovém měřítku a vývojové fázi lesa. Ve stromovém patře (stejně jako v bylinném patře) byl v roce 2016 nejvyšší počet druhů na TVP 5, tj. v suťovém lese klasifikovaném jako přestárla pařezina, kde 58 % stromů pocházelo z výmladků. Přestože šlo o nejmladší porost, tak vykazoval velmi vysokou biodiverzitu; obdobný, avšak méně výrazný trend se projevil i na dalších suťových plochách, zejména na TVP 1 (20 % jedinců vegetativního původu) a TVP 4 (8 %). Naproti tomu v květnaté bučině na TVP 2 (vysoký les) byl pozorován opačný trend. Na TVP 1–4 zůstal počet druhů ve stromovém patře beze změny; výrazný posun nastal pouze na TVP 5, kde se počet druhů téměř zdvojnásobil v důsledku snímkování krátce po obnovní těžbě, kdy část dřevin ještě nedosáhla stromového patra. V průběhu 55 let obecně vzrostla druhová bohatost stromového patra, zatímco druhová vyrovnanost klesla. Srovnatelný vývoj byl popsán i u nížinných porostů během 15 let (Vacek et al. 2019b). Největší změna se projevila v pařezině na TVP 5 (nárůst diverzity o 17 %), zatímco studie z Dánska (Strandberg et al. 2005) a Itálie (Ciancio et al. 2006) uvádějí u pařezin naopak klesající biodiverzitní trend, což je značně ovlivňováno jejich hustotou.

Druhová bohatost přirozené obnovy se na TVP 2–4 zvýšila o 57–86 %, na TVP 5 se nezměnila a na TVP 1 klesla o 11 %; nejvýraznější nárůst byl zaznamenán v květnaté bučině. Na všech plochách kromě TVP 5 narostly početnosti jedinců jednotlivých druhů obnovy několikanásobně. Zesílení obnovy buku v posledních dvou dekadách dokládají i práce ze Sudet (Vacek et al. 2015a; Slanař et al. 2017). Expanzi buku lze spojovat s poklesem imisní zátěže (vysoké koncentrace SO₂ v 80.–90. letech) (Králíček et al. 2017; Vacek et al. 2017a; Šimůnek

et al. 2019) i s posuny lesních vegetačních stupňů a areálů dřevin v důsledku klimatické změny (Kramer et al. 2010; Hanewinkel et al. 2023; Dulamsuren et al. 2017; Machar et al. 2017; Vacek et al. 2023). Nejvyšší diverzita přirozené obnovy byla zaznamenána v pařezině s výstavky (TVP 4), nejnižší ve vysokém lese (TVP 2). Ve studované oblasti probíhá od roku 1961 částečná eutrofizace vegetace (Hédl et al. 2010). Mezi běžnými semenáčky se nově objevují *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra* a *Acer* sp., které svým opadem eutrofizaci dále posilují (Hofmeister et al. 2004). Trend zvyšování živin podporuje jak srovnání Ellenbergových indikačních hodnot (EIV) pro živiny, tak půdní analýzy. Eutrofizační vývoj je typický pro nížinné lesy (Van Calster et al. 2007; Keith et al. 2009) a souvisí se dvěma současně působícími, obtížně oddělitelnými faktory: (I) zdvojnásobením atmosférické depozice dusíku od poloviny 20. století (Falkengren-Grerup 1995; Dentener et al. 2006; Hůnová et al. 2017) a (II) změnou hospodaření (Rackham 2008; Verheyen et al. 2012), kdy se na rozdíl od dřívějšího intenzivního odvozu biomasy organická hmota nyní v porostech ponechává a kumuluje (Dzwonko, Gawroński 2002). Eutrofizaci zároveň podporuje i vyšší zastoupení živinově náročných dřevin (Hofmeister et al. 2004). V evropském měřítku dlouhodobá (chronická) depozice dusíku představuje dobře popsáný tlak na biodiverzitu lesního podrostu, protože podporuje eutrofizaci a posuny druhového složení. Rozsáhlé monitorovací analýzy napříč Evropou potvrzují trend změn pokryvnosti a diverzity bylinného patra ve vztahu k N-depozici (Holguin et al. 2024). V obnově se obecně nově prosazovaly druhy tolerantní k zastínění. V souvislosti s klimatickou změnou byl zaznamenán nárůst *Acer platanoides* a *Carpinus betulus* a úbytek *Abies alba* a *Picea abies*, což může úzce souviset s růstem teploty v dané oblasti. Pokles *Picea abies* ve středních polohách a současný nárůst nížinných listnáčů v důsledku změn klimatu popisují i další studie (Falk, Hempelmann 2013; Sedmáková et al. 2019). Ústup *Abies alba* za měnicích se podmínek prostředí uvádějí Mrkva (1994), Vacek et al. (2015), Mikulénka et al. (2020) a Bledý et al. (2025). Často zmiňovaný vliv jelena evropského na vegetaci (silný okus a loupání kůry; Corney et al. 2008; Rogers et al. 2008; Hédl et al. 2010; Vacek et al. 2015b; Cukor et al. 2019) se v našem případě nepotvrdil. Hodnocení dopadů změny klimatu v Evropě konsistentně uvádí rostoucí význam teplotních a srážkových extrémů (např. epizod sucha a vln veder) pro stabilitu a produkci lesních ekosystémů a očekává se pokračující tlak na druhy a porosty citlivé na vodní deficit či teplotní stres; to vytváří podmínky pro posuny ve složení porostů i úspěšnosti obnovy (Baldrian et al. 2023). Relativní druhová bohatost bylinného patra vzrostla na všech plochách s výjimkou TVP 5; druhová heterogenita na TVP 2–4 mírně narostla, zatímco na TVP 1 a 5 mírně až středně poklesla. V EVL Kozínek je vyšší druhová bohatost bylinného patra obvykle spojena s vyšší diverzitou stromového patra, což potvrdili i Vockenhuber et al. (2011). Zatímco některé

práce nacházejí pozitivní vztah mezi diverzitou stromového a bylinného patra (Ingerpuu et al. 2003; Mölder et al. 2008; Vacek et al. 2017), jiné žádnou významnou vazbu neprokazují (Borchsenius et al. 2004; Houle 2007). Pozitivní vztah byl doložen např. i v NP Hainich (Mölder et al. 2014). Obecně se vyšší biodiverzita uvádí v listnatých lesích ve srovnání s lesy jehličnatými (Berger, Puettmann 2000; Hart, Chen 2008; Vacek et al. 2017). Ve srovnání s rokem 1961 je bylinné patro na studovaných plochách (kromě TVP 5) více stinné a trofnější v důsledku silnější generativní obnovy. Počet druhů v bylinném patře na TVP 1–5 vzrostl o 15–64 %, zatímco na TVP 5 o 2 % klesl; nárůst je připisován zejména vysokému množství semenáčků různých dřevin. Přesto se celkový počet druhů ve všech případech na TVP 1–5 v zásadě nezměnil. V obdobných výzkumech bývá uváděn mírný nárůst počtu druhů ve snímku (Thimonier et al. 1994; Wild et al. 2004; Van Calster et al. 2007; Šamonil, Vrška 2008; Vacek et al. 2017), avšak častěji mírný až výrazný pokles (Hédl 2004; Rogers et al. 2008; Naaf, Wulf 2010; Kopecký et al. 2013) nebo stabilita (Taverna et al. 2005; Keith et al. 2009), což je v souladu i s našimi výsledky. Změny trofnosti a světelných podmínek bývají v dlouhodobém monitoringu často interpretovány i pomocí průměrných Ellenbergových indikačních hodnot (EIV), které představují standardizovaný ekologický „otisk“ druhového složení a jsou široce využívány v aplikované vegetační ekologii. Suťové lesy byly v námi studované lokalitě druhově bohatší než květnaté bučiny, zároveň však vykazovaly značnou variabilitu v závislosti na vývojové fázi lesa. V suťových lesích byl počet druhů v bylinném patře primárně řízen dostupností světla (se zvyšujícím se zastíněním diverzita klesala), zatímco u květnatých bučin se efekt snížené intenzity světla neprojevil a důležitá byla změna vlhkosti. Mezi ubývajícími dominovaly světlomilné druhy (např. *Veronica chamaedrys* agg.), zatímco nově se objevující byly převážně stinné (např. *Athyrium filix-femina*, *Geum urbanum*, *Viola reichenbachiana*) a většina z nich současně vyžaduje vyšší půdní vlhkost. U nových druhů se zvýšilo zastoupení druhů typických pro živinově bohatá stanoviště (např. *Gallium odoratum*) (Hofmeister et al. 2004; Vacek et al. 2017). S postupující obnovou ustupovaly také trávy, zejména *Melica nutans* a *Poa nemoralis*. V návaznosti na globální klimatickou změnu byl zaznamenán nárůst *Hepatica nobilis* a *Isopyrum thalictroides* a pokles *Actaea spicata* a *Campanula trachelium*. V důsledku zvýšeného zápoje korun (často spojeného s pokročilou obnovou) se v lesní vegetaci dařilo druhům adaptovaným na stín a na specifické podmínky dané opadem listnatých dřevin (např. *Hepatica nobilis*). Adaptace na omezený přístup světla spočívá v posunu fenologie do raného jara před olistěním stromů, což umožňuje získat více sluneční radiace i při zastínění (Dahlgren et al. 2006; Kopecký et al. 2013). Brewer (1980) uvádí nárůst druhů jarního aspektu, zatímco von Oheim, Brunet (2007) naopak jejich pokles. Průměrné EIV neprokázaly změnu vlhkostních

poměrů, nicméně jiné studie naznačují, že omezení světla a radiace snižuje evapotranspiraci podrostu a prostředí se stává vlhčím (Decocq et al. 2005; Hédl et al. 2010), zatímco po otevření zápoje vlhkost klesá (Hédl 2004). Rozdíl v EIV pro půdní reakci zjištěn nebyl, a proto usuzujeme, že acidifikace se v EVL Kozínek během posledních 55 let výrazně neprojevila. Vzhledem k tomu, že půdní reakce zásadně ovlivňuje diverzitu (Brunet et al. 1997; Hofmeister et al. 2009; Vacek et al. 2017a), je okyselování považováno za významný faktor změn lesní vegetace (Falkengren-Grerup 1995). Pravděpodobně zde působí zásaditý vápnatý slínovcový podklad (Mikeska et al. 2000), avšak v jiných regionech byly změny způsobené acidifikací zaznamenány (Hédl 2004; Van Calster et al. 2007, Vacek et al. 2017). Mezi důležité mechanismy patří atmosférické depozice a lesní sukcese s akumulací dusíku, která acidifikaci podporuje (De Schrijver et al. 2006; Hůnová et al. 2017).

Naše výsledky jsou často v souladu s obdobnými studiemi z České republiky i ze zahraničí (Hédl 2004; Van Calster et al. 2007; Rogers et al. 2008; Rooney 2008; Baeten et al. 2009; Keith et al. 2009; Bunn et al. 2010; Hédl et al. 2010; Verheyen et al. 2012; Kopecký et al. 2013; Vacek et al. 2017). V EVL Kozínek se změny týkají především postupné transformace hospodaření (převod pařeziny na les vysoký), která upravila lesní prostředí; to odpovídá i práci Duraka (2012), jenž považuje způsob hospodaření za jeden z klíčových faktorů utvářejících stanovištní a porostní podmínky. Podobně je to rozebíráno i v práci Vacek et al (2020). Souhrnně lze interpretovat, že dlouhodobé změny ve stromovém patře (druhovú bohatost vs. vyrovnanost, prostorové uspořádání) se na této lokalitě promítly do dynamiky obnovy a přetváření bylinného patra zejména skrze světelné a trofické poměry. V tomto smyslu představuje mozaikovitě (maloplošné) hospodaření důležitý mechanismus udržování heterogenity stanovišť.

6.1.2. Mixed forests as a strategy for climate change adaptation: the future of silviculture management in the Ore Mountains

Z hlediska produkčního potenciálu, porovnání smíšených a jednodruhových porostů buku lesního a smrku ztepilého v Krušných horách se potvrdil významný vliv smíšení na jejich produkci. Nejvyšší zásoba byla zjištěna u varianty SM 50:50 BK ($614 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) a následně SM 75:25 BK ($564 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$), zatímco nejnižší u monokultury buku ($354 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) a druhá nejnižší u monokultury smrku ($371 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$). V autochtonních porostech ve vyšších nadmořských výškách v Krkonoších byla nejvyšší zásoba naopak u SM 75:25 BK ($656 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) a následně u SM 50:50 BK ($512 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; Vacek et al. 2021a); kde se produkce se zvyšujícím se podílem buku snižovala, obdobně jako ve studii ze Slovenska (Sharma et al. 2019). Nižší zásoby smrkobukových porostů uvádějí i další práce z Krkonoš a Orlických hor (např. Vacek et al.

2015; Králíček et al. 2017), zatímco buk-smrkojedlové porosty v Orlických horách vykazovaly podobnou produkci ($538 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; Vacek 2017) jako v naší studii. Srovnávací studie z Krkonoš ukazují, že jednodruhové bukové ($198 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; Šimůnek et al. 2020) i smrkové porosty ($322 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; Putalová et al. 2019) dosahují nižších objemů než porosty smíšené. Pozitivní efekt příměsí je doložen i u jiných kombinací dřevin (např. dub v borových porostech; Špulák et al. 2018).

Stabilita porostů vyjádřená štíhlostním kvocientem se v naší studii zvyšovala s vyšším podílem buku (BK75 HDR = 64,4; BK50 HDR = 70,8; BK25 HDR = 75,7), tj. klesající hodnoty naznačují vyšší statickou stabilitu. Tento trend odpovídá výsledkům dalších autorů (např. Štefančík 2015; Sharma et al. 2016, 2019; Vacek et al. 2021a). Průměrný objem kmene byl ve smíšených porostech o 21,4 % vyšší u buku a o 19,9 % vyšší u smrku než v monokulturách. V Krkonoších byly rozdíly nižší (o 9,7 % u buku a o 7,7 % u smrku; Vacek et al. 2021a), přičemž obecně se uvádí, že směsi produkují přibližně o 11–30 % vyšší objem kmenů (Pretzsch 2016). Na evropské úrovni byl pozitivní vliv směsí potvrzen i u jiných druhových kombinací; u směsí dubu a borovice se růst borovice zvyšoval vlivem smíšení a strukturní diverzity, zatímco u dubu byl efekt slabší (Vospersnik et al. 2023). Kromě produkce může smíšení ovlivňovat i počet stromů, zápoj a index hustoty (např. Amoroso, Turnblom 2006; Pretzsch, Biber 2016). V naší studii byl počet stromů ve smíšených porostech o 32,5 % vyšší než v monokulturách (u SM 75:25 BK až o 50 %), což je vyšší než uvádí Vacek et al. (2021c) pro Krkonoše (o 15,5 %, resp. 27,2 % u 75:25). Vyšší produktivita a sekvestrace uhlíku ve směsích bývá spojena s vyšší hustotou, větší plochou korunových projekcí a strukturální rozmanitostí (Pretzsch et al. 2014). Jednodruhové porosty mívají jednodušší korunovou výstavbu a nižší strukturální variabilitu (Forrester, Albrecht 2014; Pretzsch 2014), zatímco ve směsích může docházet k efektivnějšímu využití zdrojů díky rozdílným ekologickým nárokům dřevin (Knoke et al. 2008; Richards et al. 2010; Sharma et al. 2016, 2017). V našem případě již příměs do 25 % zvýšila objem porostu až o 46,5 % oproti monokultuře (cf. Vacek et al. 2021a: +26,7 %). Produkční potenciál může dále posilovat příměs jedle bělokoré či javoru klenu (Vacek et al. 2018; Bledý et al. 2024). Vyšší produkce smíšených lesů může přinášet ekonomické výhody (Agemstam et al. 2006; Felton et al. 2010), současně však může růst riziko škod zvěří, zejména okusem (Brabec et al. 2024).

Z hlediska druhové diverzity stromového patra byly v naší studii druhová bohatost (D 0,14), heterogenita (H 0,07) a vyrovnanost (E 0,31) významně nižší v monokulturách než ve všech variantách směsí (D 0,24; H 0,30; E 0,79). Podobně Vacek et al. (2021c) uvádějí výrazně nižší hodnoty v monokulturách (D 0,01; H 0,02; E 0,03) oproti smíšeným smrkobukovým porostům (D 0,18; H 0,25; E 0,82). Srovnatelné hodnoty diverzity byly zjištěny i v Jizerských horách

(Vacek et al. 2019), zatímco vyšší bohatost a heterogenita v Orlických horách souvisela s příměsí dalších dřevin (Vacek 2017). Největší rozdíly mezi variantami smíšení se v naší studii projeví u vyrovnanosti a heterogenity: nejvyšší (u H a E statisticky významně) byly u SM 50:50 BK, zatímco nejvyšší bohatost byla u SM 75:25 BK; nejnižší diverzita byla ve smrkové monokultuře. Přestože mnoho studií vysvětluje vztah diverzita–produktivita primárně druhovou bohatostí (Morin et al. 2011; Gillman et al. 2015), metaanalýza 54 studií ukázala jako nejlepší prediktor vyrovnanost (34 % vysvětlené variability) oproti bohatosti (13 %; Zhang et al. 2012). Naše výsledky tento závěr podporují: rovnoměrné zastoupení smrku a buku (SM 50:50 BK) souviselo s vyšší produktivitou, podobně jako v analýzách horských smíšených lesů v sedmi evropských zemích (Torresan et al. 2020). Smíšení neprokázalo významný vliv na prostorové rozmístění stromů, avšak monokultury měly tendenci k agregovanosti, zatímco smíšené porosty vykazovaly náhodné až mírně pravidelné rozmístění s efektivnějším využitím prostoru, což odpovídá i jiným studiím (např. Vacek et al. 2021a; Králíček et al. 2017; Slanař et al. 2017). Obecně platí, že horizontální struktura přirozených a přírodě blízkých lesů bývá převážně náhodná, ale s rostoucím věkem a konkurencí se může měnit od agregované přes náhodnou až k pravidelné (např. von Oheimb et al. 2005; Wijdeven 2003). Příměs dřevin měla jen omezený vliv na tloušťkovou a výškovou diferenciaci, přesto byly smíšené porosty mírně diferencovanější (TMd 0,34; TMh 0,22) než monokultury (TMd 0,31; TMh 0,19), obdobně jako u práce Vacek et al. (2021a). Smíšené porosty vykazovaly také vyšší vertikální diverzitu a vyšší diferenciaci korun, zatímco nejnižších hodnot dosahovala smrková monokultura. Vyšší vertikální diverzita a diferenciacie korun umožňuje rychlejší uzavírání korunových mezer, zvyšuje hustotu a podporuje růst i produkci (Pretzsch, Forrester 2017). Víceetážová struktura navíc může snižovat transpirační stres menších stromů a zmírňovat dopady sucha (Pretzsch et al. 2022). Celkové hodnocení efektivity smíšení by mělo zahrnovat druhové složení, vertikální strukturu, prostorové rozložení i diferenciaci korun (Jaehne, Dohrenbusch 1997). V souladu s tím byla celková diverzita v naší studii vyšší ve smíšených porostech (B 5,3) než v monokulturách (B 3,9), což odpovídá i výsledkům z Krkonoš (Vacek et al. 2021a).

6.2. Tematický okruh 2: Vliv klimatické změny a managementu na růst, stabilitu a adaptační potenciál smíšených lesů

6.2.1. Dynamics of mixed lowland forests in Central Bohemia over a 20-year period

Hustota stromů se na sledovaných TVP v období 1998–2018 snížila o 8,5 % na 120 až 1 364 stromů·ha⁻¹. Nejvyšší hustota byla zjištěna v habrodubových porostech. Tyto pařeziny vykazovaly zejména nárůst zakmenění, obdobně jako na jiných lokalitách se srovnatelnými podmínkami (Paillet et al. 2010; Müllerová et al. 2015; Vacek et al. 2019). Výčetní kruhová základna se během 20 let výrazně zvýšila, v průměru o 5,8 m²·ha⁻¹. Zápoj dosahující 99 % na sledovaných TVP je obvykle vyšší než 85–87 % uváděných pro průměrné lesní stanoviště (Paillet et al. 2010; Pretzsch, Schütze 2014) a bývá zvýšený zejména ve smíšených porostech. Objem porostů vzrostl za 20 let na 244–699 m³·ha⁻¹. Nižší objemy uvádějí Vacek et al. (2018) v Českém krasu (145–183 m³·ha⁻¹) a Szymura et al. (2014) v polských pařezinách (65–370 m³·ha⁻¹). Rozdíly jsou ovlivněny minulým hospodařením, jehož dopady mohou přetrvávat i více než 100 let (Paillet et al. 2010; Müllerová et al. 2015). V květnatých bučinách byla hustota stromů nejnižší na všech TVP (146 stromů·ha⁻¹), což souvisí se specifickým cílem lokality podporovat maximální velikost populace *Erythronium dens-canis* na nejsevernějším okraji evropského areálu (Sádlo 2009). Druh *E. dens-canis* vyžaduje pro úspěšný vývoj dostatek světla (Guitián et al. 2002). Vacek et al. (2014) uvádějí ve východních Čechách vyšší hustoty v bučinách (188–656 stromů·ha⁻¹). Z hlediska konkurence je zde dominantní buk, což odpovídá jeho ekologickým charakteristikám (Bošela et al. 2016). Výčetní kruhová základna mírně poklesla na 28,7–31,3 m²·ha⁻¹, tedy na hodnoty o něco nižší, než jsou uváděny v práci Vacek et al. (2014) (30,1–44,8 m²·ha⁻¹) z Broumovska. Objem porostu se zvýšil ze 419–545 m³·ha⁻¹ na 498–569 m³·ha⁻¹, což je v souladu s výsledky z obdobných stanovišť (491–601 m³·ha⁻¹) (Vacek et al. 2014). V sekundárních smrčinách se počet stromů během 20 let snížil o 4,6 % na 458 stromů·ha⁻¹, zatímco zásoba porostu i zápoj vzrostly až o 41 %. V mnoha částech Evropy jsou však smrkové porosty vysoce zranitelné vůči změně klimatu, zejména vlivem růstu teplot a častějšímu suchu (Lévesque et al. 2013; Zang et al. 2014; D'Andrea et al. 2022; 2023), následných kalamit kůrovce (Hlásny, Turčáni 2013; Kolb et al. 2016) a zvýšené citlivosti k dalším biotickým faktorům (Marini et al. 2017; Mezei et al. 2017). Sledované porosty zatím nebyly významně zasaženy, a to pravděpodobně díky specifickému mikroklimatu a dostupnosti vody. Podobné výsledky uvádějí Vacek et al. (2014, 2015a, 2015b) a Kolář et al. (2015) z vybraných lokalit v Sudetech. Z hlediska prostorového uspořádání vykazovalo stromové patro habrodubových porostů agregované až náhodné rozmístění. V květnatých bučinách

převažovala náhodná horizontální struktura, zatímco ve smrčinách převládalo náhodné rozmístění s tendencí k pravidelnému. Obecně je náhodné rozmístění typické pro vysoký les ve stadiu optima (Zahradník et al. 2010; Ambrož et al. 2015), zatímco agregovaná horizontální struktura je charakteristická pro porosty na extrémních lokalitách (Bulušek et al. 2016) nebo pro pařeziny (Vacek et al. 2018).

