

POTENCIÁL BOROVICE LESNÍ V PODMÍNKÁCH ZMĚNY KLIMATU: REVIEW

SCOTS PINE POTENTIAL UNDER CLIMATE CHANGE CONDITIONS: REVIEW

ONDŘEJ ŠPULÁK - JAKUB ČERNÝ ✉

Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Výzkumná stanice Opočno, Na Olivě 550, 517 73 Opočno, Czech Republic

✉ e-mail: cerny@vulhmop.cz

ORCID: Ondřej Špulák 0000-0002-4924-3068

Jakub Černý 0000-0002-9954-1506

ABSTRACT

Scots pine has been considered a resistant tree species not only to adverse habitats but also to drought for a long time for its pioneering character, enabling it to thrive at significantly nutrient-poor and dry sites where the competitive pressure of other tree species is reduced. It has also some physiological properties adapted for the increased efficiency of water management. However, the increased and cumulated drought stress in Central Europe after 2013, which has accelerated significantly since 2015, showed the limits of the Scots pine's sustainable prosperity in many sites of its present occurrence. The research analyses 101 studies published in the period from 1975 to 2022, representing basic properties, eco-physiological aspects, health status development, growth and fertility of Scots pine related to drought stress. It also deals with the influence of the tree species mixing effect and silvicultural management on the health status of Scots pine stands. The review aims to provide comprehensive material for understanding the development of Scots pine's health and growth, as well as optimising its use under ongoing global climate change conditions characterised by an increase in annual air temperatures and by irregular distribution of precipitation, leading to the increasing frequency of drought periods. Methodological recommendations for silviculture in pine forests are also mentioned here.

[For more information see Summary at the end of the article.](#)

Klíčová slova: *Pinus sylvestris*; fyziologické vlastnosti; monokultury; smíšené porosty; zdravotní stav; sucho

Key words: *Pinus sylvestris*; physiological properties; monospecific and mixed stands; health status; drought

ÚVOD

Areál borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) zahrnuje velkou část Eurázie (HOUSTON DURRANT et al. 2016). V České republice je druhým nejrozšířenějším jehličnanem. Jedná se o dřevinu pionýrských vlastností, které otevírají možnosti jejího uplatnění zejména tam, kde je nízká konkurence dalších dřevin (ÚRADNÍČEK et al. 2009), jako např. při zalesňování stanovišť potěžebních rekultivací (VACEK et al. 2021a, 2021b). Je často považována za dřevinu nejlépe snášející nepříznivé podmínky stanoviště, jako je sucho, chudé, písčité a skeletovité půdy, ale i podmačená stanoviště. Zejména na takových stanovištích je také hospodářsky využívána (ČÁP, NOVOTNÝ 2020).

V přirozené druhové skladbě lesů České republiky se předpokládá její zastoupení okolo 3,4 %, v roce 2020 tvořila 16,1 % lesních dřevin a ve výhledu cílové druhové skladby je uvažováno mírné navýšení jejího zastoupení (na 16,8 %; MZE 2021). Přibližně od počátku druhého desetiletí jednadvacátého století lze však na celé řadě stanovišť v mnoha oblastech pozorovat zhoršování zdravotního stavu borových porostů, a to v souvislosti s vývojem klimatu spojeným s nerovnoměrnou distribucí srážek a pozvolným nárůstem průměrných teplot vzduchu (STROHMENGER et al. 2022), čímž narůstá frekvence period půdního sucha (RAISANEN 2022). Ne vždy se na něm podílí zvýšený výskyt podkorního hmyzu, houbových patogenů nebo jmelí (LUBOJACKÝ et al. 2020).

Cílem předloženého literárního review je shrnout zásadní ekofyziologické aspekty borovice lesní, vývoj zdravotního stavu, přírůstu a plodivosti, ale i vliv smíšení a managementu na zdravotní stav této dřeviny, a tím poskytnout souhrnné podklady pro optimalizaci jejího uplatňování v podmínkách probíhající globální klimatické změny, která je charakterizována především zvýšením teplot vzduchu a nerovnoměrnou distribucí srážek během vegetačního období (RAHMSTORF, COUMOU 2011).

Charakteristika borovice