Růst stromů je ovlivňován řadou environmentálních faktorů, zejména pěstebními zásahy (Remeš et al. 2015; Švec et al. 2015; Bílek et al. 2018; Štefančík et al. 2018), hnojením (Vacek et al. 2006; Cukor et al. 2017a, b; Vacek et al. 2019d) a klimatem (Krejčí et al. 2013; Vacek et al. 2016; 2017c). Lípa velkolistá vykázala ve srovnání s dubem zimním nejvyšší citlivost na klimatické faktory, obdobně byl popsán efekt klimatu v suťových lesích Broumovska (Vacek et al. 2019b). Lípa byla negativně ovlivněna především suchem a vysokou teplotou vzduchu, zatímco u dubu byl pozorován negativní vliv tracheomykózy. Pro optimální radiální přírůst dubu ve střední Evropě je příznivé chladnější a vlhčí počasí na začátku vegetačního období. Kern et al. (2013), Čufar et al. (2014) a Urli et al. (2015) zároveň uvádějí, že změny srážek a nárůst teplot mohou být hybnou silou změn rozšíření dubu. U buku byly v posledních letech zaznamenány růstové deprese způsobené *Cryptococcus fagi*, pozdními mrazy a suchem. Králíček et al. (2017) a Šimůnek et al. (2019) prokázali významný negativní vliv poškození korun námrazou a *C. fagi*. V sekundárních smrčinách byl rovněž prokázán významný negativní vliv sucha a vysokých teplot, nicméně ekotyp „smrk sázavský“ si udržuje dobrou produkci a relativní odolnost vůči suchým létům ve srovnání s alochtonními populacemi smrku ztepilého. Nejvyšší klimatická zranitelnost smrku byla zjištěna na lokalitě Kozínek (430 m n. m.) (Vacek et al. 2019b). Výrazný negativní dopad sucha na radiální růst smrku potvrdili Bolte et al. (2010) a Cukor et al. (2020) v Orlických horách. Mäkinen et al. (2001) doložili pokles růstu smrku v souvislosti s negativní korelací letních teplot. Negativní efekt teploty se s rostoucí nadmořskou výškou snižuje, zatímco vliv srážek bývá oslaben (Andreassen et al. 2006; Hauck et al. 2012). Obecně měly srážky v hodnocené nížinné oblasti pozitivní vliv a teplota vzduchu negativní vliv na růst. Nejvýznamnějšími měsíci pro klimatickou odezvu radiálního růstu byly zejména červenec a září předchozího roku a duben a červen roku aktuálního, podobně jako v jiných studiích (Mäkinen et al. 2001; Putalová et al. 2019). V posledních letech je zřejmý výrazný negativní dopad sucha a oteplování v souvislosti s probíhající změnou klimatu, která představuje klíčový problém evropských lesních ekosystémů (Čater, Diaci 2017; Vitali et al. 2018; Vacek et al. 2023).

6.2.2. *Effect of Climate Change on the Growth of Endangered Scree Forests in Krkonoše National Park (Czech Republic)*

Ve studovaných smíšených porostech ve věku 105–151 let se zásoba porostu pohybovala mezi 597–814 m³ ha⁻¹; průměru byla 730 m³ ha⁻¹ v bezzásahových porostech a 599 m³ ha⁻¹ v obhospodařovaných porostech (-17,9 %). Nižší objemy byly zjištěny ve smíšených suťových lesích ve východní (591–699 m³ ha⁻¹; věk 104–158 let) a centrální části ČR (145–195 m³ ha⁻¹; věk 83–107 let) (Vacek et al. 2018; Vacek et al. 2019). Řada autorů předpokládá, že smíšené porosty dosahují vyšší produkce dřeva a vyšší odolnosti vůči narůstajícím obdobím sucha (del Río et al. 2014; Vacek et al. 2021), přičemž deficit srážek se projevil i v námi studované oblasti. Celková diverzita se mezi bezzásahovými (B = 6,555) a obhospodařovanými lesy (B = 6,469) prakticky nelišila (±1,3 %). Na srovnatelné lokalitě v CHKO Broumovsko však Hájek et al. (2020) uvádějí významně vyšší celkovou diverzitu (B = 7,088–11,277). Druhová bohatost a heterogenita stromového patra byly nízké až střední, avšak vyrovnanost byla od střední po velmi vysokou; na TVP se vyskytovalo 3–5 druhů dřevin. Hájek et al. (2020) zaznamenali ve smíšených suťových lesích v nižších polohách 5–13 druhů dřevin. Horizontální struktura byla na dvou TVP významně agregovaná; jinde byla náhodná s mírným trendem k agregaci. V přirozených lesích jsou stromy zpravidla rozmístěny náhodně či ve shlucích (Vacek et al. 2014; Ghalandarayeshi et al. 2017; Zhang et al. 2022), zatímco v hospodářských lesích je to pravidelněji (Bílek et al. 2014, Vacek et al. 2014). Shlukování může souviset s nerovnoměrnou dostupností zdrojů (hloubka půdy, skeletovitost, světlo), mezidruhovou konkurencí, šířením semen a historií hospodaření či disturbancí (Kang et al. 2017; Králíček et al. 2017; Slanař et al. 2017; Gonçalves, Fonseca 2023). I po ukončení hospodaření mohou porosty dlouhodobě nést „otisk“ dřívějších zásahů (Heiri et al. 2009; Horvat et al. 2018), protože management mění interakce mezi stromy i strukturu porostu (Altman et al. 2013; Trouvé et al. 2015). V suťových a roklinových lesích byla popsána jak náhodná, tak agregovaná struktura (Vacek et al. 2019; Baran et al. 2019). Shlukovité rozmístění je časté zejména v extrémních mělkých a silně skeletovitých půdách (Vacek et al. 2003; Baran et al. 2020), jako tomu je v našem případě. Významným faktorem je svahová eroze na nestabilních suťových akumulacích (Vacek et al. 2003, 2006; Podrázský et al. 2010), proto jsou mnohé suťové lesy v KRNAP ponechávány samovolnému vývoji nebo obhospodařovány šetrnými přírodě blízkými postupy (Vacek et al. 2010; 2012). V obhospodařovaných porostech byl počet stromů vyšší o 25,7 % (372 stromů ha⁻¹) oproti porostům ponechaným samovolnému vývoji (296 stromů ha⁻¹). Heiri et al. (2009) doložili, že po ukončení hospodaření roste počet velkých stromů, zatímco celkový počet stromů klesá. Burrascano et al. (2013) uvádějí pro přirozené lesy vyšší hustotu velkých živých stromů

a nižší celkovou hustotu oproti dospělým hospodářským lesům, obdobně jako v našem případě. Hustota stromů v suťových lesích bývá obecně nižší než v okolních porostech daného lesního vegetačního stupně (Bodziarczyk et al. 1995; Vacek et al. 2010). Nedostatek velkých stromů v hospodářských lesích je často kompenzován vyšší hustotou porostu (Burton et al. 2009; Wesely et al. 2018), avšak ne vždy (Commarmot et al. 2005; Dieler et al. 2017).

V evropském měřítku je od 70. let minulého století patrný zvýšený přírůst, často spojovaný s oteplováním, vyšší depozicí dusíku a rostoucí koncentrací CO₂ (Mikulenka et al. 2020; Vannoppen et al. 2019; Vacek et al. 2023), avšak některé práce naopak uvádějí pokles radiálního růstu (Tognetti et al. 2019; Bošela et al. 2018). V námi sledovaných porostech se za posledních 20 let projevil nárůst radiálního růstu u smrku ztepilého (46,1 %) a buku lesního (20,6 %), nikoli však u jilmu horského (0,1 %), javoru klenu (−12,5 %) a jasanu ztepilého (−14,9 %), které rostly převážně v nejextrémnějších podmínkách mělkých suťových půd. V ČR byl přitom přírůst porostů v tomto období limitován více negativními faktory (Vacek et al. 2019; Putalová et al. 2019), včetně dlouhodobého sucha (Bošela et al. 2020; UNECE. FAO 2011), což je v našich výsledcích zřetelné. Buk je v ČR negativně ovlivňován červcem bukovým, např. ve východních Krkonoších (Šimůnek et al. 2019) či v Orlických horách (Králiček et al. 2017). Smrk bývá zatížen četnými škůdci (zejména lýkožroutem smrkovým a obalečem modřínovým), spárkatou zvěří a houbovými patogeny (Krejčí et al. 2013, Vacek et al. 2007, 2015). V naší studii se u smrku navíc projevil významné negativní účinky koncentrací SO₂, NO_x a AOT40F a smrk se ukázal jako nejzranitelnější druh. U klenu jsme doložili pouze *Rhytisma acerinum*, obdobně jako v broumovských suťových lesích (Vacek et al. 2019); klen u nás současně vykázal nejvyšší stabilitu radiálního růstu a odolnost vůči nepříznivým faktorům. U jasanu byla situace srovnatelná s východními Krkonošemi, kde byly potvrzeny houbové patogeny (Vacek et al. 2017). U jilmu byla doložena *Ophiostoma ulmi*, a to s největším poškozením v letech 1985–1997 a odpovídajícím poklesem radiálního růstu. Podobný vývoj je hlášen z různých částí Evropy (O’Callaghan et al. 1984; Gibbs et al. 1994). Mina et al. (2018) uvádějí vyšší růst dřevin ve směsích než v monokulturách. Smíšené porosty bývají považovány za stabilnější, protože riziko narušení je rozloženo mezi širší spektrum druhově specifických vlastností (Seidl et al. 2017, Jandl et al. 2020; Vacek, Vacek 2022). Pozitivní efekt směsi na růst potvrzují i Toigo et al. (2015), zatímco Nothdurft a Engel (2020) tyto závěry při pohledu na úroveň jednotlivých stromů nesdílejí. Vannoppen et al. (2019) uvádějí pozitivní efekt směsi buku a dubu na růst buku, a naopak negativní efekt na dub, což vysvětlují rozdíly v jejich ekologických nárocích. Forrester et al. (2013) přisuzují vyšší přírůst ve směsích efektivnějšímu využití podzemních zdrojů. Přispívat k tomu může i rychlejší

rozklad opadu a koloběh živin (Block 1997, Augusto 2002; Podrázský et al. 2010). Pozitivní efekty směsi posiluje rozdílnost kořenových systémů (Forrester et al. 2014) (v našem případě od povrchových přes srdčité až po kulové). Variabilita radiálního růstu odpovídala typu kořenového systému a charakteru stanoviště; obdobně v monospecifických porostech variabilita přírůstu výrazně kolísá dle stanovištních a porostních poměrů (Putalová et al. 2019). Efekt směsi však silně potvrzuje závislost na klimatu a stanovišti (Huber et al. 2014).

Klimatické faktory během sledovaného období významně kolísaly: zpočátku dominoval vliv chladu a mrazů, ke konci vliv vyšších teplot a deficitu srážek. Begović et al. (2020) uvádějí obdobně pozitivní vztah k letním srážkám a negativní vliv letní teploty. Podobné závěry přinášejí i další práce (Hanewinkel et al. 2013; Konôpková et al. 2018). Zimmermann et al. (2015) identifikovali jako hlavní limit růstu kombinaci vysokých letních teplot a nízkých letních srážek. U nás se projevil i výrazný vliv zimních teplot, přestože jiné studie často uvádějí pozitivní vztah mezi zimní teplotou a přírůstem (Lebourgeois et al. 2010; Cavlovic et al. 2014). Carrer et al. (2012) popsali snižující efekt maximálních zimních teplot na radiální růst v gradientu od alpských po subtropické podmínky v Itálii. Dopady změny klimatu jsou druhově specifické (Rötzer et al. 2017). Pretzsch et al. (2013) ukázali výraznější pokles přírůstu smrku kvůli suchu a negativní vliv vysokých teplot na přírůst smrku byl rovněž doložen v práci Spinoni et al. (2015). Buk snáší ojedinělá sucha relativně dobře, avšak při opakování v krátkém sledu jeho růst výrazně klesá (Zimmermann et al. 2015), což je u nás patrné zejména v letech 2017–2019, což odpovídá práci Ols et al. (2019). V období 1961–2010 byla srážková bilance po dekádách relativně vyrovnaná; v letech 2010–2019 klesl průměrný roční úhrn srážek o 12 %, zatímco ve vegetačním období vzrostl. Současně se každá dekáda oteplila průměrně o 0,3–0,4 °C (1961–2019 celkem o 1,8 °C). U smrku měly větší význam klimatické faktory předchozího roku, u jasanu faktory roku aktuálního. Vitali et al. (2018) potvrdili pozitivní korelaci přírůstu s letními srážkami v nižších polohách. Ve vyšších polohách může mít naopak vyšší teplota pozitivní efekt díky dřívější kambiální aktivitě a diferenciaci xylému (Gruber et al. 2009, Swidrak et al. 2011). Nástup růstu po vegetačním klidu je citlivý na teplotu (Hänninen et al. 2011; Oberhuber et al. 2014) a silné mrazy mohou růst výrazně omezit (Lebourgeois et al. 2010). Druhy se liší reakcí na suchu, vysoké teploty i kombinaci těchto faktorů (Ciceu et al. 2020) a reakce mohou být zároveň druhově i stanovištně specifické (Versace et al. 2020). Diferenciaci našich výsledků tak lze vysvětlit mikrostanovišti, druhovým složením i typy kořenových systémů na sutích s různou hloubkou půdy. Nejvyšší klimatickou citlivost vykázaly buk a smrk, zatímco relativně odolnější byly jasan a klen. Rozdíl se pojí i se strategií hospodaření s vodou: izohydrické druhy jako smrk rychle uzavírají průduchy během sucha (del

Río et al. 2014), což omezuje fotosyntézu a růst (Klein et al. 2014; Roman et al. 2015), zatímco anizohydrické druhy jako buk uzavírají průduchy pomaleji (McDowell et al. 2015), mohou déle fotosyntetizovat (Kolb et al. 2000), ale riskují vodní deficit. Vyšší teploty zvyšují respirační ztráty uhlíku a mohou snížit dostupnost sacharidů, a tím i růst (Barbeta et al. 2013). Stromy mohou vysoké teploty určitou dobu snášet, mají-li dostatek vody ke snížení stresu (Teskey et al. 2015). Adaptace na suchu se mezi druhy liší (Hoffmann et al. 2018) a může zlepšovat osmoregulační i hydrologické funkce (O'Brien et al. 2014). Mísení listnatých a jehličnatých druhů může podpořit přírůst diverzifikací zdrojů a snížením stresu (Pretzsch et al. 2014); např. smrk může profitovat z vyššího průniku světla a vody přes koruny listnáčů v bezlistém období. Rötzer et al. (2017) popisují tuto výhodnou vazbu mezi smrkem a bukem. Odlišné kořenové systémy rovněž zvyšují efektivitu využití zdrojů (Dănescu et al. 2016). Vyšší jarní teploty mohou být výhodné pro jedli a buk díky nižšímu výskytu pozdních mrazů (Lebourgeois et al. 2010; Mikulénka et al. 2020) a urychlení kambialní aktivity (Gričar et al. 2008; Swidrak et al. 2014). Mírné zimy mohou růst rovněž zlepšit (Harrington et al. 2010). Ve středních a vyšších polohách bývá korelace růstu se srážkami zpravidla slabší než s teplotou, zejména ve vegetačním období (Rolland et al. 1999; Carrer et al. 2012). Za klíčové měsíce pro tvorbu kambia a letokruhů bývají považovány červen a červenec (Mäkinen et al. 2003; van der Maaten et al. 2012). I u nás vyšly jako nejvýznamnější měsíce duben a červenec. U smrku byly pozorovány 12leté cykly radiálního růstu, které mohou souviset se sluneční aktivitou s periodou 8–12 let (Hathaway 2015). Tyto cykly byly zaznamenány ve východních Krkonoších u buku (Šimůnek et al. 2020) a potvrzeny i v jižní Itálii (Šimůnek et al. 2021). 11leté cykly byly popsány i u borovice lesní v Rusku (Matveev et al. 2017; Kasatkina et al. 2019). Dále jsme u smrku, buku a jilmu zaznamenali cykly 4–7 let, které řadíme ke „Schwabeho cyklu“ (druhý harmonický sluneční cyklus) (McCracken et al. 2002). Tato období se dávají do souvislosti s kratšími cykly teploty a srážek (Šimůnek et al. 2021). Například v Německu byly popsány osmileté cykly synchronní s fenologií buku (Carl et al. 2013). Delší cykly byly interpretovány jako 22letý Haleův cyklus, projevující se například přes teplotu a ozon (Tsiropoula 2003) či srážky (Laurenz et al. 2019). Byly nalezeny i v letokruzích ve východním Rusku (Shumilov et al. 2011) nebo na Slovensku (Dorotovič et al. 2014). Delší ~60leté cykly ve spektrální analýze smrku a buku odpovídají vlivům Gleissbergova cyklu (70–100 let) (Tsiropoula et al. 2003), spojovaného s globálními změnami teplot (Nagovitsyn 2014).

6.2.3. *Effects of environmental factors and management on dynamics of mixed calcareous forests under climate change in Central European lowlands*

V letech 2002–2014 se produkční parametry zvýšily na všech TVP, zatímco v období 2014–2020 (s výjimkou vysokého lesa) poklesly vlivem zvýšené mortality. Ve vysokém lese přírůst nahradil ztráty mortalitou. Mortalita dosahovala 7 % ve vysokém lese a 14 % ve výmladkovém lese s výstavky. Vyšší mortalita výmladků souvisela s větším podílem mladých jedinců, vyšší hustotou a rychlejší dynamikou nízkého lesa. Hustota porostu vzrostla v letech 2002–2014 z 394–1870 na 404–2024 stromů ha⁻¹ a významně ovlivnila zápoj. V naší studii byl zápoj >92 %, zatímco na běžných stanovištích u jednodruhových porostů se uvádí 64–83 % a u smíšených porostů 85–87 % (Pretzsch 2013). Při kombinaci světlomilných a stín snášejících druhů může plocha projekce korun výrazně převyšovat plochu porostu (Pretzsch, 2013); u nás dosahovala téměř šestnásobku v nízkém lese. Asymetrická konkurence mění tvar korun a zvyšuje jejich efektivitu (Grams, Andersen 2007; Štefančík 2017). Velmi husté porosty mohou snižovat projekční plochu korun a zvyšovat asimilační efektivitu, zejména v chladnějších horských oblastech (Bulušek et al. 2016; Černý et al. 2020). V období 2014–2020 hustota klesla na 372–1766 stromů ha⁻¹, nejvíce v nízkém lese. Zásoba porostu kulminovala v nízkém a sdruženém lese v roce 2014 (217–276 m³ ha⁻¹), zatímco ve vysokém lese v roce 2020 (590 m³ ha⁻¹), což potvrzuje variabilitu ploch (Szymura et al. 2014). Hodnoty těchto porostů jsou srovnatelné s přírodě blízkými dubobukovými lesy v Rumunsku (350–620 m), kde byl průměr 577 m³ ha⁻¹ (smíšené doubravy) a 675 m³ ha⁻¹ (čisté bučiny), přičemž v rezervaci Runcu Grosi byly v dubových porostech zaznamenány i vyšší zásoby 635–875 m³ ha⁻¹ (Petritan et al. 2014). Naopak v Polsku byly uváděny hodnoty 65–370 m³ ha⁻¹ (Szymura et al. 2014). Vysoké zásoby v našem případě souvisejí s historickým hospodařením a přeměnou na les vysoký v posledních 50 letech. Vliv původního hospodaření totiž může přetrvávat i >100 let (Paillet et al. 2010; Müllerová et al. 2015). Průměrný roční přírůst se pohyboval mezi 2,15–5,47 m³ ha⁻¹ (2002) a 2,36–5,96 m³ ha⁻¹ (2020), a to s celkovou převahou vysokého lesa. Maximum však vykázaly les nízký a sdružený v roce 2014. To naznačuje výraznější dynamiku po ponechání bývalého výmladkového lesa spontánnímu vývoji než u porostů převedených na les vysoký. Obdobně byl na Broumovsku nejvyšší v květnaté bučině, tj. ve vysokém lese (4,7 m³ ha⁻¹) oproti suťovému lesu nízkému (3,9 m³ ha⁻¹) a sdruženému lesu (3,7 m³ ha⁻¹) (Vacek et al. 2014). Stabilizace zásoby ve vysokém lese se předpokládá kolem věku 70 let (Bruckman et al. 2011), zatímco u výmladků může zásoba dále růst kvůli odlišnému podílu kmenů na biomase (Suchomel et al. 2012). Ekonomicky může být dubový výmladkový les efektivnější než les vysoký či předržená pařezina (Březina et al. 2020). Mladé výmladky jsou uváděny jako slibná

adaptabilní alternativa na extrémních, vodou limitovaných stanovištích vůči obnově generativního původu (Stojanović et al. 2016), avšak tato výhoda klesá s vyšší transpirací výmladků (Stojanović et al. 2017) a může se promítat do vyššího vodního deficitu v půdě v podmínkách klimatické změny a sucha (Anderegg et al. 2020).

Během 18 let byly na Doutnáči zjištěny jen malé změny diverzity porostu. V Bělověžském pralese vykazovaly strukturální parametry stabilitu i za 80 let, avšak druhová skladba se měnila poklesem řady druhů (Brzeziecki et al. 2018). U nás byly výraznější změny patrné hlavně v období 2014–2020, pravděpodobně i kvůli relativně krátkému sledování, které nemusí plně zachytit dynamiku stromového patra (Kucbel et al. 2012). Vliv hospodaření na biodiverzitu je často znám jen částečně (Dieler et al. 2017) a vyšší diverzita na úrovni krajiny nemusí znamenat méně intenzivní management (Biber et al. 2015). Smíšené habrodubové porosty s dominujícím dubem a lípou vykazovaly vyšší druhovou diverzitu než bukové lesy vysoké. Dubohabřiny jsou přirozené v nížinách, acidofilní doubravy ve středních polohách a bučiny v submontánních až montánních oblastech Česka (Chytrý 2012). Nejvyšší celková diverzita byla v lese sdruženém a nízkém. Z dlouhodobého hlediska dub ustupuje z obnovy a je nahrazován habrem. Podobně v Bělověžském pralese klesaly hustoty dubu i dalších dřevin (osika, bříza, jasan, javor), zatímco rostl význam habru a lípy (Brzeziecki et al. 2016, 2020). Po opuštění výmladkového hospodaření obvykle roste zápoj (Plue et al. 2013; Müllerová et al. 2015), často zvyšováním podílu buku a habru, což zhoršuje podmínky pro bylinné patro a přirozenou obnovu (Plue et al. 2013). Pokles diverzity listnatých lesů byl v minulosti popisován řadou autorů (Bartha et al. 2006; Hédl et al. 2010). Na Doutnáči je od 50. let zaznamenán úbytek dubu pýřitého (*Quercus pubescens* Willd.) a jeřábu břeku i světlomilných druhů bylinného patra (Průša 1985). V letech 2002–2020 převažoval trend nárůstu diverzity stromového patra, po roce 2014 však zeslábl až k mírnému poklesu kvůli mortalitě. Analogické fáze vývoje srovnatelných porostů popsali Hédl et al. (2010) pro Milovice. Po opuštění tradičního hospodaření byl obdobný trend doložen i v Dánsku (Strandberg et al. 2005) a Nizozemsku (Haveman, Schaminée 2005). Heiri et al. (2009) přitom zdůrazňují význam environmentálních faktorů ve větších měřítkách oproti historickým strategiím. Prostorově distribučně se lišil les vysoký (dominantní buk, relativně pravidelné rozložení) od agregované horizontální struktury v habrodubových porostech, kde dřívější výmladkové hospodaření (s výstavky) posílilo shlukování. Management a pěstební zásahy výrazně ovlivňují prostorové rozmístění stromů (Vacek et al. 2018; Hájek et al. 2020). Horní patro bývá spíše náhodně rozloženo (Petritan et al. 2014), zatímco v nižších patrech roste shlukovitost a vznikají skupiny světlomilných dřevin (Suchomel et al. 2012; Bulušek et al. 2016); v našem případě bylo spodní patro uspořádáno shlukovitě na všech TVP. Přírodě blízké,

druhově pestré, nestejnověké a prostorově nepravidelné porosty jsou uváděny jako vhodná strategie pro nejistoty spojené s klimatickou změnou (Rößiger et al. 2019; Vacek et al. 2020b). Mortalita stromů je klíčová pro změny diverzity (Debeljak 2006; Burrascano et al. 2008; Wayman, Sorenson 2025) a pro objem i hustotu odumřelého dřeva, což jsou indikátory diverzity a stupňů přirozenosti (Bartha et al. 2006; Bölöni et al. 2017). V našem případě byl objem odumřelého dřeva nízký (v průměru $14 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; maximum $<35 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) oproti $241 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ v rumunských přírodě blízkých bukodubových porostech (Petritan et al. 2014). Srovnatelně Burrascano et al. (2008) uvádějí $12 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ v hospodářských lesích a $45 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ v pralesovitých lesích v Itálii. Ve střední a severozápadní Evropě je dokumentován medián $53 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ s akumulací $0,1\text{--}19 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ rok}^{-1}$ (Vandekerkhove et al. 2009). V našem případě se akumulace během sledování zrychlila na $\sim 1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ rok}^{-1}$. Obdobné hodnoty byly zjištěny v bukových lesích severozápadního Německa (Meyer, Schmidt 2011). Podíl stojícího odumřelého dřeva byl v průměru 55,7 % a byl vyšší na plochách s dominantním bukem (68:32), což odpovídá stadiu optima (Debeljak 2006). Vyrovnaný poměr stojícího a ležícího odumřelého dřeva naznačuje relativně mladý věk porostů (~ 100 let) bez rozpadu stromového patra. Více odumřelého dřeva se objevuje na plochách s agregovanou strukturou, vyšší druhovou variabilitou a silnější konkurencí (Vacek et al. 2015). Stojící odumřelé dřevo bylo zastoupeno hlavně dubem, dále smrkem a lípou; u ležícího odumřelého dřeva převažovaly dub, habr, buk a lípa. Převaha 1.–2. stupně rozkladu u stojícího odumřelého dřeva a stupně 2.–3. u ležícího odumřelého dřeva ukazuje na krátkou dobu od ponechání samovolnému vývoji (Debeljak 2006). Druhové změny odumřelého dřeva zahrnovaly dub (+5 %), smrk (+2 %), lípu (−3,2 %) a habr (−2 %). Horizontální rozložení odumřelého dřeva bylo převážně náhodné. Podobně tomu je i v práci Král et al. (2015) a Vacek et al. (2015). Odumřelé dřevo je významné pro uhlíkové toky (Tavankar et al. 2022), přičemž teplejší klima urychluje rozklad a uvolňování uhlíku (Russell et al. 2015). Vyšší objem odumřelého dřeva a bohatší jeho struktura mohou současně zvyšovat požární riziko. Zejména pak ve Středomoří se očekává dopad klimatické změny na režim požárů včetně nárůstu plochy i intenzity a závažnosti požárů (Moriondo et al. 2006; Vacek et al. 2023; Huang et al. 2025).

Radiální růst byl více diferencovaný u buku a lípy než u dubu a jasanu; u buku se v posledních 10 letech zvýšil výskyt negativně významných let, pravděpodobně v souvislosti s klimatickou změnou. Za posledních 20 let se radiální přírůst zvýšil u dubu o 7,0 %, zatímco u ostatních druhů poklesl, nejvíce u buku (−37,9 %). Variabilita úzce souvisí se stanovištěm, nadmořskou výškou a porostními podmínkami (Rozas et al. 2015; Šimůnek et al. 2021) a je ovlivňována i směsí dřevin (Pretzsch et al. 2020, 2021; Vacek et al. 2021a), imisní zátěží (Král et al. 2015;

Králíček et al. 2017; Putalová et al. 2019), suchem (Steckel et al. 2020), škodami zvěří (Cukor et al. 2019a, 2019b; Vacek et al. 2020a), hnojením (Cukor et al. 2017; Gallo et al. 2021) a historickým využitím půdy (Cukor et al. 2020; Vacek et al. 2021b). Klimatické podmínky jsou považovány za hlavní determinanty radiálního růstu (Schweingruber et al. 1990; Šimůnek et al. 2019). Na Doutnáci na radiální růst působila teplota negativně a srážky pozitivně, zejména v červenci až srpnu. Negativní efekt vodního deficitu v půdě na růst dubu (červen–červenec) uvádějí Andersson et al. (2011) a Alfaro-Sánchez et al. (2020) a ukázali silnější vliv srážek než teploty. Dopady klimatické změny na růst jsou však komplexní (Urli et al. 2015): oteplování urychluje nástup jara a prodlužuje vegetační období (Menzel et al. 2006), což může měnit vztah růst–klíma (Rozas et al. 2015; Netsvetov 2017). V našem případě růst pravděpodobně zhoršovala i tracheomykóza dubu a *Rhytisma acerinum* u javoru, dále žír *Tortrix viridana* a pozdní mrazy (zejména buk, javor, jasan). Podobně to uvádějí i Gallo et al. (2017) a Šimůnek et al. (2019). Významná je i konkurence redukovatelná pěstebními zásahy (Scharnweber et al. 2011). Buk vykazoval největší fluktuace a je v nížinách citlivější na sucho a vysoké teploty než dub (Vacek et al. 2019). Očekává se posun bučin do vyšších poloh a na sever a ústup v nižších polohách a v jižních oblastech (Kramer et al. 2010; Dulamsuren et al. 2017; Machar et al. 2017). Naopak javor mléč vykazoval nejnižší fluktuace, a to v souladu se zjištěními z Krkonoš u javoru klenu (Hájek et al. 2021). Cyklicky je pro radiální růst klíčovým faktorem teplota vzduchu. V Česku byly převážně popsány 7leté cykly radiálního růstu (Šimůnek et al. 2020, 2021). V našich výsledcích se objevily periody 7 a 15 let (v korelaci s teplotou) a u dubu 12 a 20 let, podobné cyklům uváděným pro buk (Šimůnek et al. 2020, 2021).

6.2.4. Článek 6: *Growth response of mixed beech forests to climate change, various management and game pressure in Central Europe*

Výsledky základních charakteristik porostů podrobně dokumentují strukturální a produkční rozdíly mezi vysokým lesem, středním a nízkým se standardy obnovy na studovaných lokalitách, kde byl buk dominantním druhem stromu, s výjimkou TVP 5. V této souvislosti Bošela et al. (2016) naznačili, že buk bude hrát klíčovou roli v evropských lesních ekosystémech i v budoucnu, zatímco znalosti o dopadu změny klimatu zatím nejsou zcela definitivní a jednoznačné. Pokud jde o produkci, objem porostu se pohyboval v rozmezí 340–699 m³·ha⁻¹, přičemž nejvyšší objem porostu byl na TVP 3 a nejnižší na TVP 5. V naší studii, ačkoli byl objem porostu ovlivněn řadou faktorů (věk, mikrostanoviště, druhové složení stromů, hospodaření), byl tak velký rozsah dán různými typy lesa, protože na TVP 5 se nacházel les nízký. Ostatní plochy (vysoký les, střední) měly mnohem vyšší objem porostu než druhá

zmíněná plocha. V souvislosti s objemem porostů a změnou klimatu někteří autoři podpořili předpoklad, že smíšené vícedruhové porosty mohou poskytovat vyšší produkci (Del Río et al. 2013; Vacek et al. 2021) a mohou být také ještě odolnější vůči silným suchům (Pretzsch et al. 2013b; Vacek et al. 2023), která však měla v posledních letech negativní dopady i přes relativně vysokou druhovou rozmanitost studovaných lokalit. Tento trend byl v Evropě potvrzen mnoha studiemi (např. Bontemps et al. 2010; Rabasa et al. 2013; Slanař et al. 2017). Například při porovnání produkce vysokých lesů v naší studii byl vyšší objem porostu ($699 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$) pozorován na smíšené TVP 3 s podílem buku 72 % ve srovnání s TVP 2 (podíl buku 98 %, objem $591 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$). Nejnižší variabilita růstu buku ve vztahu k faktorům prostředí byla navíc pozorována na TVP 5, kde byl buk pouze přimíšeným druhem stromů (16 %). Porovnání charakteristik porostů s podobnými lokalitami ve střední Evropě v zásadě odhaluje velmi podobné produkční charakteristiky z mnoha různých lokalit (Bulušek et al. 2016; Králíček et al. 2017; Vacek et al. 2021). Produkci dřeva může ovlivnit nejen složení lesa, ale také jeho typ (Ngo Being et al. 2013) a způsoby obhospodařování (Poleno et al. 2009; Vacek et al. 2020). Struktura rozdělení tloušťkových tříd byla na TVP velmi diferencovaná, což lze vysvětlit různými pěstebními postupy (typ probírky, způsob převodů a přeměn) v minulosti. Heterogenita výsledků může také souviset s velikostí studovaných ploch (Paluch 2007). Na studovaných lokalitách lze z hlediska tloušťkových tříd nalézt Gaussovo rozdělení, relativně rovnoměrné rozdělení a zřetelně levostranné a pravostranné rozdělení. Podle Krále et al. (2010) je Gaussovo rozdělení typické pro fázi optima ve větším prostorovém měřítku. Levostranné rozdělení je typické pro staré bukové porosty blízké přírodě (Korpeľ 1995; Schütz et al. 2001; Králíček et al. 2017), které obvykle odrážejí režim maloplošných disturbancí (Zeibig et al. 2005) a nacházejí se ve fázi růstu nebo v počáteční fázi rozpadu (Podlaski 2006; Zenner et al. 2015). V rámci širší studie průměru jednotlivých stromů na TVP jsme se zaměřili na dlouhodobý radiální růst v období 1955–2015. V souvislosti s relativní rozmanitostí druhové struktury byl studovaný průměrný radiální růst ovlivněn řadou různých faktorů (sucho, pozdní mrazy, škůdci atd.), zatímco u buku jako dominantního druhu stromu na všech lokalitách kromě TVP 5 bylo v posledních letech pozorováno snížení přírůstku zejména v důsledku sucha, podobně jako u smrku na TVP 4, u ostatních druhů stromů nebyl tento trend tak zřejmý. Srovnání této situace s některými evropskými lokalitami ukázalo, že buk lesní trpí snížením přírůstu zejména na jižním okraji svého přirozeného areálu rozšíření (Jump et al. 2006; Bontemps et al. 2010), i když regionální rozdíly mohou být velké (Tegel et al. 2014). Szymura et al. (2013) uvedli, že množství dostupné vody je klíčovým faktorem pro rozšíření buku, protože při nedostatku vody je buk méně konkurenceschopný než jiné druhy stromů vyskytující

se na těchto lokalitách, např. dub. Snížení jeho přírůstu na evropských lokalitách zaznamenali také Dittmar et al. (2003). Naopak jiné studie z Evropy potvrdily nárůst přírůstu buku mezi lety 1950 a 1980 (Hlásny et al. 2011; Pretzsch et al. 2014b; Štefančík 2015; Bošela et al. 2016; Vacek et al. 2021). Bošela et al. (2018) naznačili pozitivní vliv zvyšování letních teplot vzduchu ve vyšších zeměpisných šířkách nebo ve vyšších nadmořských výškách a zároveň předpověděli nárůst přírůstu buku na severním okraji jeho areálu rozšíření. Ve srovnání s jinými druhy stromů byl smrk ztepilý nejcitlivější na negativní roky s extrémně nízkým radiálním růstem, jak bylo zjištěno v jiných studiích (Vacek et al. 2019; Hájek et al. 2021), zatímco růst buku lesního, javoru klenu, dubu zimního a lípy malolisté byl relativně stabilní. Navíc ve smíšených lesích je dosaženo vyššího průměrového radiálního růstu a odolnosti ve srovnání s monokulturami (Pretzsch et al. 2014a; Vacek et al. 2021). Budoucí vývoj radiálního růstu bude v podstatě do značné míry záviset na regionálním klimatu a produktivitě lokality (Aertsens et al. 2014; Machar et al. 2017; Vacek et al. 2023). Tyto lokální faktory do značné míry ovlivňují zobecnění výsledků pro širší spektrum lesních porostů a jsou základem rozdílných výsledků mnoha studií.

Přírozená obnova je důležitou součástí lesů blízkých přírodě (Petritan et al. 2007; Vacek et al. 2014, 2015, 2017). Naše studie ukázala relativně vysokou hustotu jedinců přírozené obnovy ($13\,880\text{--}186\,462\text{ ks ha}^{-1}$) a rostoucí podíl javorů a jasanů. Ve srovnání s jinými lokalitami v CHKO Broumovsko byla pozorována nižší hustota jedinců obnovy v rozmezí $1\,472\text{--}44\,888\text{ ks ha}^{-1}$ (Vacek et al. 2015). Buk byl dominantním druhem stromu v přírozené obnově, ačkoli jeho podíl se značně liší od zastoupení dle Bílka et al. (2014) v Národní přírodní rezervaci Voděradské bučiny nebo od vysoce dominantního zastoupení buku v Národní přírodní rezervaci Broumovské stěny, jak uvádějí Vacek et al. (2015). Na studovaných lokalitách byla zaznamenána mnohem vyšší druhová rozmanitost, která se svou bohatostí jeví unikátní ve srovnání s jinými studii ze střední Evropy (např. von Oheimb et al. 2005; Králíček et al. 2017; Slanař et al. 2017), kdy práce prezentující tak bohatou přírozenou obnovu byly velmi vzácné. Přestože přírozená obnova zahrnovala vysoký počet jedinců a druhů, tak se nevyhnula značnému tlaku zvěře, která způsobovala velké ztráty okusováním terminálních výhonků. Největší škody utrpěli jedinci jedle, jilmu a jeřábu, ale téměř všechny druhy stromů v přírozené obnově byly více či méně poškozeny. V České republice byl velký tlak divoké zvěře hlášen z mnoha lokalit (Vacek 2017; Cukor et al. 2019a, 2019b), kdy někteří autoři potvrdili rostoucí potravní atraktivitu s klesajícím podílem druhů stromů v přírozené obnově (Ammer 1996; Čermák et al. 2009; Fuchs et al. 2021; Vacek, Vacek 2022). V této souvislosti Vacek et al. (2015) a Vacek, Vacek (2022) uvádějí, že na některých lokalitách je prakticky nemožné

pěstovat některé druhy stromů bez oplocení, protože spárkatá zvěř způsobuje ztráty nejen okusem, ale i vytloukáním, ohryzem a loupáním kůry. Strhávání kůry prováděné zejména jelenem lesním může ohrozit i starší porosty, které již natolik vyrostly, že se okusu vyhnuly (Vacek et al. 2012; Cukor et al. 2019a, 2019b). Chceme-li i v budoucnu zachovat bohaté druhové složení ve studovaných porostech, bude nutné snížit stále rostoucí hustotu populací kopytníků na ekologicky únosnou mez a chránit ohrožené druhy stromů individuálním nebo skupinovým oplocováním. Z těchto důvodů je nezbytné uvést v soulad lesnický a myslivecký management v lesních porostech (Cukor et al. 2023, 2024; Vacek et al. 2024).

7. Doporučení a limitační rámec práce

7.1. Doporučení pro lesnickou praxi

Probíhající globální klimatická změna významně ovlivňuje stabilitu, produkční schopnost i biodiverzitu lesních ekosystémů. Výsledky dlouhodobých výzkumů ukazují, že reakce lesních porostů na dlouhodobé sucha, teplotní extrémny a změny distribuce srážkového režimu jsou silně závislé na druhovém složení, půdních podmínkách a způsobu hospodaření. Zvláště lesy na extrémních stanovištích, jako jsou sutě, mělké skeletovité půdy, nebo nížinné oblasti často trpí periodickým deficitem vláhy. Současně se potvrzuje, že strukturálně a druhově diferencované porosty vykazují vyšší ekologickou stabilitu a adaptační potenciál na měnící se podmínky prostředí. Lesnická praxe by proto měla cíleně reagovat na zjištěné rozdíly v odolnosti jednotlivých dřevin a porostních typů. Následující doporučení shrnují klíčové principy adaptivního hospodaření podporujícího stabilitu, produkci včetně sekvestrace uhlíku v kontextu mitigace na klimatickou změnu i biodiverzitu lesa.

Konkrétní doporučení:

- Ve stanovištně obdobných podmínkách upřednostňovat smíšené porosty před monokulturami, zejména kombinace buku a smrku (ve středních polohách) v přibližně vyrovnaném zastoupení s akcentem na druhovou vyrovnanost a heterogenitu (ne bohatost) s přimíšením cenných listnáčů (javor klen, jilm horský, jasan ztepilý atd.), které vykazují vyšší produkci, stabilitu i strukturální diverzitu.
- Přizpůsobovat dřevinou skladbu stanovištním podmínkám, zejména hloubce a skeletovitosti půdy; v extrémních podmínkách preferovat odolnější hlouběji kořenicí dřeviny (např. buk lesní, javor klen, jasan ztepilý oproti smrku ztepilému).
- Na extrémních a suťových stanovištích zachovávat a obnovovat pařeziny, či případně sdružený les s výstavky, v kontextu druhové, prostorové (horizontální a vertikální) skladby, strukturální (tloušťkové a výškové) a celkové heterogenity, kde prokazatelně dochází k vyšší biodiverzitě oproti tvaru lesa vysokého.
- Z pěstebního hlediska omezovat velkoplošné zásahy; preferovat maloplošné, či výběrné a přírodě blízké způsoby hospodaření, které zvyšují strukturální rozrůzněnost porostů a jejich celkovou ekologickou stabilitu.
- Podporovat druhovou, věkovou, prostorovou a genetickou lokální diferenciaci lesních porostů jako nástroj zvýšení odolnosti vůči extrémním klimatickým jevům, které ji akcelerují na síle a četnosti v důsledku probíhajících klimatických změn (např. větrné disturbance).

- Zachovávat a cíleně ponechávat stojící a ležící odumřelé dřevo v porostech, které přispívá k ekologické stabilitě a biodiverzitě bez výrazného snížení produkce.
- S ohledem na negativně významné roky charakteristické signifikantním poklesem radiálního růstu, přizpůsobit intenzitu plánovaných pěstebních zásahů a těžeb aktuálním klimatickým podmínkám a faktorům v interakci s nimi.
- V nižších polohách, resp. v suchých a teplých oblastech, omezovat podporu sensitivních dřevin s vysokou citlivostí na dlouhodobé sucho, zejména ve vegetačním období (zejména květen až červenec), a to především u smrku ztepilého na nevhodných stanovištích.
- Podporovat přirozenou obnovu, zejména u vtroušených a přimíšených dřevin (zahrnout i ochranná opatření proti škodám zvěří), a to zejména tam, kde to vede k vyšší druhové pestrosti a lepší adaptaci porostu na místní podmínky a změnu klimatu.
- Dosáhnout ekologicky únosných stavů spárkaté zvěře a uvést v soulad lesnický a myslivecký management ve studovaných lesních ekosystémech nižších a středních poloh.

7.2. Doporučení pro lesnický výzkum

Výsledky prezentovaných dlouhodobých experimentů a monitoringu lesních porostů potvrzují, že reakce lesních ekosystémů na probíhající globální klimatickou změnu jsou komplexní a často nelineární. Zřetelně se projevují rozdíly mezi dřevinami, hospodářskými způsoby a formami i typy stanovišť, které nelze dostatečně postihnout krátkodobými studiemi, které jsou často prezentovány. Zvyšující se variabilita růstu a četnost extrémních let prohlubují význam detailních dendrochronologických a ekologických analýz. Současně se ukazuje potřeba propojit produkční, ekologické a biodiverzitní přístupy v rámci jednotného výzkumného rámce. Další výzkum by měl cíleně reagovat na zjištěné mezery v poznání adaptačních mechanismů lesních porostů. Následující doporučení vymezují hlavní směry budoucího lesnického výzkumu.

Konkrétní doporučení:

- Rozšiřovat síť trvalých výzkumných ploch napříč gradienty stanovišť, druhového spektra, nadmořských výšek a způsobů hospodaření.
- Prohlubovat dendrochronologické analýzy zaměřené na extrémní klimatické události (ne pouze měsíční teploty a srážky), negativně významné roky a růstovou variabilitu a provázat je například s nahodilý těžbami, semennými roky atd.
- Prohlubovat poznání vlivu cyklických klimatických procesů na růst jednotlivých dřevin včetně zahrnutí dalších faktorů, jako solárních cyklů, NAO (severoatlantická oscilace)

a dalších komplexních faktorů a zaměřit se na pokročilé statistické metody, jako Waveletova analýza či spektrální analýzy.

- Podporovat interdisciplinární přístup kombinující lesnictví, ekologii, klimatologii a pedologii, které spolu úzce interagují, bez čehož nelze vyvodit jasná pěstební doporučení. Obzvláště detailně se zaměřit na interakce mezi klimatickými parametry, půdními podmínkami a druhovou skladbou, zejména na extrémních a marginálních stanovištích, které jsou změnou klimatu nejvíce ohroženy.
- Zaměřit výzkum na funkční diverzitu dřevin a její vliv na produkční potenciál zahrnující sekvestraci uhlíku v biomase, stabilitu a odolnost porostů vůči biotickým a abiotickým činitelům.
- Hodnotit dlouhodobý vliv různých hospodářských způsobů a tvarů (vysoký les, pařezina, nízký les, výběrný les, podrostní formy atd.) na biodiverzitu a adaptační schopnost lesních porostů.
- Integrovat analýzu biodiverzity všech pater lesa (stromové, keřové, bylinné i obnovy) do komplexního hodnocení ekologické stability lesních ekosystémů.
- Zkoumat roli druhové vyrovnanosti (evenness) jako klíčového faktoru produkčního potenciálu smíšených porostů, a ne zaměřovat se pouze na druhovou bohatost jako často mylně interpretovaného stěžejního ukazatele diverzity.
- Zaměřit budoucí výzkum na komplexní vliv škod zvířít na dynamiku smíšených lesních porostů, zejména v kontextu rozdílné atraktivita dřevin pro spárkatou zvěř; hodnotit dlouhodobé dopady okusu, ohryzu a loupání kůry na přirozenou obnovu, druhovou skladbu, růstovou dynamiku a stabilitu porostů v podmínkách probíhající klimatické změny.
- Propojovat lesnickou praxi s výzkumem a modelováním budoucího vývoje lesních porostů při různých scénářích klimatické změny, tj. přenos výsledků výzkumu do lesnické praxe.

7.3. Limitační rámec práce

Přestože předložené výsledky poskytují konzistentní a vzájemně se podporující interakce mezi druhovou diverzitou, strukturou a produkčním potenciálem smíšených lesních porostů v kontextu probíhající klimatické změny, je nezbytné je interpretovat s ohledem na určitá metodická a prostorová omezení výzkumu. Tato omezení jsou do značné míry inherentní dlouhodobému terénnímu a dendroekologickému výzkumu v heterogenních lesních

ekosystémech, zejména v extrémních stanovištních podmínkách, kde je kombinace klimatických stresorů, půdních vlastností a historického hospodaření mimořádně variabilní. Limity studie se týkají především rozsahu a reprezentativnosti výzkumných ploch, časového měřítka sledování, spektra hodnocených dřevin a environmentálních faktorů, jakož i zobecnitelnosti závěrů na širší geografické či ekologické gradienty. Tyto aspekty však nesnižují vypovídací hodnotu výsledků, ale spíše vymezují rámec jejich aplikovatelnosti a současně identifikují směry pro další výzkum, který by mohl na předložené poznatky navázat a dále je rozšířit. Konkrétní limitační aspekty této disertační práce jsou následující:

- **Omezený počet výzkumných ploch a jejich design:** Práce je založena na relativně omezeném počtu trvalých výzkumných ploch, což může snižovat statistickou sílu některých analýz a limitovat zachycení plného spektra variability porostních struktur smíšených a suťových lesů. Některé plochy mají také rozdílné rozměry. Tyto rozdíly mohou ovlivňovat zachycení jemnější prostorové heterogenity porostů, strukturální variability a hustoty stromů, a tím i srovnatelnost některých kvantitativních ukazatelů mezi pracemi.
- **Prostorová distribuce zájmového území:** Hodnocené lokality se nacházejí v určitém geografickém a ekologickém rámci, a proto nelze výsledky bez další validace přímo extrapolovat na jiné oblasti s odlišnými klimatickými, půdními či biogeografickými podmínkami.
- **Omezené spektrum stanovištních typů:** Výzkum se primárně zaměřuje na vybrané typy stanovišť, zejména mělké, skeletovité půdy a suťové lesy, což může vést k podreprezentaci méně extrémních stanovištních podmínek. Nicméně práce byla rozšířena i o kyselá a svěží stanoviště.
- **Časové měřítko výzkumu:** Ačkoliv dendrochronologické analýzy umožňují zpětný pohled na růstovou dynamiku v řádu dekad, samotná terénní měření a strukturální hodnocení porostů pokrývají spíše krátkodobé období. Tato limitace byla však snížena u některých souborů ploch získanými historickými daty až 55 let zpět.
- **Zaměření na omezený počet dřevin:** Analýzy se soustředí na několik ekologicky či produkčně významných druhů dřevin, zatímco reakce dalších, méně zastoupených druhů (např. habr obecný, javor mlčč, třešeň ptačí, jeřáby) nebyly do výzkumu zahrnuty.
- **Omezené zahrnutí genetické variability dřevin:** Studie pracuje s druhovou či strukturální úrovní, nikoliv s genetickou diverzitou dřevin, která může významně

ovlivňovat adaptační potenciál porostů vůči klimatickému stresu a měnícím se podmínkám prostředí.

- **Zjednodušený přístup k eutrofizaci:** Eutrofizační vlivy, zejména dusíková depozice, byly hodnoceny převážně konceptuálně a na základě dostupných údajů, nikoliv prostřednictvím detailního chemismu půd a biomasy.
- **Komplexnost oddělení vlivů klimatu a způsobů hospodaření:** Vzhledem k historickému překryvu změn hospodářských postupů a klimatických trendů není vždy možné jednoznačně oddělit jejich individuální dopady na strukturu a dynamiku zkoumaných lesních porostů.

8. Závěr

Současná podoba druhové, strukturální i produkční diverzity lesních ekosystémů je výsledkem dlouhodobého působení dvou hlavních hybných sil: (I) historického a aktuálního způsobu hospodaření a (II) probíhající globální změny klimatu, projevující se zejména kombinací zvyšujících se teplot, častějším výskytem disturbancí, proměnlivosti srážek a častějšími epizodami dlouhodobého sucha. Významnou limitující roli sehraává i silný tlak zvěře (zejména škody okusem) a eutrofizace prostředí. Lesní porosty reagují na tyto faktory jak změnou druhového složení, tak proměnou prostorové (vertikální a horizontální) struktury a růstové dynamiky, přičemž reakce je výrazně podmíněná stanovištní extrémností (mělké, skeletovité půdy, sutě) a zvoleným pěstebním systémem. Druhová diverzita je přitom stabilizačním prvkem porostů a signifikantně ovlivňuje produkční potenciál včetně sekvestrace uhlíku v kontextu mitigace klimatické změny. Strukturální diverzita pak přímo souvisí s odolností vůči disturbancím a klimatickým extrémům.

Z výsledků jednoznačně vyplývá, že smíšené porosty dosahují ve srovnání s monokulturami vyšších produkčních parametrů (zásoba, kruhová výčetní základna), vyšší ukazatele hustoty porostu (počet stromů, zakmenění, zápoj) a současně i vyšší komplexní diverzitu. Tento poznatek je zvláště relevantní při hodnocení sekvestrace uhlíku v biomase porostů: produkční potenciál a uhlíková bilance nejsou přímo vázány na často ve studiích uváděnou druhovou bohatost, ale spíše na druhovou vyrovnanost, případně různorodost, a to s optimálním podílem daných dřevin. Z hlediska radiálního růstu je jeho limitujícím faktorem deficit srážek (dlouhodobé sucho) v kombinaci s vysokou teplotou, zejména v hlavní části vegetační sezóny. Tyto reakce jsou ovšem výrazně druhově a ekologicky specifické. Ve středních polohách a v extrémních podmínkách mělkých, skeletovitých půd se ukazuje, že i v rámci stejného porostu

se jednotlivé dřeviny chovají, jak v kontextu jejich ekologických nároků, tak i mikrostanoviště odlišně. Například buk lesní a smrk ztepilý rostoucí na příznivějších místech (hlubší profil, méně skeletu) v posledních dekádách zvyšují svůj radiální růst, nicméně je důležité poukázat na jejich vyšší zranitelnost z hlediska kombinace nepříznivých klimatických faktorů a imisní zátěže (vyšší variability přírůstu, počet negativně významných let a signifikantních měsíců z hlediska srážek a teplot ovlivňující růst). Na druhou stranu růst javoru kleny a jasanu ztepilého v nejextrémnějších stanovištních podmínkách v posledních letech klesá, ale obě dřeviny vykazují vyšší resistenci vůči klimatickým extrémům, a navíc mají významný stabilizační potenciál – klíčový zejména v suťových a mělkých půdách, kde nabývají na významu půdoochranné, vodoochranné a klimatické funkce lesa. Celkově však roste výskyt negativně významných let a variabilita přírůstu, což je konzistentní příznak zvyšujícího se vlivu klimatické změny.

Vedle změny klimatu a způsobů hospodaření lze zdůraznit další dva často podceňované faktory. Prvním je eutrofizace, zejména prostřednictvím dusíkové depozice, která může měnit konkurenční poměry v bylinném patře a vést k nástupu nitrofilních druhů. Druhým je zvyšující se tlak spárkaté zvěře. Přírozená obnova je často v těch cenných smíšených suťových porostech okusem výrazně limitována až znemožněna (zejména u přimíšených a vtroušených dřevin). Proto se doporučuje její cílena ochrana (např. oplocením) a redukce stavů zvěře na ekologicky únosnou mez. Tyto výsledky zdůrazňují, že adaptační management nelze opírat pouze o volbu dřevin a pěstebního systému, ale musí řešit i regulační mechanismy, které umožní obnově zdárně odrůstat. Celkově je tedy nezbytná harmonizace pěstebních strategií a mysliveckého managementu. Obecně je vhodné uplatňovat mozaiku pěstebních systémů diferencované dle daných stanovištních a porostních poměrů a nepřístupovat k jednotnému paušálnímu řešení. Pro některé typy stanovišť a porostů (např. habrové doubravy) se jako perspektivní jeví maloplošné, přírodě blízké postupy, včetně pěstování sdruženého lesa a podpory příměsí dřevin, které zvyšují diverzitu a urychlují dynamiku. Naopak tvar les vysokého může být preferován tam, kde je cílem maximalizace produkčního potenciálu. V extrémních stanovištních poměrech, jmenovitě na mělkých a skeletovitých půdách, se zdůrazňuje potřeba systematicky udržovat smíšené suťové lesy adaptivním managementem: při výchovných zásazích podporovat vitální hluboce kořenicí listnáče (buk, javor, jasan) a doplňovat další původní a stanovištně vhodné dřeviny (např. jedle, jeřáb, lípy) pro zvýšení resilience. Adaptace na změnu klimatu musí pracovat s cílovým stavem (produkce vs. ochrana biotopů) a volit takovou intenzitu i prostorové měřítko zásahů, které podporuje požadovanou strukturální heterogenitu.

Závěrem lze konstatovat, že výsledky všech šesti předložených prací jsou silně konzistentní v tom, že směsi a strukturální pestrost zvyšují stabilitu, rezistenci a produkční potenciál. Na druhou stranu citlivost k probíhajícím změnám klimatu je druhově i stanovištně specifická. Optimální nastavení managementu se bude lišit podle lokality, půdních podmínek, tlaku zvěře a historického hospodaření. Z tohoto důvodu je klíčový dlouhodobý monitoring a hodnocení odolnosti porostů vůči klimatické změně v různých podmínkách prostředí.

9. Literatura

- Ádám, R., Ódor, P., Bölöni, J. (2013): The effects of stand characteristics on the understory vegetation in *Quercus petraea* and *Q. cerris* dominated forests. *Community Ecology*, 14: 101–109.
- Aertsens, W., Janssen, E., Kint, V., Bontemps, J.D., Van Orshoven, J., Muys, B. (2014): Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. *Forest Ecology and Management*, 312: 252–259.
- Agestam, E., Karlsson, M., Nilsson, U. (2006): Mixed forests as a part of sustainable forestry in southern Sweden. *Journal of Sustainable Forestry*, 21: 101–117.
- Alfaro-Sánchez, R., Valdés-Correcher, E., Espelta, J.M., Hampe, A., Bert, D. (2020): How do social status and tree architecture influence radial growth, wood density and drought response in spontaneously established oak forests? *Annals of Forest Science*, 77: 49.
- Allen, A.P., Brown, J.H., Gillooly, J.F. (2003): Response to comment on "Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic equivalence rule". *Science*, 299: 346c.
- Allen, C.D., 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(8): 129.
- 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. *Forest Ecology and Management*, 259: 660–684.
- Altman, J., Hédl, R., Szabó, P., Mazúrek, P., Riedl, V., Müllerová, J., Kopecký, M., Doležal, J. (2013): Tree-Rings Mirror Management Legacy: Dramatic Response of Standard Oaks to Past Coppicing in Central Europe. *PLoS*, 1: 8.
- Ambrož, R., Vacek, S., Vacek, Z., Král, J., Štefančík, I. (2015): Current and simulated structure, growth parameters and regeneration of beech forests with different game management in the Lány Game Enclosure. *Forestry Journal*, 61(2): 78-88.
- Ammer, C., Bickel, E., Kölling, C. (2008): Converting Norway spruce stands with beech – A review on arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science*, 125: 3–26.
- 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.

- Amoroso, M.M., Turnblom, E.C. (2006): Comparing productivity of pure and mixed Douglas-fir and western hemlock plantations in the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 1484–1496.
- Anderegg, W.R., Trugman, A.T., Badgley, G., Konings, A.G., Shaw, J. (2020): Divergent forest sensitivity to repeated extreme droughts. *Nature Climate Change*, 10: 1091-1095.
- Anderegg, W.R.L., Martinez-Vilalta, J., Cailleret, M., Camarero, J.J., Ewers, B.E., Galbraith, D., Gessler, A., Grote, R., Huang, C., Levick, S.R., Powell, T.L., Rowland, L., Sánchez-Salguero, R., Trotsiuk, V. (2016): When a tree dies in the forest: scaling climate-driven tree mortality to ecosystem water and carbon fluxes. *Ecosystems*, 19: 1133–1147.
- Andersson, M., Milberg, P., Bergman, K.O. (2011): Low pre-death growth rates of oak (*Quercus robur* L.) —Is oak death a long-term process induced by dry years? *Annals of Forest Science*, 68: 159–168.
- 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.
- Annighöfer, P. (2018): Stress relief through gap creation? Growth response of a shade tolerant species (*Fagus sylvatica* L.) to a changed light environment. *Forest Ecology and Management*, 415: 139–147.
- AOPK. (2013): Evropsky významná lokalita Kozínek. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Regionální pracoviště Východní Čechy. Pardubice.
- AOPK. (2004): Evropsky významné lokality ČR. CZ0520507 – Kozínek, AOPK ČR, Praha.
- Arrieta, S., Suarez, F. (2005): Spatial patterns of seedling emergence and survival a critical phase in holly (*Ilex aquifolium* L.) woodland recruitment in Central Spain. *Forest Ecology and Management*, 205: 267–282.
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., Rothe, A. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59: 233–253.
- Baeten, L., Bauwens, B., De Schrijver, A., De Keersmaeker, L., Van Calster, H., Vandekerckhove, K. et al. (2009): Herb layer changes (1954–2000) related to the conversion of coppice-with-standards forest and soil acidification. *Applied Vegetation Science*, 12: 187–197.
- Baran, J., Bodziarczyk, J. (2019): Forest stands in Phyllitido-Aceretum community occurring on limestone rocks and shelves—comparison of their structure in strictly protected and managed forests. *Polish Journal of Ecology*, 67: 105–121.

- Baran, J., Pielech, R., Kauzal, P., Kukla, W., Bodziarczyk, J. (2020): Influence of forest management on stand structure in ravine forests. *Forest Ecology and Management*, 463: 118018.
- Barbeta, A., Ogaya, R., Peñuelas, J. (2013): Dampening effects of long-term experimental drought on growth and mortality rates of a Holm oak forest. *Global Change Biology*, 19: 3133–3144.
- Bartha, D., Ódor, P., Horváth, T., Tímár, G., Kenderes, K., Standovár, T., Bölöni, J., Szmorad, F., Bodoncz, L., Aszalós, R. (2006): Relationship of tree stand heterogeneity and forest naturalness. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*, 2: 7–22.
- Battles, J.J., Shlisky, A.J., Barrett, R.H., Heald, R.C., Allen-Diaz, B.H. (2001): The effects of forest management on plant species diversity in a Sierran conifer forest. *Forest Ecology and Management*, 146(1): 211–222.
- Bayer, D., Seifert S., Pretzsch, H. (2013): Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. *Trees*, 27(4): 1035–1047.
- Beckage, B., Lavine, M., Clark, J.S. (2005): Survival of tree seedling across space and time: estimates from long-term count data. *Journal of Ecology*, 93: 1177–1184.
- Begović, K., Rydval, M., Mikac, S., Čupić, S., Svobodova, K., Mikoláš, M., Kozák, D., Kameniar, O., Frankovič, M., Pavlin, J., et al. (2020): Climate-growth relationships of Norway Spruce and silver fir in primary forests of the Croatian Dinaric mountains. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020: 288–289.
- Bellemare, J., Motzkin, G., Foster, D.R. (2002): Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography*, 29: 1401–1420.
- Beniston, M. (2004): The 2003 heat wave in Europe: a shape of things to come? An analysis based on Swiss climatological data and model simulations. *Geophysical Research Letters*, 31: 2022–2026.
- Biber, P., Borges, J.G., Moshhammer, R., Barreiro, S., Botequim, B., Brodrechtová, Y., Sallnäs, O. (2015): How sensitive are ecosystem services in European forest landscapes to silvicultural treatment? *Forests*, 6: 1666–1695.
- Biggs, R., Schlüter, M., Biggs, D., Bohensky, E.L., Burn Silver, S., Cundill, G., Dakos, V., Daw, T.M., Evans, L.S., Kotschy, K., Leitch, A.M., Meek, C., Quinlan, A., Raudsepp-Hearne, C., Robards, M.D., Schoon, M.L., Schultz, L., West, P.C. (2012): Toward principles

- for enhancing the residence of ecosystem services. *Annual Review of Environment Resources*, 37: 421–448.
- Bílek, L., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Linda, R., Král, J. (2018): Are clearcut borders an effective tool for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) natural regeneration? *Forest systems*, 27: 2.
- Bílek, L., Remeš, J., Podrázský, V., Rozenbergar, D., Diaci, J., Zahradnik, D. (2014): Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia—The role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology*, 71: 59–71.
- Bindoff, N.L., Stott, P.A., Achuta Rao, K.M. et al, (2013): Detection and Attribution of Climate Change: from Global to Regional. (ed. by TF Stocker, D Qin, GK Plattner, M Tignor, SK Allen, J Boschung, A Nauels, Y Xia, V. Bex & PM Midgley) *Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, pp. 867–952.
- Biondi, F., Waikul, K. (2004): Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. *Computational Geosciences*, 30(3): 303–311.
- Bittner, S., Talkner, U., Krämer, I., Beese, F., Hölscher, D., Priesack, E. (2010): Modeling stand water budgets of mixed temperate broad-leaved forest stands by considering variations in species specific drought response. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150: 1347–1357.
- 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.
- Block, J. (1997): Disposition rheinland-pfälzischer Waldbodensubstrate gegenüber Versauerung. In: Ministerium für Umwelt und Forsten Rheinland-Pfalz: Waldschäden. Boden- und Wasserversauerung durch Luftschadstoffe in Rheinland-Pfalz, 16–27.
- Bobiec, A., Jaszcz, E., Wojtunik, K. (2011): Oak (*Quercus robur* L.) regeneration as a response to natural dynamics of stands in European hemiboreal zone. *European Journal of Forest Research*, 130: 785-797.
- Bobiec, A., Reif, A., Öllerer, K. (2018): Seeing the oakscape beyond the forest: a landscape approach to the oak regeneration in Europe. *Landscape Ecology*, 33: 513-528.
- Bodziarczyk, J., Szwagrzyk, J. (1995): Species composition and structure of forest stands in Phyllitido-Aceretum community. *Ekol. Pol*, 43: 153–173.

- Bölöni, J., Ódor, P., Ádám, R., Keeton, W.S., Aszalós, R. (2017): Quantity and dynamics of dead wood in managed and unmanaged dry-mesic oak forests in the Hungarian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 399: 120–131.
- Bolte, A., Ammer, C., Löf, M., Madsen, P., Nabuurs, G.-J., Schall, P., Spathelf, P., Rock, J. (2009): Adaptive forest management in central Europe: climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 24: 473–482.
- Bolte, A., Hilbrig, L., Grundmann, B., Kampf, F., Brunet, J., Roloff, A. (2010): Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce–beech forest. *European Journal of Forest Research*, 129: 261–276.
- Bolte, A.; Hilbrig, L.; Grundmann, B.; Kampf, F.; Brunet, J.; Roloff, A. (2010): Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *European Journal of Forest Research*, 129: 261–276.
- Bonan, G. B. (2008): Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882): 1444-1449.
- Bontemps, J.D., Hervé, J.C., Dhôte, J.F. (2010): Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. *Forest Ecology and Management*, 259: 1455–1463.
- Bošela, M., Lukač, M., Castagneri, D., Sedmák, R., Biber, P., Carrer, M., Konôpka, B., Nola, P., Nagel, A.T., Popa, I., Roibu, C.C., Svoboda, M., Trotsiuk, V., Büntgen, U. (2018): Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Science of The Total Environment*, 615: 1460–1469.
- Bošela, M., Štefančík, I., Petráš, R., Vacek, S. (2016): The effects of climate warming on the growth of European beech forests depend critically on thinning strategy and site productivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 222: 21–31.
- Bošela, M., Petráš, R., Sitková, Z., Priwitzer, T., Pajčík, J., Hlavatá, H. et al. (2014): Possible causes of the recent rapid increase in the radial increment of silver fir in the Western Carpathians. *Environmental Pollution*, 184: 211–221.
- Bošela, M.; Tumajer, J.; Cienciala, E.; Dobor, L.; Kulla, L.; Marčíš, P.; Popa, I.; Sedmák, R.; Sedmáková, D.; Sitko, R. V.; Šebeň, V.; Büntgen, U. (2020): Climate warming induced synchronous growth decline in Norway spruce populations across biogeographical gradients since 2000. *Science of The Total Environment*, 752: 141794.
- 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.

- 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.
- Brang, P. (2005): Virgin forests as a knowledge source for central European silviculture: reality or myth? *Forest Snow and Landscape Research*, 79: 19–32.
- Brang, P., Spathelf, P., Larsen, J. B., Bauhus, J., Boncina, A., Chauvin, C., Drossler, L., Garcia-Guemes, C., Heiri, C., Kerr, G., Lexer, M.J., Mason, B., Mohren, F., Muhlethaler, U., Nocentini, S., Svoboda, M. (2014): Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry*, 87, 492-503.
- Brassard, B.W., Chen, H.Y.H., Cavard, X., Laganière, J., Reich, P.B., Bergeron, Y., Paré, D., Yuan, Z. (2013): Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *Journal of Ecology*, 101: 210–219.
- Braun S., Thomas V. F., Quiring R., Flückiger, W. (2010): Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environmental Pollution*, 158: 2043–2052.
- Breshears, D.D., N.S. Cobb, P.M. Rich, K.P. Price, C.D. Allen, R.G. Balice, W.H. Romme, J.H. Kastens, et al. (2005): Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102: 15144–15148.
- Brewer, R. (1980): A half-century of changes in the herb layer of a climax deciduous forest in Michigan. *Journal of Ecology*, 68: 823–832.
- Březina, D., Kadavý, J., Kneifl, M., Michal, J. (2020): Comparison of Economic Efficiency of Management Systems with Prevailing Representation of Sessile Oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) in the Territory of Křivoklátsko Forest Park (Czech Republic). *Forests*, 11: 447.
- Brose, P.H. (2011): A comparison of the effects of different shelterwood harvest methods on the survival and growth of acorn-origin oak seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 41: 2359-2374
- Bruckman, V.J., Yan, S., Hochbichler, E., Glatzel, G. (2011): Carbon pools and temporal dynamics along a rotation period in *Quercus* dominated high forest and coppice with standards stands. *Forest Ecology and Management*, 262: 1853–1862.
- Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Tyler, G., (1997): Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests-effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management*, 88: 259–272.
- Brzeziecki, B., Bielak, K., Bolibok, L., Drozdowski, S., Zajączkowski, J. & Żybura, H. (2018): Structural and compositional dynamics of strictly protected woodland communities with

- silvicultural implications, using Białowieża Forest as an example. *Annals of Forest Science*, 75: 1-15.
- Brzeziecki, B., Pommerening, A., Miścicki, S., Drozdowski, S., Żybura, H. (2016): A common lack of demographic equilibrium among tree species in Białowieża National Park (NE Poland): Evidence from long-term plots. *Journal of Vegetation Science*, 27: 460-469.
- Brzeziecki, B., Woods, K., Bolibok, L., Zajączkowski, J., Drozdowski, S., Bielak, K., Żybura, H. (2020): Over 80 years without major disturbance, late-successional Białowieża woodlands exhibit complex dynamism, with coherent compositional shifts towards true old-growth conditions. *Journal of Ecology*, 108: 1138-1154.
- Buchwald, E. (2005): A hierarchical terminology for more or less natural forests in relation to sustainable management and biodiversity conservation. *Proceedings: Third expert meeting on harmonizing forest-related definitions for use by various stakeholders*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Bulušek, D., Vacek, Z., Vacek, S., Král, J., Bílek, L., Králíček, I. (2016): Spatial pattern of relict beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *Journal of Forest Science*, 62(7): 293–305.
- Bunn, W.A., Jenkins, M.A., Brown, C.B., Sanders, N.J. et al. (2010): Change within and among forest communities: the influence of historic disturbance, environmental gradients, and community attributes. *Ecography*, 33: 425–434.
- Burrascano, S., Lombardi, F., Marchetti, M. (2008): Old-growth forest structure and deadwood: are they indicators of plant species composition? A case study from central Italy. *Plant Biosystems*, 142: 313–323.
- Burton, J.I., Zenner, E.K., Frelich, L.E., Cornett, M.W. (2009): Patterns of plant community structure within and among primary and second-growth northern hardwood forest stands. *Forest Ecology and Management*, 258: 2556–2568.
- Carl, G., Doktor, D., Koslowsky, D. (2013): Phase difference analysis of temperature and vegetation phenology for beech forest: a wavelet approach. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*, 27(5): 1221-1230.
- Carpio, A.J., Apollonio, M., Acevedo, P. (2021): Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review*, 51: 95–108.
- Carrer, M., Motta, R., Nola, P. (2012): Significant Mean and Extreme Climate Sensitivity of Norway Spruce and Silver Fir at Mid-Elevation Mesic Sites in the Alps. *PLoS ONE*, 7: e50755.

- Čater, M., Diaci, J. (2017): Divergent response of European beech, silver fir and Norway spruce advance regeneration to increased light levels following natural disturbance. *Forest Ecology and Management*, 399: 206-212.
- Cavard, X., Macdonald, S.E., Bergeron, Y., Chen, H.Y.H. (2011): Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environmental Reviews*, 19: 142-161.
- Cavin, L., Mountford, E.P., Peterken, G.F., Jump, A.S. (2013): Extreme drought alters competitive dominance within and between species in a mixed forest stand. *Functional Ecology*, 27: 1424–1435.
- Cavlovic, J., Boncina, A., Bozic, M., Goršic, E., Simončič, T., Teslak, K. (2014): Depression and growth recovery of silver fir in uneven-aged Dinaric forests in Croatia from 1901 to 2001. *Forestry*, 88: 586–598.
- Černý, J., Pokorný, R., Vejpusťková, M., Šrámek, V., Bednář, P. (2020): Air temperature is the main driving factor of radiation use efficiency and carbon storage of mature Norway spruce stands under global climate change. *International Journal of Biometeorology*, 64: 1599-1611.
- Černý, V. (1949): Karlštejnské panství ve vývoji šesti století. *Časopis společnosti přátel starožitností*, 57: 77–86.
- 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.
- Chazdon, R.L. (2017). Landscape restoration, natural regeneration, and the forests of the future. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 102: 251-257.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Field, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., Zanne, A.E. (2012): Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491: 752–755.
- Chytrý, M. (2012): Vegetation of the Czech Republic: diversity, ecology, history and dynamics. *Preslia*, 84: 427–504.
- Chytrý, M., Sádlo, J. (1997): Tilia-dominated calcicolous forests in the Czech Republic from a Central European perspective. *Annali di Botanica*, 55: 105–126.
- Chytrý, M. et al. (2010): Katalog biotopů České republiky. Praha, Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 445 s.

- Ciceu, A., Popa, I., Leca, S., Pitar, D., Chivulescu, S., Badea, O. (2020): Climate change effects on tree growth from Romanian forest monitoring Level II plots. *Science of The Total Environment*, 698: 134129.
- Cienciala, E., Tumajer, J., Zatloukal, V., Beranová, J., Holá, Š., Hůnová, I., Russ, R. (2017): Recent spruce decline with biotic pathogen infestation as a result of interacting climate, deposition and soil variables. *European Journal of Forest Research*, 136: 307–317.
- Clark, P. J., Evans, F.C. (1954): Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations. *Ecology*, 35: 445–453.
- Colangelo, M., Camarero, J.J., Gazol, A., Piovesan, G., Borghetti, M., Baliva, M., et al. (2021): Mediterranean old-growth forests exhibit resistance to climate warming. *Science of the Total Environment*, 801: 149684.
- Cole, C.T., Anderson, J.E., Lindroth, R.L., Waller, D.M. (2010): Rising concentrations of atmospheric CO₂ have increased growth in natural stands of quaking aspen (*Populus tremuloides*). *Global Change Biology*, 16: 2186–2197.
- Coll, L., Ameztegui, A., Collet, C., Löf, M., Mason, B. et al. (2018): Knowledge gaps about mixed forests: What do European forest managers want to know and what answers can science provide?. *Forest Ecology and Management*, 407: 106-115.
- Collalti, A., Trotta, C., Keenan, T. F., Ibrom, A., Bond-Lamberty, B. et al. (2018): Thinning can reduce losses in carbon use efficiency and carbon stocks in managed forests under warmer climate. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 10: 2427–2452.
- Collins, R.J., Carson, W.P., (2004): The effects of environment and life stage on *Quercus* abundance in the eastern deciduous forest, USA: are sapling densities most responsive to environmental gradients? *Forest Ecology and Management*, 201: 241-258.
- Commarmot, B., Bachofen, H., Bundziak, Y., Bürgi, A., Ramp, B., Shparyk, Y., Sukhariuk, D., Viter, R., Zingg, A. (2005): Structures of virgin and managed beech forests in Uholka (Ukraine) and Sihlwald (Switzerland): A comparative study. In *Proceedings of the Forest Snow and Landscape Research*, 79: 45–56.
- Conte E., Lombardi F., Battipaglia G., Palombo C., Altieri S., La Porta N., Marchetti M., Tognetti R. (2018): Growth dynamics, climate sensitivity and water use efficiency in pure vs. mixed pine and beech stands in Trentino (Italy). *Forest Ecology and Management*, 409: 707–718.
- Cook, E.R. et al. (1990): *Methods of Dendrochronology Applications*. Tree-Ring Laboratory, Lamont-Ooherty Geological Observatory, Columbia University, New York.

- Coomes, D.A., Flores, O., Holdaway, R., Jucker, T., Lines, E.R., Vanderwel, M.C. (2014): Wood production response to climate change will depend critically on forest composition and structure. *Global Change Biology*, 20: 3632–3645.
- Cordonnier, T., Bourdier, T., Kunstler, G., Piedallu, C., Courbaud, B. (2018): Covariation between tree size and shade tolerance modulates mixed-forest productivity. *Annals of Forest Science*, 75: 1-15.
- Cowell, C.M., Hoalst-Pullen, N., Jackson, M.T. (2010): The limited role of canopy gaps in the successional dynamics of a mature mixed *Quercus* forest remnant. *Journal of Vegetation Science*, 21: 201-212.
- Crow, T.R., Buckley, D.S., Nauertz, E.A., Zasada, J.C. (2002): Effects of management on the composition and structure of northern hardwood forests in Upper Michigan. *Forest Science*, 48:129–145.
- Čufar, K., Grabner, M., Morgós, A., Martínez del Castillo, E., Merela, M., de Luis, M. (2014): Common climatic signals affecting oak tree-ring growth in SE Central Europe. *Trees Structure and Function*, 28: 1267–1277.
- 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., Havránek, F. (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., Linhart, L., Vacek, Z., Baláš, M., Linda, R. (2017b): The effects of Alginite fertilization on selected tree species seedlings performance on afforested agricultural lands. *Lesnický časopis – Forestry Journal*, 63: 1: 48–56.
- 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 porostů. *Reports of Forestry Research/Zprávy Lesnického Výzkumu*, 69(4): 262-269.
- Cukor, J., Vacek, Z., Linda, R., Bílek, L. (2017a): Carbon sequestration in soil following afforestation of former agricultural land in the Czech Republic. *Lesnický časopis – Forestry Journal*, 63: 2/3: 97–104.

- 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.
- Czajlik, P., Kenderes, K., Standovár, T., Tímár, G., (2003): Report on site-based permanent plot, second-phase and new mapping studies: Kékes Forest Reserve. NAT-MAN Working Report, 51.
- 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.
- D'Andrea, G., Šimůnek, V., Castellaneta, M., Vacek, Z., Vacek, S., Pericolo, O., Zito, R.G., Ripullone, F. (2022): Mismatch between Annual Tree-Ring Width Growth and NDVI Index in Norway Spruce Stands of Central Europe. *Forests*, 13: 1417.
- Dahlgren, J.P., Eriksson, O., Bolmgren, K., Strindell, M., Ehrlen, J. (2006): Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science*, 17: 577–582.
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J., Wotton, B.M. (2001): Climate change and forest disturbances. *Bioscience* 51: 723–734.
- Daněk, P., Šamonil, P., Hort, L. (2022): Forest floor alteration by canopy trees and soil wetness drive regeneration of a spruce-beech forest. *Forest Ecology and Management*, 504: 119802.
- Dănescu, A., Albrecht, A.T., Bauhus, J. (2016): Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, 182: 319–333.
- Raj, D., Kumar, A., Sooryamol, S., Sankar, K.R., George, K, J. (2025): Assessment of soil erosion rates, carbon stocks, and erosion-induced carbon loss in dominant forest types of the Himalayan region using fallout-137Cs. *Scientific Reports*, 15(1): 14950.
- De Dios, V.R., Fischer, C., Colinas, C. (2007): Climate change effects on Mediterranean forests and preventive measures. *New Forests*, 33: 29–40.
- De Schrijver, A., Mertens, J., Geudens, G., Staelens, J., Campforts, E., Luysaert, S. et al. (2006): Acidification of forested podzols in North Belgium during the period 1950–2000. *The Science of the Total Environment*, 361: 189–95.
- Debeljak, M. (2006): Coarse woody debris in virgin and managed forests. *Ecological Indicators*, 6: 733–742.

- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Bardat, J., Wattez-Franger, A., Saguez, R. et al. (2005): Silviculture-driven vegetation change in a European temperate deciduous forest. *Annals of Forest Science*, 62: 313–323.
- del Río, M., Pretzsch, H., Ruíz-Peinado, R., Ampoorter, E., Annighöfer, P., Barbeito, I. (2017): Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*–*Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *Journal Ecology*, 105: 1032–1043.
- del Río, M., Schütze, G., Pretzsch, H. (2014): Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, 16: 166–176.
- Di Filippo, A., Biondi, F., Maugeri, M., Schirone, B., Piovesan, G. (2011): Bioclimate and growth history affect beech lifespan in the Italian Alps and Apennines. *Global Change Biology*, 18: 960–972.
- Diaci, J., Firm, D. (2011): Long-term dynamics of a mixed conifer stand in Slovenia managed with a farmer selection system. *Forest Ecology and Management*, 262: 931–939.
- Diaci, J., Rozman, J., Rozman, A. (2020): Regeneration gap and microsite niche partitioning in a high alpine forest: Are Norway spruce seedlings more drought-tolerant than beech seedlings? *Forest Ecology and Management*, 455: 117688.
- Dieler, J., Uhl, E., Biber, P., Müller, J., Rötzer, T., Pretzsch, H. (2017): Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *European Journal of Forest Research*, 136: 739–766.
- Dittmar, C., Fricke, W., Elling, W. (2006): Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Germany. *European Journal of Forest Research*, 125: 249–259.
- Dobrowolska, D. (1998): Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the 'Jata' reserve in Poland. *Forest Ecology and Management*, 110: 237–247.
- Dobrowolska, D. (2006): Oak natural regeneration and conversion processes in mixed Scots pine stands. *Forestry*, 79: 503–513.
- D'Orangeville, L., Bouchard, A., Cogliastro, A. (2008): Post-agricultural forests: Landscape patterns add to stand-scale factors in causing insufficient hardwood regeneration. *Forest Ecology and Management*, 255: 1637–1646.
- Dorotovič, I., Louzada, J.L., Rodrigues, J., Karlovský, C. (2014): V. Impact of solar activity on the growth of pine trees: Case study. *European Journal of Forest Research*, 133: 639–648.
- Dulamsuren, C., Hauck, M., Kopp, G., Ruff, M., Leuschner, C. (2017): European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). *Trees*, 31: 673–686.

- Durak, T. (2012): Changes in diversity of the mountain beech forest herb layer as a function of the forest management method. *Forest Ecology and Management*, 276: 154–164.
- Dvořák, M., Tomšovský, M., Jankovský, L., Novotný, D. (2007): Contribution to identify the causal agents of Dutch elm disease in the Czech Republic. *Plant Protection Science*, 43(4): 142-145.
- EEA. (2019): European Environment Agency. Global and European Temperature.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18: 1–248.
- Emborg, J. (1998): Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 106: 83–95.
- Fabrika, M., Ďurský, J. (2005): Stromové růstové simulátory. EFRA, Zvolen.
- Falkengren-Grerup, U. (1995): Long-term changes in flora and vegetation in deciduous forests of southern Sweden. *Ecological Bulletins*, 44: 215–226.
- Faltysová, H., Mackovčín, P., Sedláček, P. et al. (2002): Chráněná území ČR, svazek V. Královéhradecko. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha.
- FAO (2015): Global Forest Resource Assessment 2015. Desk reference. FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. Rome, 245.
- Feldmann, E., Drössler, L., Hauck, M., Kucbel, S., Pichler, V., Leuschner, Ch. (2018): Canopy gap dynamics and tree understory release in a virgin beech forest, Slovakian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 415: 38-46.
- Felton, A., Lindbladh, M., Brunet, J., Fritz, Ö. (2010): Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: an assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 260: 939–947.
- Finzi, A.C., Canham, C.D. (2000): Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management*, 131: 153-165.
- Fleming, R.L., Black, T.A., Adams, R.S., Stathers, R.J., (1998): Silvicultural treatments, microclimatic conditions and seedling response in Southern interior clearcuts. *Canadian Journal of Soil Science*, 78: 115-126.
- Forrester, D.I., Albrecht, A.T. (2014): Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, 328: 94–102.

- Forrester, D.I., Kohnle, U., Albrecht, A.T., Bauhus, J. (2013): Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest Ecology and Management*, 304: 233–242.
- Frelich, L.E. (2002): *Forest Dynamics and Disturbance Regimes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J., Šimůnek, V., Štefančík, I., Brabec, P., Králíček, I. (2024): European beech (*Fagus sylvatica* L.) as a tree of the future in the context of climate change? *Central European Forestry Journal*, 70(2): 62–76
- Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J., Šimůnek, V., Štefančík, I., Králíček, I. (2024): European beech (*Fagus sylvatica* L.): A promising candidate for future forest ecosystems in Central Europe amid climate change. *Central European Forestry Journal*, 70(2): 62-76.
- Füldner, K. (1995): Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv*, 66: 235–606.
- Gallo, J., Baláš, M., Linda, R., Kuneš, I. (2017): Growth performance and resistance to ground late frosts of *Fagus sylvatica* L. plantation treated with a brassinosteroid compound. *Journal of Forest Science*, 63: 117–125.
- Gallo, J., 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.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., et al. (2013): Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4: 1-8.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J., Bengtsson, J. (2013): Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4: 1340.
- Gaudio, N., Balandier, P., Perret, S., Ginisty, C. (2011): Growth of understorey Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest. *Forestry*, 84 : 187-195.
- Gazol, A., Camarero, J.J., Gutiérrez, E., Popa, I., Andreu-Hayles, L., Motta, R., Nola, P., Ribas, M., Sangüesa-Barreda, G., Urbinati, C., Carrer, M. (2015) : Distinct effects of climate warming on populations of silver fir (*Abies alba*) across Europe. *Journal of Biogeography*, 42: 1150–1162.

- Gessler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., Rennenberg, H. (2007): Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees*, 21: 1–11.
- Ghalandarayeshi, S., Nord-Larsen, T., Johannsen, V.K., Larsen, J.B. (2017): Spatial patterns of tree species in Suserup Skov – a semi-natural forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 406: 391–401.
- Gibbs, J. N.; Brasier, C. M.; Webber, J. F. (1994): Dutch Elm Disease in Britain. In *Forestry Commission Information Note 252*; Forestry Commission Edinburgh: Edinburgh, UK.
- Gill, R. M. A. (1992): A review of damage by mammals in north temperate forests. 1. Deer. – *Forestry*, 65: 145–169.
- Gillman, L.N., Wright, S.D., Cusens, J., McBride, P.D., Malhi, Y., Whittaker, R.J. (2015): Latitude, productivity and species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 107–117.
- Gini, C. (1921): Measurement of Inequality of Incomes. *Economic Journal*, 31: 124-126.
- Gonçalves, A. C., Fonseca, T. F. (2023): Influence management and disturbances on the regeneration of forest stands. *Frontiers in Forests and Global Change*, 6: 10.
- Govedar, Z., Krsti'c, M., Keren, S., Babi'c, V., Zlokapa, B., Kanjevac, B., (2018): Actual and balanced stand structure: examples from beech-fir-spruce old-growth forests in the area of the Dinarides in Bosnia and Herzegovina. *Sustainability*, 10(2): 540.
- Grams, T.E., Andersen, C.P. (2007): Competition for resources in trees: physiological versus morphological plasticity. *Progress in Botany*, 69: 356–381.
- Gratzer, G., et. al. (2004): Spatio-temporal development of forests - current trends in field methods and models. *Oikos*, 107: 3–15.
- Gričar, J., Čufar, K. (2008): Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought. *Russian Journal of Plant Physiology*, 55: 538–543.
- Griess, V., Acevedo-Cabra, R., Härtl, F., Staupendahl, K., Knoke, T. (2012): Does mixing tree species enhance stand resistance against natural hazards? A case study for spruce. *Forest Ecology and Management*, 267: 284-296.
- Grilli, J., Rogers, T., Allesina, S. (2016): Modularity and stability in ecological communities. *Nature Communications*, 7: 12031.
- Gruber, A., Zimmermann, J., Wieser, G., Oberhuber, W. (2009): Effects of climate variables on intra-annual stem radial increment in *Pinus cembra* (L.) along the alpine treeline ecotone. *Annals of Forest Science*, 66: 503.

- Gutián, P., Medrano, M., Gutián, J. (2002): Seed dispersal in *Erythronium dens-canis* L. (Liliaceae): variation among habitats in a myrmecochorous plant. *Plant Ecology*, 169: 171–177.
- Hacket-Pain, A.J., Cavin, L., Friend, A.D., Jump, A.S. (2016): Consistent limitation of growth by high temperature and low precipitation from range core to southern edge of European beech indicates widespread vulnerability to changing climate. *European Journal of Forest Research*, 135: 897–909.
- Hájek, V., Vacek, S., Vacek, Z., Cukor, J., Šimůnek, V., Šimková, M., Prokúpková, A., Králíček, I., Bulušek, D. (2021): Effect of Climate Change on the Growth of Endangered Scree Forests in Krkonoše National Park (Czech Republic). *Forests*, 12: 1127.
- Hájek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Prausová, R., Linda, R., Bulušek, D., Králíček, I. (2020): Changes in diversity of protected scree and herb-rich beech forest ecosystems in Central Europe over 55 years. *Central European Forestry Journal*, 66: 202–2017.
- Halaj et al. (1987): Rastové tabuľky hlavných drevín ČSSR. *Príroda*, Bratislava.
- Hampe, A., Petit, R. J. (2005): Conserving biodiversity under climate change: the real edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461–467.
- 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
- 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.
- Hänninen, H., Tanino, K. (2011): Tree seasonality in a warming climate. *Trends in Plant Science*, 16: 412–416.
- Harrington, C. A., Gould, P. J., St. Clair, J.B. (2010): Modeling the effects of winter environment on dormancy release of Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 259: 798–808.
- Hathaway, D.H. (2015): The solar cycle. *Living Reviews in Solar Physics*, 12: 4.
- Hauck M., Zimmermann J., Jacob M., Dulamsuren C., Bade C., Ahrends B., Leuschner C. (2012): Rapid recovery of stem increment in Norway spruce at reduced SO₂ levels in the Harz Mountains, Germany. *Environmental Pollution*, 164: 132–141.
- Haveman, R., Schaminée, J. H. J. (2005): Floristic changes in abandoned oak coppice forests in the Netherlands with some notes on apomictic species. *Botanika Chronika*, 18: 149–160.

- Hédli, R. (2004): Vegetation of beech forests in the Rychlebské Mountains, Czech Republic, re-inspected after 60 years with assessment of environmental changes. *Plant Ecology*, 170: 243–265.
- Hédli, R., Kopecký, M., Komárek, J. (2010): Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions*, 16: 267–276.
- Heiri, C., Wolf, A., Rohrer, L., Bugmann, H. (2009): Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: structure, composition, and the influence of former management. *Ecological Applications*, 19: 1920–1934.
- Hermý, M., Verheyen, K. (2007): Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, 22: 361–371.
- Hisano, M., Searle, E. B., Chen, H. Y. (2018): Biodiversity as a solution to mitigate climate change impacts on the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 93(1): 439–456.
- Hlásný T., Turčáni M. (2013): Persisting bark beetle outbreak indicates the unsustainability of secondary Norway spruce forests: case study from Central Europe. *Annals of Forest Science*, 70: 481–491.
- Hoffmann, N., Schall, P., Ammer, C., Leder, B., Vor, T. (2018): Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive forest site in Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*, 256–257: 431–444.
- Hofmeister, J., Hošek, J., Modrý, M., Roleček, J. (2009): The influence of light and nutrient availability on herb layer species richness in oak-dominated forests in central Bohemia. *Plant Ecology*, 205: 57–75.
- Hofmeister, J., Mihaljevič, M., Hošek, J. (2004): The spread of ash (*Fraxinus excelsior*) in some European oak forests: an effect of nitrogen deposition or successional change? *Forest Ecology and Management*, 203: 35–47.
- Holub, J., Procházka, F. (2000): Red list of vascular plants of the Czech Republic – 2000. *Preslia*, 72: 187–230.
- Horák, J., Pavlíček, J. (2013): Tree level indicators of species composition of saproxylic beetles in old-growth mountainous spruce–beech forest through variation partitioning. *Journal of Insect Conservation*, 17: 1003–1009.

- Horvat, V., De Vicuña, J.G., Biurrun, I., García-Mijangos, I. (2018): Managed and unmanaged silver fir-beech forests show similar structural features in the western pyrenees. *IForest*, 11: 698–704.
- Huang, K., Wu, D., Liu, D. et al. (2025): Climate warming reduces soil gaseous nitrogen losses in a temperate forest. *Ecology Environmental Sciences*, 122: 48.
- Huber, M. O., Sterba, H., Bernhard, L. (2014): Site conditions and definition of compositional proportion modify mixture effects in *Picea abies* – *Abies alba* stands. *Can. J. For. Res.* 2014, 44, 1281–1291.
- Husová, M. (1982): Variabilität und Verbreitung des *Aceri-Carpinetum* in der Tschechischen Sozialistischen Republik. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 17: 113–135.
- Hyvönen, R., Ågren, G. I., Linder, S., Persson, T., Cotrufo, M.F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I. A., Jarvis, P. G., Kellomäki, S., Lindroth, A., Loustau, D., Lundmark, T., Norby, R. J., Oren, R., Pilegaard K., Ryan, M. G., Sigurdsson, B. D., Strömngren, M., van Oijen, M., Wallin, G. (2007): The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytologist*, 173: 463–480.
- IPCC (2018): Summary for Policymakers. Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. °C Above Pre-industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty.
- IPCC (2019): Climate Change and Land. An IPCC Special Report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems. Edited by Valérie Masson-Delmotte, World Meteorological Organization, 864 p.
- Iverson, L.R., Prasad, A.M. (2001): Potential changes in tree species richness and forest community types following climate change. *Ecosystems*, 4(3): 186-199.
- Ives, A.R., Carpenter, S.R. (2007): Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317: 58–62.
- Jactel, H., Brockerhoff, E.G., Duelli, P. (2005): A test of the biodiversity-stability theory: 661 meta-analysis of tree species diversity effects in insect pest infestations, and reexamination of responsible factors, in: Lorenzen, M.S., Korner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity*

- and Function: Temperate and Boreal Systems. *Ecological Studies*. Springer, Berlin, 235–261.
- Jaehne, S.C., Dohrenbusch, A. (1997): Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 116: 333–345.
- Jandl, R. (2020): Climate-induced challenges of Norway spruce in Northern Austria. *Trees, Forest and People*, 1: 100008.
- Janík, D., Šamonil, P., Vrška, T., Adam, D., Unar, P., Hort, L., Král, K. (2008): Doutnáč - monitoring lokality ponechané samovolnému vývoji. Doutnáč – monitoring of the locality left to spontaneous development. *Folia Forestalia Bohemica* 9, Lesnická práce s.r.o., Kostelec nad Černými lesy.
- Janík, D., Adam D., Hort L., Král K., Šamonil, P., Unar, P., Vrška, T., Horal, D. (2013): Spatiotemporal differences in tree spatial patterns between alluvial hardwood and mountain fir-beech forests: do characteristic patterns exist?. *Journal of Vegetation Science*, 24: 1141–1153.
- Janseten - Klooster, S.H., Thomas, E. J. P., Sterck, F.J. (2007): Explaining interspecific differences in sapling growth and shade tolerance in temperate forests. *Journal of Ecology*, 95: 1250-1260.
- Jeník, J. (1979): Ecological meaning of stability. In: *Stability of Spruce Forest Ecosystems*. Symposium MAB, Brno, 7–15.
- Jensen, A. M., Löf, M. (2017): Effects of interspecific competition from surrounding vegetation 669 on mortality, growth and stem development in young oaks (*Quercus robur*). *Forest Ecology and Management*, 392: 176-183.
- Jump, A. S., Hunt, J. M., Penuelas, J. (2006): Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, 12: 2163–2174.
- Kang, H., Zheng, Y., Liu, S., Chai, Z., Chang, M., Hu, Y., Li, G., Wang, D. (2017): Population structure and spatial pattern of predominant tree species in a pine-oak mosaic mixed forest in the qinling mountains, China. *Journal of Plant Interactions*, 12: 78–86.
- Kasatkina, E. A., Shumilov, O.I., Timonen, M. (2019): Solar activity imprints in tree ring-data from northwestern Russia. *J. Atmos. Solar-Terrestrial Physics*, 193: 105075.
- Keith, S. A., Newton, A. C., Morecroft, M. D., Bealey, C. E., Bullock, J. M. (2009): Taxonomic homogenization of woodland plant communities over 70 years. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, 276: 3539–3544.

- Kern, Z., Patkó, M., Kázmér, M., Fekete, J., Kele, S., Pályi, Z. (2013): Multiple tree-ring proxies (earlywood width, latewood width and $\delta^{13}C$) from pedunculate oak (*Quercus robur* L.), Hungary. *Quaternary International*, 293: 257–267.
- Kint, V., Aertsens, 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. *Climate Change*, 115: 343–363
- Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F., Ódor, P. (2013): Factors influencing epiphytic bryophyte richness and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation*, 22: 209–223.
- Klein, T. (2014): The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28: 1313–1320.
- Klopčič, M., Mina, M., Bugmann, H., Bončina, A. (2017): The prospects of silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) in mixed mountain forests under various management strategies, climate change and high browsing pressure. *European Journal of Forest Research*, 136: 1071–1090.
- Kneeshaw, D. D., Prévost, M. (2007): Natural canopy gap disturbances and their role in maintaining mixed species forests of central Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1534–1544.
- Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B., Mosandl, R. (2008): Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research*, 127: 89–101.
- Kolář, T., Čermák, P., Oulehle, F., Trnka, M., Štěpánek, P., Cudlín, P., Hruška, J., Büntgen, U., Rybníček, M. (2015): Pollution control enhanced spruce growth in the “Black Triangle” near the Czech–Polish border. *Science of the Total Environment*, 538: 703–711.
- Kolb, T.E., Fettig, Ch.J., Ayres, M.P., Bentz, B.J., Hicke, J.A., Mathiasen, R., Stewart, J. E., Weed, A.S. (2016): Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States. *Forest Ecology and Management*, 380: 321–334.
- Kolb, T.E., Stone, J.E. (2000): Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiology*, 20: 1–12.
- Konôpka, B. (2007): Potenciálne riziká vplyvu klimatickej zmeny na les; hypotézy, výskum a perspektívy. *Lesnícky časopis-Forestry Journal*, 53(3): 201–213.

- 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, J., Kaštier, P., Konôpka, B. (2015): Theoretical bases and practical measures to harmonise the interests of forestry and game management in Slovakia. *Lesnícky Časopis*, 61: 114-123.
- Konôpková, A., Kurjak, D., Kmeť, J., Klumpp, R., Longauer, R., Ditmarová, Ľ., Gömöry, D. (2018): Differences in photochemistry and response to heat stress between silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances. *Trees – Structure and Function*, 32: 73-86.
- Kopecký, M., Hédl, R., Szabó, P. (2013): Non-random extinctions dominate plant community changes in abandoned coppices. *Journal of Applied Ecology*, 50: 79–87.
- Köppen, W. (1936): *Das Geographische System der Klimate. Handbuch der Klimatologie.* Berlin, Gebrüder Bornträger: 44 s.
- Körner, C., Basler, D., Hoch, G., Kollas, C., Lenz, A., Randin, C.F., Vitasse, Y., Zimmermann, N.E. (2016): Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. *Journal of Ecology*, 104: 1076–1088.
- Korpeľ, Š. (1995): *Die Urwälder der Westkarpaten*, Stuttgart, Jena, New York, Gustav Fischer Verlag, 310 s.
- Kovács, B., Tinya, F., Ódor, P. (2017): Stand structural drivers of microclimate in mature 684 temperate mixed forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 234: 11–21.
- Kraft, G. (1884): *Beiträge zur zur lehre von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben.* Hannover, Klindworth: 147 s.
- 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. *Central European Forestry Journal*, 61(3): 175–187.
- Král, K., Janík, D., Vrška, T., Adam, D., Hort, L., Unar, P., Šamonil, P. (2010): Local variability of stand structural features in beech dominated natural forests of Central Europe: implications for sampling. *Forest Ecology and Management*, 260: 2196–2203.
- 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. *Central European Forestry Journal*, 61: 175–187.
- Králíček, I., Vacek, Z., Vacek, S., Remeš, J., Bulušek, D., Král, J., Štefančík, I., Putalová, T. (2017): Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. *Dendrobiology*, 77: 121–139.

- Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M. T., de Winter, W. (2010): Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change—range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecology and Management*, 259(11): 2213-2222.
- Krejčí, F., Vacek, S., Bílek, L., Mikeska, M., Hejmanová, P., Vacek, Z. (2013): The effects of climatic conditions and forest site types on disintegration rates in *Picea abies* occurring at the Modrava Peat Bogs in the Šumava National Park. *Dendrobiology*, 70: 35–44.
- Kucbel, S., Saniga, M., Jaloviar, P., Vencurik, J. (2012): Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the north-western Carpathians: A 40-years perspective. *Forest Ecology and Management*, 264: 125–133.
- Kuiters, A. T., Slim, P. A., (2002): Regeneration of mixed deciduous forest in a Dutch forest heathland, following a reduction of ungulate densities. *Biology Conservation*, 105: 65-74.
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepar, J. (2005): Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 1657–1668.
- Kunz J., Löffler G., Bauhus J. (2018): Minor European broadleaved tree species are more drought-tolerant than *Fagus sylvatica* but not more tolerant than *Quercus petraea*. *Forest Ecology and Management*, 414: 15–27.
- Kurz, W.A., Dymond, C.C., White, T.M., Stinson, G., Shaw, C.H., Rampley, G.J., et al. (2009): CBM-CFS3: a model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC standards. *Ecological Modelling*, 220: 480–504.
- Kuuluvainen, T., Hokkanen, T. J., Jarvinen, E., Pukkala, T. (1993): Factors related to seedling growth in a boreal Scots pine stand: a spatial-analysis of a vegetation-soil system. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 2101-2109.
- Lambers, H., Chapin, F. S., Pons, T. L. (2008): *Plant Physiological Ecology*, Springer, New York.
- Landuyt, D., Perring, M.P., Seidl, R., Taubert, F., Verbeeck, H., Verheyen, K. (2018): Modelling understorey dynamics in temperate forests under global change—challenges and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 31: 44–54.
- Lasch, P., Lindner, M., Erhard, M., Suckow, F., Wenzel, A. (2002): Regional impact assessment on forest structure and functions under climate change—the Brandenburg case study. *Forest Ecology and Management*, 162(1): 73-86.
- Laurenz, L., Lüdecke, H.J., Lüning, S. (2019): Influence of solar activity changes on European rainfall. *J. Atmos. Solar-Terrestrial Physics*, 185: 29–42.

- Lebourgeois, F., Rathgeber, C. B. K., Ulrich, E. (2010): Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Vegetation Science*, 21: 364–376.
- Leuschner, C., Ellenberg, H. (2017): *Ecology of Central European Forests. Vegetation Ecology of Central Europe*, vol. I. Springer Nature, Cham.
- Lévesque, M., Walthert, L., Weber, P. (2016): Soil nutrients influence growth response of temperate tree species to drought. *Journal of Ecology*, 104: 377–387.
- Lévesque, M., Saurer, M., Siegwolf, R., Eilmann, B., Brang, P., Bugmann, H., Rigling, A. (2013): Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. *Global Change Biology*, 19: 3184–3199.
- Lhotka, J.M. (2013): Effect of gap size on mid-rotation stand structure and species composition in a naturally regenerated mixed broadleaf forest. *New Forests*, 44: 311–325.
- Lhotka, O., Trnka, M., Kyselý, J., Markonis, Y., Balek, J., Možný, M. (2020): Atmospheric circulation as a factor contributing to increasing drought severity in central Europe. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 125: e2019JD032269.
- Lin, F., Comita, L.S., Wang, X.G., Bai, X.J., Yuan, Z.Q., Xing, D.L., Hao, Z.Q. (2014): The contribution of understory light availability and biotic neighborhood to seedling survival in secondary versus old-growth temperate forest. *Plant Ecology*, 215: 795-807.
- Lindenmayer, D. B., Margules, C.R., Botkin, D.B. (2000): Indicators of biodiversity for ecological sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14: 941–950.
- Linder, M. (2000): Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. *Tree Physiology*, 20: 299–307.
- Lindner, M., Bugmann, H., Lasch, P., Flechsig, M., Cramer, W. (1997): Regional impacts of climatic change on forests in the state of Brandenburg, Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*, 84(1): 123-135.
- Lindner, M., 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.
- Liu, J. (2025): Progress in research on the effects of environmental factors on natural forest regeneration. *Frontiers in Forests and Global Change*, 8: 1525461.

- Lloret, F., Escudero, A., Iriondo, J.M., Martínez-Vilalta J., Valladares F. (2012): Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Global Change Biology*, 18: 797–805.
- Ložek, V., Kubíková, J., Špryňar, P. (2005): Chráněná území ČR, svazek VIII: Kapitola Karlštejn. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR Praha, EkoCentrum Brno, 630–637.
- Lucas-Borja, M.E., Fonseca, T.F., Lousada, J.L., Silva-Santos, P., Garcia, E.M., Abellán, M.A. (2012): Natural regeneration of Spanish black pine [*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco] at contrasting altitudes in a Mediterranean mountain area. *Ecological Research*, 27: 913–921
- Machar, I., Vlčková, V., Buček, A., Voženílek, V., Šálek, L., Jeřabková, L. (2017): Modelling of Climate Conditions in Forest Vegetation Zones as a Support Tool for Forest Management Strategy in European Beech Dominated Forests. *Forests*, 8: 82.
- Magri, D., Vendramin, G. G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., Latalowa M., Litt, T., Paule, L., Roure, J. M., Tantau, I., van der Knaap, W. O., Petit, R. J. & de Beaulieu, J. L. (2006): A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. – *New Phytology*, 171: 199–221.
- Mäkinen, H., Nöjd, P., Mielikäinen, K. (2001): Climatic signal in annual growth variation in damaged and healthy stands of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in southern Finland. *Trees*, 15: 177–185.
- Málek, J. (1981): Jedle v pralesovitých rezervacích a výběrných lesích. *Lesnická práce*, 60: 255–259.
- Margalef, R. (1958): Information theory in ecology. *General Systematics*, 3: 36–71.
- Margules, C., Pressey, R. (2000): Systematic conservation planning. *Nature*, 405: 243–253.
- Marini, L., Økland B., Jönsson A. M., Bentz B., Carroll A., Forster B., Grégoire J. C., Hurling, R., Nageleisen, L.M., Netherer, S., Ravn, H. P., Weed, A., Schroeder, M. (2017): Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. *Ecography*, 40: 1426–1435.
- Matonis, M.S., Walters, M.B., Millington, J.D.A. (2011): Gap-, stand-, and landscape-scale factors contribute to poor sugar maple regeneration after timber harvest. *Forest Ecology and Management*, 262(2): 286–298.
- Matthews, J. D. (1991): *Silvicultural systems*. Oxford University Press, New York, N.Y.
- 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.
- Matveev, S.M., Chendev, Y.G., Lupo, A.R., Hubbart, J.A., Timashchuk, D.A. (2017): Climatic Changes in the East-European Forest-Steppe and Effects on Scots Pine Productivity. *Pure and Applied Geophysics*, 174: 427–443.
- Matyssek, R., Wieser, G., Ceulemans, R., Rennenberg, H., Pretzsch, H., Haberer, K., Low M., Nunn, A., Werner, H., Wipfler, P. (2010): Enhanced ozone strongly reduces carbon sink strength of adult beech (*Fagus sylvatica*) – resume from the free-air fumigation study at Kranzberg forest. *Environmental Pollution*, 158: 2527–2532.
- Mayer, H., Ott, E. (1991): *Gebirgswaldbau, Schutzwaldpflege*. 2. Aufl., Stuttgart, New York, 587 s.
- McCracken, K.G., Beer, J., McDonald, F.B. (2002): A five-year variability in the modulation of the galactic cosmic radiation over epochs of low solar activity. *Geophysical Research Letters*, 29: 3–6.
- McDowell, N.G., Allen, C.D. (2015): Darcy’s law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change*, 5: 669–672.
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská O., Briede, A., Chmielewski, F. M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatzcak, K., Måge, F., Mestre, A., Nordli, Ø., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remišová, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A. J. H., Wielgolaski, F.-E., Zach, S., Zust, A. (2006): European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12: 1969–1976.
- Meyer, P., Schmidt, M. (2011): Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *Forest Ecology and Management*, 261: 342–352.
- Meyfroidt, P., Lambin, E. (2011): Global Forest transition: Prospects for end to deforestation. *Annual Review of Environment and Resources*, 36: 343–371.
- Mezei, P., Jakuš, R., J., Havašová, M., Škvarenina, J., Ferenčík, J., Slivinský, J., Bičárová, S., Bilčík, D., Blaženec, M., Netherer, S. (2017): Storms, temperature maxima and the Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus*—An infernal trio in Norway spruce forests of the Central European High Tatra Mountains, *Agricultural and Forest Meteorology*, 242: 85–95.
- Mihók, B., Gálhidy, L., Kelemen, K., Standovár, T. (2005): Study of gap-phase regeneration in a managed beech forest: Relations between tree regeneration and light, substrate features and cover of ground vegetation. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*, 1: 25-38.

- Mikeska, M. et al. (2000): Oblastní plán rozvoje lesů – PLO 24 – Sudetské mezihoří. ÚHÚL Brandýs nad Labem, Hradec Králové.
- Mikulenka, P., Prokúpková, A., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Simon, J., Šimůnek, V., Hájek, V. (2020): Effect of climate and air pollution on radial growth of mixed forests: *Abies alba* (Mill.) vs. *Picea abies* (L.) Karst. Central European Forestry Journal, 66: 1: 23–36.
- Mina, M., del Río, M., Huber, M.O., Thürig, E., Rohner, B. (2018): The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. Journal of Vegetation Science, 29: 775–787.
- Modrý, M., Hubeny, 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.
- Montgomery, R.A., Palik, B.J., Boyden, S.B., Reich, P.B. (2013): New cohort growth and survival in variable retention harvests of a pine ecosystem in Minnesota, USA. Forest Ecology and Management, 310: 327-335.
- Moravec, J., Husová M., Chytrý, M., Neuhäuslová, Z. (2000): Přehled vegetace České republiky. Svazek 2. Hygrofilní, mezofilní a xerofilní opadavé lesy. Academia, Praha.
- Moravec, J., Husová, M., Neuhäusl, R., Neuhäuslová-Novotná, Z. (1982): Die Assoziationen mesophiler und hygrophiler Laubwälder in der Tschechischen Sozialistischen Republik. Academia, Praha.
- Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H. (2014): Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. Ecological Letters, 17: 1526–1535.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H. (2011): Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. Ecological Letters, 14: 1211–1219.
- Morin, X., Fahse, L., Jactel, H., Scherer-Lorenzen, M., García-Valdés, R., Bugmann, H. (2018): Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition, Scientific Reports, 8: 10.
- Moriondo, M., Good, P., Durao, R., Bindi, M., Giannakopoulos, C., Corte-Real, J. (2006): Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. Climate Research, 31: 85-95.
- Morison, J. I., Morecroft, M. D. (2006): Plant Growth and Climate Change. Blackwell Publishing, Oxford, UK; 213 p.

- Mrkva, R. (1994): Korovnice kavkazska (*Dreyfusia nordmanniana* Eckstein), obrana proti ní a její podíl na ústupu jedle. *Lesnictví – Forestry*, 40: 361–370.
- Müllerová, J., Hédli, R., Szabó, P. (2015): Coppice abandonment and its implications for species diversity in forest vegetation. *Forest Ecology and Management*, 343: 88–100.
- Naaf, T., Wulf, M. (2010): Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation*, 143: 848–855.
- Nagel, T.A., Mikac, S., Dolinar, M., Klopčič, M., Keren, S., Svoboda, M., Diaci, J., Boncina, A., Paulić, V. (2017): The natural disturbance regime in forests of the Dinaric Mountains: a synthesis of evidence. *Forest Ecology and Management*, 388: 29–42.
- Nagovitsyn, Y.A. (2014): Specific features in the effect of solar activity on the Earth's climate changes. *Geomagnetism and Aeronomy*, 54: 1010–1013.
- Netsvetov, M., Sergeev, M., Nikulina, V., Korniyenko, V., Prokopuk, Y. (2017): The climate to growth relationship of pedunculate oak in steppe. *Dendrochronologia*, 44: 31–38.
- Neuhäuslová, Z., Blažková, D., Grulich, V., Husová, M., Chytrý, M., Jeník, J., Jirásek, J., Kolbek, J., Kropáč, Z., Ložek, V., Moravec, J., Prach, K., Rybníček, K., Rybníčková, E., Sádlo, J. (1998): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Academia, Praha.
- Nothdurft, A., Engel, M. (2020): Climate sensitivity and resistance under pure- and mixed-stand scenarios in Lower Austria evaluated with distributed lag models and penalized regression splines for tree-ring time series. *European Journal of Forest Research*, 139: 189–211.
- O'Brien, M. J., Leuzinger, S., Philipson, C. D., Tay, J., Hector, A. (2014): Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. *Nature Climate Change*, 4: 710–714.
- O'Callaghan, D.P., Atkins, P.M., Fairhurst, C.P. (1984): Behavioral responses of elm bark beetles to baited and unbaited elms killed by cacodylic acid. *Journal of Chemical Ecology*, 10: 1623–1634.
- Oberhuber, W., Gruber, A., Kofler, W., Swidrak, I. (2014): Radial stem growth in response to microclimate and soil moisture in a drought-prone mixed coniferous forest at an inner Alpine site. *European Journal of Forest Research*, 133: 467–479.
- Ols, C., Bontemps, J.-D., Gschwantner, T. (2019): Nadelbäume—Wie reagiert das Wachstum auf die Klimaerwärmung. *BFW Prax.*, 50: 30–34.
- Orman, O., Wrzesiński, P., Dobrowolska, D., Szewczyk, J. (2021): Regeneration growth and crown architecture of European beech and silver fir depend on gap characteristics and light

- gradient in the mixed montane old-growth stands. *Forest Ecology and Management*, 482: 118866.
- Ott, E., Frehner, M., Frey, H.U., Lüscher, P. (1997): *Gebirgsnadelwälder. Ein praxisorientierter Leitfaden für eine standortsgerechte Waldbehandlung*. Verlag Paul Haupt, Bern, Stuttgart, Wien.
- Packer, A., Clay, K. (2003): Soil pathogens and *Prunus serotina* seedling and sapling growth near conspecific trees. *Ecology*, 84: 108–119.
- Packham, J.R., Thomas, P., Atkinson, M.D., Degen, T. (2012): Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology*, 100: 1557-1608.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Segastía, M. T., Schmidt, W., Standovár, T., Tothmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Viranen, R. (2010): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24: 101–112.
- Paluch, J.G. (2007): The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.) – silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: a patch mosaic perspective. *Forest Ecology and Management*, 253: 161–170.
- Paluch, J. G., Jastrzębski, R. (2013): Natural regeneration of shade-tolerant *Abies alba* Mill. in gradients of stand species compositions: Limitation by seed availability or safe microsites? *Forest Ecology and Management*, 307: 322–332
- Paluch, J.G., Stępniewska, H. (2012): Effect of microsites on the survival, density, and ectomycorrhizal status of shade-tolerant *Abies alba* regeneration attacked by fungal pathogens. *Canadian Journal of Forest Research*, 42: 720–732
- Pardos, M., Del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo F., Calama, R. (2021): The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. *Forest Ecology and Management*, 481: 118687.
- Parker, W.C., Dey, D.C. (2008): Influence of overstory density on ecophysiology of red oak (*Quercus rubra*) and sugar maple (*Acer saccharum*) seedlings in central Ontario shelterwoods. *Tree Physiology*, 28: 797-804.
- Peñuelas, J., Hunt J. M., Ogaya, R., Jump, A.S. (2008): Twentieth century changes of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ at the southern range-edge of *Fagus sylvatica*: increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. *Global Change Biology*, 14: 1076–1088.

- Peterken, G. F. (1996): Natural Woodland. Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Petráš, R., Pajtík, J. (1991): Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. Lesnický Casopis Forestry Journal, 37(1): 49–56.
- Petritan, A.M., von Lüpke, B., Petritan, I.C. (2009): Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. European Journal of Forest Research, 128: 61–74.
- Petritan, A.M., Biris, I.A., Merce, O., Turcu, D.O., Petritan, I.C. (2012): Structure and diversity of a natural temperate sessile oak (*Quercus petraea* L.) – European Beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. Forest Ecology and Management, 280: 140–149.
- Petritan, I.C., Marzano, R., Petritan, A.M., Lingua, E. (2014): Overstory succession in a mixed *Quercus petraea*-*Fagus sylvatica* old growth forest revealed through the spatial pattern of competition and mortality. Forest Ecology and Management, 326: 9–17.
- Piao, S., Wang, X., Ciais, P., Zhu, B., Wang, T.A.O., Liu, J.I.E. (2011): Changes in satellitederived vegetation growth trend in temperate and boreal Eurasia from 1982 to 2006. Global Change Biology, 17: 3228–3239.
- Pielou, E. C. (1975): Ecological diversity. 1st Ed. Wiley, New York.
- Piovesan, G., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Biondi, F., Schirone, B. (2005): Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines. Journal of Vegetation Science, 16: 13–28.
- Piussi, P., Farrell, P. (2000): Interaction between society and forest ecosystems: challenges for the near future. Forest Ecology and Management, 132: 21–28.
- Plue, J., Van Gils, B., De Schrijver, A., Pepller-Lisbach, C., Verheyen, K., Hermy, M. (2013): Forest herb layer response to long-term light deficit along a forest developmental series. Acta Oecologica, 53: 63–72.
- Podrázský, V., Vacek, S., Mikeska, M., Boček, M. (2007): Stav a vývoj půd v bilaterální Biosférické rezervaci Krkonoše/Karkonosze. Opera Corcontica, 44: 121-131.
- Podrázský, V., Vacek, S., Vacek, Z., Raj, A., Mikeska, M., Boček, M., Schwarz, O., Hošek, J., Šach, F., Černohous, V., Bílek, L., Hejzman, M., Nosková, I., Baláš, M. (2010): Půdy lesů a ekosystémů nad horní hranicí lesa v národních parcích Krkonoš. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o., 304 s.
- Poleno, Z., Vacek, S. et al. (2011): Pěstování lesů I. Ekologické základy pěstování lesů. Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.

- Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Štefančík, I., Mikeska, M., Kobliha, J., Kupka, I., Malík, V., Turčáni, M., Dvořák, J., Zatloukal, V., Bílek, L., Baláš, M., Simon, J. (2009): Pěstování lesů III. Praktické postupy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce s.r.o., 952 p.
- Poljanec, A., Ficko, A., Boncina, A. (2010): Spatiotemporal dynamic of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in Slovenia, 1970–2005. *Forest Ecology and Management*, 259(11): 2183–2190.
- Pommerening, A., Murphy, S.T. (2004): A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry*, 77: 27–44.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L. (2012): Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193: 30–50.
- Pouska, V., Svoboda, M., Lepšová, A. (2010): The diversity of wood-decaying fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. *European Journal of Forest Research*, 129: 219–231.
- Pretzsch, H., Schütze, G. (2009): Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research*, 128: 183–204.
- Pretzsch, H., Schütze, G. (2005): Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. *Plant Biology*, 7: 628–639.
- Pretzsch, H. (2020): Density and growth of forest stands revisited. Effect of temporal scale of observation, site quality, and thinning. *Forest Ecology and Management*, 460: 117879.
- Pretzsch, H., Biber, P. (2016): Tree species mixing can increase maximum stand density. *Canadian Journal of Forest Research*, 46: 1179–1193.
- Pretzsch, H., Biber, P., Schütze, G., Bielak, K. (2014): Changes of forest stand dynamics in Europe. Facts from long-term observational plots and their relevance for forest ecology and management. *Forest Ecology Management*, 316: 65–7.
- Pretzsch, H., Bielak, K., Block, J., Bruchwald, A., Dieler, J., Ehrhart, H. P., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zasada, M., Zingg, A. (2013): Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt) Liebl and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal Forest Research*, 132: 263–280.

- Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P. H., Kohnle, U., Nagel, J. (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., Bravo-Oviedo, A., Hilmers, T., Ruiz-Peinado, R., Coll, L., Löf, M., Ahmed, S., Aldea, J., Ammer, C., Avdagić, A., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Cerny, J., Collet, C., Drössler, L., Fabrika, M., Heym, M., Holm, S-O., Hylén, G., Jansons, A., Kurylyak, V., Lombardi, F., Matović, B., Metslaid, M., Motta, R., Nord-Larsen, T., Nothdurft, A., Ordóñez, C., Ouden, J. den, Pach, M., Pardos, M., Ponette, Q., Pérot, T., Reventlow, J.O.D., Sitko, R., Sramek, V., Steckel, M., Svoboda, M., Uhl, E., Verheyen, K., Vospernik, S., Wolff, B., Zlatanov, T., del Río, M. (2022): With increasing site quality asymmetric competition and mortality reduces Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand structuring across Europe. *Forest Ecology and Management*, 520: 120365.
- Pretzsch, H., Forrester, D.I. (2017): Stand dynamics of mixed species stands compared with monocultures. In *Mixed-species forests*. Springer, Berlin, Heidelberg, 117-209.
- Pretzsch, H., Schütze, G. (2014): Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. *Forest Systems*, 23(3): 560-572.
- Pretzsch, H., Schütze, G. (2016): Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *European Journal of Forest Research*, 135: 1-22.
- Pretzsch, H., Steckel, M., Heym, M., Biber, P., Ammer, C., Ehbrecht, M., Bielak, K., Bravo, F., Ordóñez C., Collet, C., Vast, F., Drössler, L., Brazaitis, G., Godvod, K., Jansons, A., de-Dios-García, J., Löf, M., Aldea, J., Korboulewsky, N., Reventlow, D.O., Nothdurft, A., Engel, M., Pach, M., Skrzyszewski, J., Pardos, M., Ponette, Q., Sitko, R., Fabrika, M., Svoboda, M., Černý, J., Wolff, B., Ruíz-Peinado, R., Río, M. del. (2020): Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, 139(3): 349–367.
- Pretzsch, H. (2009): *Forest Dynamic, Growth and Yields: from Measurement to Model*. Springer Berlin and Heidelberg, Germany, 664.
- Pretzsch, H., Biber, P., Schütze, G., Bielak, K. (2014b): Changes of forest stand dynamics in Europe. Facts from long-term observational plots and their relevance for forest ecology and management. *Forest Ecology and Management*, 316: 65–67.
- Pretzsch, H., Biber, P., Schütze, G., Uhl, E., Rötzer, T., (2014a): Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. *Nature Communications*, 5: 4967.

- Pretzsch, H., del Rio, M., Schuetze, G., et al. (2016): Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *Forest Ecology and Management*, 373: 149–166.
- Pretzsch, H., Schütze, G., 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.
- Prokúpková, A., Vacek, S., Blažejová J., Schwarz, O., Bulušek, D. (2020): Dynamika přirozené obnovy horských lesů po větrné kalamitě: modelová studie pro Krkonoše. *Zprávy lesnického výzkumu*, 65(2): 72–81.
- Průša, E. (1985): Die böhmischen und mährischen Urwälder. *Vegetace ČSSR*, A15, Praha, Academia, 577 s.
- Průša, E. 2001: Pěstování lesů na typologických základech. *Lesnická práce*, Kostelec nad Černými lesy, 593 s.
- Putalová, T., Vacek, Z., Vacek, S., Štefančík, I., Bulušek, D., Král J. (2019): Tree-ring widths as an indicator of air pollution stress and climate conditions in different Norway spruce forest stands in the Krkonoše Mts. *Central European Forestry Journal*, 65: 1: 21–33.
- Quitt, E. (1971): Klimatické oblasti Československa. *Academia, Studia Geographica* 16, Brno.
- Rabasa, S.G., Granda, E., Benavides, R., Kunstler, G., Espelta, J. M., Ogaya, R., Peñuelas, J., Scherer-Lorenzen, M., Gil, W., Grodzki, W., Ambrozy, S., Bergh, J., Hódar, J. A., Zamora, R., Valladares, F. (2013): Disparity in elevational shifts of European trees in response to recent climate warming. *Global Change Biology*, 19: 2490–2499.
- Raftoyannis, Y., Nocentini, S., Marchi, E., Calama Sainz, R., Garcia Guemes, C., Pilas, I., Peric, S., Amaral Paulo, J., Moreira-Marcelino, A. C., Costa-Ferreira, M., Kakouris, E., Lindner, M. (2013): Perceptions of forest experts on climate change and fire management in European Mediterranean forests. *iForest* 7, 33-41.
- Rammer, W., Seidl, R. (2015): Coupling human and natural systems: simulating adaptive management agents in dynamically changing forest landscapes. *Global Environmental Change*, 35: 475–485.
- Remeš, J., Bílek, L., Novák, J., Vacek, Z., Vacek, S., Putalová, T., Koubek, L., (2015): Diameter increment of beech in relation to social position of trees, climate characteristics and thinning intensity. *Journal of Forest Science*, 61(10): 456–464.
- Richards. A. E., Forrester, D. I., Bauhus, J., Scherer-Lorenzen, M. (2010): The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology*, 30: 1192-1208.

- Rigling, A., Bigler, C., Eilmann, B., Feldmeyer-Christe, E., Gimmi, U., Ginzler, C., Graf U., Mayer P., Vacchiano, G., Weber, P., Wohlgenuth, T., Zweifel, R., Dobbertin, M. (2013): Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Global Change Biology*, 19: 229–240.
- Rijkers, T., Pons, T. L., Bongers, F. (2000): The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, 14: 77–86.
- Rist, L., Moen, J. (2013): Sustainability in forest management and a new role for resilience thinking. *Forest Ecology and Management*, 310: 416–427.
- Rogers, D. A., Rooney, T. P., Olson, D., Waller, D. M., (2008): Shifts in southern Wisconsin forest canopy and understory richness, composition, and heterogeneity. *Ecology*, 89: 2482–2492.
- Roibu, C.C., Popa, I., Kirchhefer, A.J., Palaghianu, C. (2017): Growth responses to climate in a tree-ring network of European beech (*Fagus sylvatica* L.) from the eastern limit of its natural distribution area. *Dendrochronologia*, 42: 104–116.
- Rolland, C., Michalet, R., Desplanque, C., Petetin, A., Aimé, S. (1999): Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 10: 297–306.
- Roman, D.T., Novick, K.A., Brzostek, E.R., Dragoni, D., Rahman, F., Phillips, R.P. (2015): The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. *Oecologia*, 179: 641–654.
- Rooney, T.P. (2008): Comparison of co-occurrence structure of temperate forest herb-layer communities in 1949 and 2000. *Acta Oecologica*, 34: 354–360.
- Rößiger, G., Kulla, L., Bošeľa, M. (2019): Changes in growth caused by climate change and other limiting factors in time affect the optimal equilibrium of close-to-nature forest management. *Central European Forestry Journal*, 65: 180-190.
- Rötzer, T., Biber, P., Moser, A., Schäfer, C., Pretzsch, H. (2017b): Stem and root diameter growth of European beech and Norway spruce under extreme drought. *Forest Ecology and Management*, 406: 184–195.
- Rozas, V., Camarero, J. J., Sangüesa-Barreda, G., Souto, M., García-González, I. (2015): Summer drought and ENSO-related distinctly drive *Fagus sylvatica* growth near the species rear-edge in northern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 201: 153–164.

- Russell, M. B., Fraver, S., Aakala, T., Gove, J. H., Woodall, C. W., D'Amato, A.W., Ducey, M.J. (2015): Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review. *Forest Ecology and Management*, 350: 107-128.
- Sádlo, J. (2009): *Erythronium dens-canis* in Bohemia: can we accept its native origin? *Zprávy České Botanické Společnosti*, 44: 1–10.
- Šamonil, P. (2007): Uniqueness of limestone soil-forming substrate in the forest ecosystem classification. *Journal of Forest Science*, 53: 149–161.
- Šamonil, P., Vrška, T., (2008): Long term vegetation dynamics in the Šumava Mts. Natural spruce-fir-beech forests. *Plant Ecology*, 196: 197–214.
- Scharnweber, T., Manthey, M., Criegee, C., Bauwe, A., Schröder, A., Wilmking, M. (2011): Drought matters—declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *Forest Ecology and Management*, 262: 947–961.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I., Araújo, M., Arnell, N., Bondeau, A. et al. (2005): Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. *Science*, 310: 5752.
- Schütz, J.P., Saniga, M., Diaci, J., Vrška, T. (2016): Comparing close-to-nature silviculture with processes in pristine forests: lessons from Central Europe. *Annals of Forest Science*, 73: 911-921.
- Schweingruber, F.H., Eckstein, D., Serre-Bachet, F., Braker, O.U. (1990): Identification, Presentation and Interpretation of Event Years and Pointer Years in Dendrochronology. *Dendrochronologia*, 8: 9–38.
- Seidl, R., Rammer, W., Lexer, M. (2011): Climate change vulnerability of sustainable forest management in the Eastern Alps. *Climatic Change*, 106: 225-254.
- Seidl, R., Schelhaas, M.J., Rammer, W., Verkerk, P.J. (2014): Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change*, 4(9): 806-810.
- Seidl, R., Spies, T.A., Peterson, D.L., Stephens, S.L., Hicke, J.A. (2016): Searching for resilience: addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, 53: 120-129.
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., et al. (2017): Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7: 395–402.

- Serra-Diaz, M. J., Ninyerol, M., Lloret, F. (2012): Coexistence of *Abies alba* (Mill.) – *Fagus sylvatica* (L.) and climate change impact in the Iberian Peninsula: climatic-niche perspective approach. *Flora*, 207: 10–18.
- Shannon, C.E. (1948): A Mathematical Theory of Communication. *The Bell System Technical Journal*, 27(3): 379-423.
- Sharma, R. P., Štefančík, I., Vacek, Z., Vacek, S. (2019): Generalized Nonlinear Mixed-Effects Individual Tree Diameter Increment Models for Beech Forests in Slovakia. *Forests*, 10: 451.
- Sharma, R.P., Vacek, Z., Vacek, S. (2016): Nonlinear mixed effect height-diameter model for mixed species forests in central part of the Czech Republic. *Journal of Forest Science*, 62(10): 470–484.
- Sharma, R.P., Vacek, Z., Vacek, S., Jansa, V., Kučera, M. (2017): Modelling individual tree diameter growth for Norway spruce in Czech Republic using generalized algebraic difference approach. *Journal of Forest Science*, 63(5): 227–238.
- Shumilov, O.I., Kasatkina, E.A., Mielikainen, K., Timonen, M., Kanatjev, A.G. Palaeovolcanos. (2011): solar activity and pine tree-rings from the Kola Peninsula (northwestern Russia) over the last 560 years. *International Journal of Environmental Research*, 5: 855–864.
- Sicard, P., Augustaitis, A., Belyazid, S., Calfapietra, C., de Marco, A., Fenn, M., Bytnerowicz, A., Grulke, N., Serengil, Y. (2016): Global topics and novel approaches in the study of air pollution, climate change and forest ecosystems. *Environmental Pollution*, 213: 977–987.
- Šimůnek, V., Sharma, R.P., Vacek, Z., Vacek, S., Hůnová, I. (2020): Sunspot area as unexplored trend inside radial growth of European beech in Krkonoše Mountains: a forest science from different perspective. *European Journal of Forest Research*, 139: 999–1013.
- Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S. (2020): Solar Cycles in Salvage Logging: National Data from the Czech Republic Confirm Significant Correlation. *Forests*, 11: 973.
- Šimůnek, V., Stejskal, J., Čepl, J., Korecký, J., Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Švanda, M. (2023): Different adaptive potential of Norway spruce ecotypes in response to climate change in Czech long-term lowland experiment. *Forests*, 14: 1922.
- Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Králíček, I., Vančura, K. (2019): Growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) natural forests: Dendroclimatic study from Krkonoše Mountains National Park. *Central European Forestry Journal*, 65: 2: 3–11.
- Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Ripullone, F., Hájek, V., D'Andrea, G. (2021): Tree Rings of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Indicate the Relationship with Solar Cycles During Climate Change in Central and Southern Europe. *Forests*, 12: 259.

- Šimůnek, V., Trojan, V., Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J., Bledý, M., Podrázský, V., Stejskal, J., Hájek, V., Gallo, J., Lehnerová, L., Pařízková, A. (2026): Effect of weather cycles on cone harvesting for six coniferous species in Czech forest management. *Forest Ecology and Management*, 606: 123524.
- Sitzia, T., Trentanovi, G., Dainese, M., Gobbo, G., Lingua, E., Sommacal, M. (2012): Stand structure and plant species diversity in managed and abandoned silver fir mature wood lands. *Forest Ecology and Management*, 270: 232–238
- Slanař, J., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Cukor, J., Štefančík, I., Bílek, L., Král, J. (2017): Long-term transformation of submontane spruce-beech forests in the Jizerské hory Mts.: dynamics of natural regeneration. *Central European Forestry Journal*, 63(4): 212–224.
- Slodičák, M. et al. (2005): Lesnické hospodaření v Jizerských horách. Lesy ČR Hradec Králové, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti Jiloviště–Strnady: 232 s.
- Šmilauer, P., Lepš, J. (2014): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5. Cambridge, Cambridge university press: 362 s.
- Spathelf, P., van der Maaten E., van der Maaten-Theunissen, M., Campioli, M., Dobrowolska, D. (2014): Climate change impacts in European forests: the expert views of local observers. *Annals of Forest Science*, 71: 131–137.
- Spiecker, H. (1999): Overview of recent growth trends in European forests. *Water, Air, and Soil Pollution*, 116: 33–46.
- Spiecker, H. (2000): Growth of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) under changing environmental condition in Europe. In: Klimo E., Hager H., Kulhavý J. (eds): *Spruce Monocultures in Central Europe - Problems and Prospects*. In: *EFI Proceedings*, 33: 11-26.
- Spiecker, H. (2003): Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *Journal of Environmental Management*, 67:55–65.
- Spinoni, J., Vogt, J. V., Naumann, G., Barbosa, P. and Dosio, A. (2018): Will drought events become more frequent and severe in Europe?, *International Journal of Climatology*, 38(4): 1718–1736.
- Spinoni, J., Naumann, G., Vogt, J. V., Barbosa, P. (2015): The biggest drought events in Europe from 1950 to 2012. *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 3: 509–524.
- Špulák, O., Souček, J., Černý, J. (2018): Do stand structure and admixture of tree species affect Scots pine aboveground biomass production and stability on its natural site? *Journal of Forest Science*, 64(11): 486–495.
- Standovár, T., Kenderes, K. (2003): A review on natural stand dynamics in beechwoods of East Central Europe. *Applied Ecology and Environmental Research*, 1: 19-46.

- Steckel, M., del Río, M., Heym, M., Aldea, J., Bielak, K., Brazaitis, G., Černý, J., Coll, L., Collet, C., Ehbrecht, M., Jansons, A., Nothdurft, A., Pach, M., Pardos, M., Ponette, Q., Reventlow, D. O. J., Sitko, R., Svoboda, J., Vallet, P., Wolff, B., Pretzsch, H. (2020): Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.)—Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management*, 461: 117908.
- Štefančík, I. (2017): Crown development of beech crop trees under different thinning regimes. *Journal of Forest Science*, 63: 173–181.
- Štefančík, I. (2015): Rast, štruktúra a produkcia bukových porastov s rozdielnym režimom výchovy. Zvolen, NLC – LVÚ: 148 s.
- Štefančík, I., Vacek, Z., Sharma, R. P., Vacek, S., Rösslová, M. (2018): Effect of thinning regimes on development and growth of crop trees in *Fagus sylvatica* stands of Central Europe over 50 years. *Dendrobiology*, 79: 141–155.
- Stenger, A., Harou, P., Navrud, S. (2009): Valuing Environmental Goods and Services Derived from the Forests. *Journal of Forest Economics*, 15: 1-14.
- Stojanović, M., Čater, M., Pokorný, R. (2016): Responses in young *Quercus petraea*: coppices and standards under favourable and drought conditions. *Dendrobiology*, 76: 127–135.
- Stojanović, M., Szatniewska, J., Kyselová, I., Pokorný, R., Čater, M. (2017): Transpiration and water potential of young *Quercus petraea* (M.) Liebl. coppice sprouts and seedlings during favourable and drought conditions. *Journal of Forest Science*, 63: 313-323.
- Strandberg, B., Kristiansen, S. M., Tybirk, K. (2005): Dynamic oak-scrub to forest succession: effects of management on understorey vegetation, humus forms and soils. *Forest Ecology and Management*, 211: 318-328.
- Suchomel, Ch., Pyttel, P., Becker, G., Bauhus, J. (2012): Biomass equations for sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and hornbeam (*Carpinus betulus* L.) in aged coppiced forests in southwest Germany. *Biomass Bioenergy*, 46: 722–730.
- 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(4): 148-155.
- Swidrak, I., Gruber, A., Kofler, W., Oberhuber, W. (2011) Effects of environmental conditions on onset of xylem growth in *Pinus sylvestris* under drought. *Tree Physiology*, 31: 1161–1171.
- Swidrak, I., Gruber, A., Oberhuber, W. (2014): Xylem and phloem phenology in co-occurring conifers exposed to drought. *Trees — Structure and Function*, 28: 1161–1171.

- Szwagrzyk, J., Szewczyk, J., Maciejewski, Z. (2012): Shade-tolerant tree species from temperate forests differ in their competitive abilities: a case study from Roztocze, south-eastern Poland. *Forest Ecology and Management*, 282: 28–35
- Szymura, T. H., Szymura, M., Macioł, A. (2014): Bioindication with Ellenberg's indicator values: A comparison with measured parameters in Central European oak forests. *Ecological Indicators*, 46: 495-503.
- Tavankar, F., Kivi, A. R., Taheri-Abkenari, K., Lo Monaco, A., Venanzi, R., Picchio, R. (2022): Evaluation of Deadwood Characteristics and Carbon Storage under Different Silvicultural Treatments in a Mixed Broadleaves Mountain Forest. *Forests*, 13: 259.
- Taverna, K., Peet, R. K. and Phillips, L. C. (2005): Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. *Journal of Ecology*, 93: 202–213.
- Temperli, C., Bugmann, H., Elkin C. (2013): Cross-scale interactions among bark beetles, climate change, and wind disturbances: a landscape modeling approach. *Ecological Monographs*, 83(3): 383-402.
- Teskey, R., Wertin, T., Bauweraerts, I., Ameye, M., McGuire, M.A., Steppe, K. (2015): Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. *Plant, Cell & Environment*, 38: 1699–1712.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F., Becker, M. (1994): Simultaneous eutrophication and acidification of a forest in North-East France. *New Phytologist*, 126: 533–539.
- Thuiller, W., Albert, C., Araujo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., et al. (2008): Predicting global change impacts on plant species' Distributions: Future challenges. *Perspect. Plant Ecology and Evolution*, 9: 137–152.
- Thurm, E.A., Hernandez, L., Baltensweiler, A., Ayan, S., Rasztoivits, E., Bielak, K., Falk, W. (2018): Alternative tree species under climate warming in managed European forests. *Forest Ecology and Management*, 430: 485-497.
- Tognetti, R., Lasserre, B., Di Febbraro, M., Marchetti, M. (2018): Modeling regional drought-stress indices for beech forests in Mediterranean mountains based on tree-ring data. *Agricultural and Forest Meteorology*, 265: 110–120.
- Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J. D., Piedallu, C., Courbaud, B. (2015): Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, 103: 502–512.
- Tolasz, R., Míková, T., Valeriánová, T., Voženílek, V. (eds.) (2007): *Climate atlas of Czechia*. Olomouc, Czech Hydrometeorological Institute and Palacký University, 256 p.

- Torresan, C., Río, M.D., Hilmers, T., Notarangelo, M., Bielak, K., Binder, F., Boncina, A., Boselai, M., Forrester, D.I., Hobi, M.L., Nagel, T.A., Bartkowicz, L., Sitkova Z., Zlatanov, T., Tognetti, R., Pretzsch, H. (2020): Importance of tree species size dominance and heterogeneity on the productivity of spruce-fir-beech mountain forest stands in Europe. *Forest Ecology and Management*, 457: 117716.
- Trouvé, R., Bontemps, J.D., Seynave, I., Collet, C., Lebourgeois, F. (2015): Stand density, tree social status and water stress influence allocation in height and diameter growth of *Quercus petraea* (Liebl.). *Tree Physiology*, 35: 1035–1046.
- Tsiropoula, G. (2003): Signatures of solar activity variability in meteorological parameters. *J. Atmos. Solar-Terrestrial Physics*, 65: 469–482.
- 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.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A. (2008): Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 1351–1363.
- UNECE (2011): *FAO State of Europe's forests 2011. Status & Trends in Sustainable Forest Management in Europe.*
- Urli, M., Lamy, J.B., Sin, F., Burlett, R., Delzon, S., Porté, A.J. (2015): The high vulnerability of *Quercus robur* to drought at its southern margin paves the way for *Quercus ilex*. *Plant Ecology*, 2: 177–187.
- Usbeck, T., Wohlgemuth, T., Dobbertin, M., Pfister, C., Bürgi, A., Rebetez, M. (2010): Increasing storm damage to forests in Switzerland from 1858 to 2007. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150: 47–55.
- Vacek, S., Vacek, Z., Podrázský, V., Bílek, L., Bulušek, D., Štefančík, I., Remeš, J., Štícha, V., Ambrož, R. (2014): Structural Diversity of Autochthonous Beech Forests in Broumovské Stěny National Nature Reserve, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science*, 131: 191-214.
- Vacek, S., Vacek, Z., Schwarz, O. et al. (2009): *Obnova lesních porostů na výzkumných plochách v národních parcích Krkonoš. [Regeneration of Forest Stands on Research Plots in the Krkonoše National Parks]. Folia forestalia Bohemica. Lesnická práce, s.r.o., Kostelec nad Černými lesy.*
- Vacek, S., Simon, J., Remeš, J., Podrázský, V., Minx, T., Mikeska, M., Malík, V., Jankovský, 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: 47 s.
- Vacek, Z., Cukor, J., Linda, R., Vacek, S., Šimůnek, V., Brichta, J., Gallo, J., Prokúpková, A. (2020a): Bark stripping, the crucial factor affecting stem rot development and timber production of Norway spruce forests in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 474: 118360.
- Vacek, Z., Vacek, S., Remeš, J., Štefančík, I., Bulušek, D., Bílek, L. (2013): Struktura a vývoj lesních porostů v NPR Trčkov – CHKO Orlické hory, Česká republika. [The structure and model development of stands in NNR Trčkov– protected landscape area Orlické hory, Czech Republic. *Lesnícky časopis – Forestry Journal*, 2013.] *Lesnícký časopis – Forestry Journal*, 59: 249–264.
- Vacek, Z., Král, J., Vacek, S., Putalová, T., Bulušek, D. (2016): Horizontální struktura a plasticita korun přírodě blízkých bukových porostů. [Horizontal structure and crown plasticity of close-to-nature beech forest]. In: Kacálek, D. et al. (eds.), *Funkce lesa v měnících se podmínkách prostředí. Proceedings of Central European Silviculture. Sborník původních vědeckých prací u příležitosti 17. vědecké konference pěstitelů lesa. Dobruška, 30.–31. 8. 2016, Strnady, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, Výzkumná stanice Opočno*: 181–188.
- Vacek, Z., Prokúpková, A., Vacek, S., Bulušek, D., Šimůnek, V., Hájek, V., Králíček, I. (2021): Mixed vs. monospecific mountain forests in response to climate change: structural and growth perspectives of Norway spruce and European beech. *Forest Ecology and Management*, 488: 119019.
- Vacek, Z., Prokúpková, A., Vacek, S., Cukor, J., Bílek, L., Gallo, J., Bulušek, D. (2020): Silviculture as a tool to support stability and diversity of forests under climatic change: study from Krkonoše Mountains. *Central European Forestry Journal*, 66(2): 116–129.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Remeš, J., Štefančík, I. (2015a): Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology*, 73: 33–45.
- 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.
- 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., Vacek, S., Podrazský, V., Bílek, L., Štefančík, I., Moser, W. K., Bulušek, D., Král, J., Remeš, J., Králíček, I. (2015b): Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. *Polish Journal of Ecology*, 63(2): 233–246.
- Vacek, S. (1981): Vyhlídky na úspěch přirozené obnovy v ochranných horských lesích Krkonoš. *Lesnická práce*, 60(3): 118–124.
- Vacek, S. (2010a): Uplatnění poznatků o autoregulaci při managementu lesních ekosystémů. In: Simon, J. et al.: Strategie managementu lesních území se zvláštním statutem ochrany. Obecná část I. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o., 306–325.
- Vacek, S. (2010b): Velkoplošná zvláště chráněná území České republiky. [Large-scale protected areas of the Czech Republic]. In: Simon, J. et al.: Strategie managementu lesních území se zvláštním statutem ochrany. Obecná část I. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o., 440–567.
- Vacek, S., Černý, T., Vacek, Z., Podrázský, V., Mikeska, M., Králíček, K. (2017a): Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 398: 75–90.
- Vacek, S., Matějka, K., Simon, J., Malík, V., Schwarz, O., Podrázský, V., Minx, T., Tesař, V., Anděl, P., Jankovský, L., Mikeska, M. (2007): Zdravotní stav a dynamika lesních ekosystémů Krkonoš pod stresem vyvolaným znečištěním ovzduší. *Folia forestalia Bohemica*. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o., č. 4, 216 s.
- Vacek, S., Podrázský, V. (2005): Druhová skladba jako základ přírodě blízkého pěstování lesů Krkonoš. [Species composition as a base for close-to-nature silviculture in the Krakonoše Mts.]. In: Súčasnú otázku pestovania lesa. [Actual problems of silviculture]. Zborník zo VII. česko-slovenského vedeckého sympozia pracovníkov v obore Pestovanie lesa. Zvolen 6.–7. 9. 2005, Eds. M. Saniga, P. Jaloviari, Zvolen, LF TU: 123–130.
- Vacek, S., Podrázský, V., Hejzman, M., Remeš, J. (2006): Effect of Mg fertilization on yellowing disease of Norway spruce at higher elevations of the Šumava Mts., Czech Republic. *Journal of Forest Science*, 52(10): 474–481.
- Vacek, S., Schwarz, O., Mikeska, M., Hušek, J., Bílek, L., Vacek, Z., Baláš, M., Bulušek, D., Hejzmanová, P., Štícha, V., Anděl, P., Minx, A., Haniš, J. (2012): Východiska ekologicky orientovaného managementu lesních ekosystémů v CHKO Jizerské hory a Krkonošském národním parku. [Basis of ecologically oriented forest ecosystem management in the Jizerské Mountains Protected Landscape Area and the Krkonoše National Park]. Praha, Česká zemědělská univerzita, 198.

- Vacek, S., Vacek, Z., Bílek, L., Hejmanová, P., Štícha, V., Remeš, J. (2015): The dynamics and structure of dead wood in natural spruce-beech forest stand – a 40 year case study in the Krkonoše National Park. *Dendrobiology*, 73: 21–32.
- Vacek, S., Vacek, Z., Kalousková, I., Cukor, J., Bílek, L., Moser, W.K., Bulušek, D., Podrázský, V., Řeháček, D. (2018): Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) stands on former agricultural land in the Sudetes – evaluation of ecological value and production potential. *Dendrobiology*, 79: 61–76.
- Vacek, S., Vacek, Z., Ulbrichová, I., Remeš, J., Podrázský, V., Vach, M., Bulušek, D., Král, J., Putalová, T. (2019): The Effects of Fertilization on the Health Status, Nutrition and Growth of Norway Spruce Forests with Yellowing Symptoms. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 34(4): 267–281.
- Vacek, S., Zingari, P. C., Jeník, J., Simon, J., Smejkal, J., Vančura, K. (2003): Horské lesy České republiky. [Mountain forests of the Czech Republic]. [Praha], Ministerstvo zemědělství České republiky, 313 s.
- Vacek, S., Vacek, Z., Bílek, L., Nosková, I., Schwarz, O. (2010) Structure and development of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. *J. For. Sci.* 2010, 56.
- Vacek, Z., Bulušek, D., Vacek, S., Hejmanová, P., Remeš, J., Bílek, L., Štefančík, I. (2017): Effect of microrelief and vegetation cover on natural regeneration in European beech forests in Krkonoše national parks (Czech Republic, Poland). *Austrian Journal of Forest Science*, 134(1): 75–96.
- Vacek, Z., Prokūpková, A., Vacek, S., Bulušek, D., Šimůnek, V., Hájek, V., Králíček, I. (2021): Effect of Norway spruce and European beech mixing in relation to climate change: Structural and growth perspectives of mountain forests in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 488: 119019.
- Vacek, Z., Vacek, S. (2022): Smíšené lesy – budoucnost českého lesnictví. [Mixed forests – the future of Czech forestry]. In: Cílek, V., Polívka, M., Vacek, Z. (eds.), *Český a moravský les. Jeho počátky, současný stav a výhled do budoucnosti*. Praha, Nakladatelství Dokořán: 179–188.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Král, J., Remeš, J., Bulušek, D. et al. (2014): Ungulate Impact on Natural Regeneration in Spruce-Beech-Fir Stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlické Hory Mountains, Case Study from Central Sudetes. *Forests*, 5: 2929–2946.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bílek, L., Král, J., Remeš, J., Bulušek, D., Králíček, I. (2014b): Ungulate Impact on Natural Regeneration in Spruce-Beech-Fir Stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlické Hory Mountains, Case Study from Central Sudetes. *Forests*, 5: 2929–2946.

- Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Podrázský, V., Remeš, J., Král, J., Putalová, T. (2017): Effect of fungal pathogens and climatic factors on production, biodiversity and health status of ash in mountain forests. *Dendrobiology*, 77: 161–175.
- Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Podrázský, V., Remeš, J., Král, J., Putalová, T. (2017): Effect of fungal pathogens and climatic factors on production, biodiversity and health status of ash mountain forests. *Dendrobiology*, 77: 161-175.
- 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.
- Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J. (2024): Potenciál a rizika pěstování smíšených porostů. In: Vacek Z., Brichta J. (eds.), *Myslivost jako nástroj pěstování lesů s bohatou druhovou a prostorovou skladbou*. Sborník příspěvků, 11. a 12. 9. 2024, Strašice, ČLS, VLS ČR, s. p., MZe a FLD ČZU: 34–42.
- Vacek, Z., Vacek, S., Slanař, J., Bílek, L., Bulušek, D., Štefančík, I., Králíček, I., Vančura, K. (2019): Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. *Central European Forestry Journal*, 65(2): 129–144.
- Vacek, Z., Vacek, S., Slanař, J., Bílek, L., Bulušek, D., Štefančík, I., Vančura, K. (2019): Adaption of Norway spruce and European beech forests under climate change: from resistance to close-to-nature silviculture. *Central European Forestry Journal*, 65(2): 129-144.
- Vacek, Z., Prokúpková, A., Vacek, S., Cukor, J., Bílek, L., Gallo, J., Bulušek, D. (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.
- 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(4): 353-366.
- Van Calster, H., Baeten, L., Schrijver, A.D., Keersmaecker, L.D., Rogister, J.E., Verheyen, K., Hermy, M. (2007): Management driven changes (1967–2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, 241: 258–271.
- van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M.M., Trouillier, M. (2021): Package ‘pointRes’. TU Dresden, Germany.

- Vannoppen, A., Kint, V., Ponette, Q., Verheyen, K., Muys, B. (2019): Tree species diversity impacts average radial growth of beech and oak trees in Belgium, not their long-term growth trend. *Forest Ecosystems*, 6: 10.
- Vávrová, E., Cudlín, O., Vavříček, D. et al. (2009): Ground vegetation dynamics in mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) forests recovering after air pollution stress impact. *Plant Ecology*, 205: 305–321.
- Veblen, T.T. (1992): Regeneration dynamics. In: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T. (Eds.), *Plant Succession, Theory and Prediction*. Chapman and Hall: 152–187.
- Vejpustková, M., Zahradník, D., Šrámek, V., Fadrhonsová, V. (2004): Growth trends of spruce in the Orlické hory Mts. *Journal of Forest Science*, 50: 67–77.
- Vera, F.W.M. (2000): *Grazing ecology and forest history*. CABI Publishing, Oxon.
- Verheyen, K., Baeten, L., Frenne, P.D., Bernhardt-Roemermann, M., Brunet, J., Cornelis, J. et al., (2012): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology*, 100: 352–365.
- Versace, S., Gianelle, D., Garfi, V.; Battipaglia, G., Lombardi, F., Marchetti, M., Tognetti, R. (2020): Interannual radial growth sensitivity to climatic variations and extreme events in mixed-species and pure forest stands of silver fir and European beech in the Italian Peninsula. *European Journal of Forest Research*, 139: 1–19.
- Vesecký, A., Briedoň, V., Karský, V., Petrovič, Š. (1961): *Podnebí Československé socialistické republiky – tabulky*. Hydrometeorologický ústav, Praha.
- Vitali, V., Büntgen, U., Bausch, J. (2017): Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology*, 23: 5108–5119.
- Vitali, V., Büntgen, U., Bausch, J. (2017): Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology*, 23: 1–9.
- von Lüpke, B. (1998): Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. *Forest Ecology and Management*, 106: 19–26.
- von Oheimb, G., Westphal, C., Tempel, H., Härdtle, W. (2005): Structural pattern of a near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*) (Serrahn, North-east Germany). *Forest Ecology and Management*, 212: 253–263.
- von Oheimb, G., Westphal, C., Tempel, H., Härdtle, W. (2005): Structural pattern of a near-natural beech (*Fagus sylvatica*) forest (Serrahn, northeast Germany). *Forest Ecology and Management*, 212: 253–263.

- Vospernik, S., Heym, M., Pretzsch, H., Pach, M., Steckel, M., Aldea, J., Brazaitis, G., Bravo-Oviedo, A., Del Rio, M., Löf, M., Pardos, M., Bielak, K., Bravo, F., Coll, L., Černý, J., Droessler, L., Ehbrecht, M., Jansons, A., Korboulewsky, N., Jourdan, M., Nord-Larsen, T., Nothdurft, A., Ruiz-Peinado, R., Ponette, Q., Sitko, R., Svoboda, M., Wolff, B. (2023): Tree species growth response to climate in mixtures of *Quercus robur*/*Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* across Europe—a dynamic, sensitive equilibrium. *Forest Ecology and Management*, 530: 120753.
- Vrška, T., Adam, D., Hort, L., Kolár, T., Janík, D. (2009): European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians - a developmental cycle or a linear trend induced by man? *Forest Ecology and Management*, 258: 347–356.
- Wang, W., Peng, C., Kneeshaw, D.D., Larocque, G. R., Luo, Z. (2012): Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. *Environmental Reviews*, 20: 109–121.
- Wayman, R.B., and Sorenson, Q.M. (2025): Dead tree removal after drought mortality increases understory plant diversity in a mixed conifer forest. *Ecosphere*, 16: e70215.
- Wesely, N., Fraver, S., Kenefic, L., Weiskittel, A., Ruel, J.-C., Thompson, M., White, A. (2018): Structural attributes of old-growth and partially harvested northern whitecedar stands in Northeastern North America. *Forests*, 9: 376.
- Wijdeven, S.M.J. (2003): Stand dynamics in Fontainebleau. Dynamics in beech forest structure and composition over 17 years in La Tillaie forest reserve, Fontainebleau, France. Wageningen, Alterra: 56 s. Green World Research.
- Wild, J., Neuhauslová, Z., Sofron, J. (2004): Changes of plant species composition in the Šumava spruce forests, SW Bohemia, since the 1970s. *Forest Ecology and Management*, 187: 117–132.
- Wilson, J.B. (2011): The twelve the ories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science*, 22: 184–195.
- Wulf, M. (2003): Preference of plant species for woodlands with different habitat continuities. *Flora*, 198: 444–460.
- Yurtseven, I., Serengil, Y., Gökbülak, F., Şengönül, K., Ozhan, S., Kılıç, U., Uygur, B., Özçelik, M.S. (2018): Results of a paired catchment analysis of forest thinning in Turkey in relation to forest management options. *Science of The Total Environment*, 618: 785–792.
- Zahradník, D., Vacek, S., Bílek, L., Nosková, I., Vacek, Z. (2010): Horizontal structure of forest stands on PRP in the Krkonoše Mts. and its development. *Journal of Forest Science*, 56: 531–540.

- Zahradník, P., Zahradníková, M. (2019): Salvage felling in the Czech Republic's forests during the last twenty years. *Central European Forestry Journal*, 65(1): 12-20.
- Zahradník, P., Zahradníková, M. (2025): Dopady současné kůrovcové kalamity na lesní hospodářství a lidskou společnost. In: Šimůnek, V., Brichta, J. Vliv cyklu kalamit na lesní hospodářství a dřevařský průmysl. Sborník České lesnické společnosti, 7-13.
- Zang, C., Hartl-Meier, C., Dittmar, C., Rothe, A., Menzel, A. (2014) Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: Climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology*, 20: 3767–3779.
- Zeng, W., Tian, Y., Zhai, J., Sun, W., Sun, Y., Li, R., Yang, Q. (2025): Soil erosion resilience under climate extremes: Disentangling the impacts of vegetation restoration and rainfall intensification across China. *Ecological Indicators*, 178, 113994.
- Zhang Y., Chen H.Y., Reich P. B. (2012): Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal Ecology*, 100: 742–749.
- Zimmermann, J., Hauck, M., Dulamsuren, C., Leuschner, C. (2015): Climate Warming-Related Growth Decline Affects *Fagus sylvatica*, But Not Other Broad-Leaved Tree Species in Central European Mixed Forests. *Ecosystems*, 18: 560–572.
- Zubřík, M. (1994): Kôrovnicu kaukazská – významný škodca jedle. *Les*, 50(8): 21–22.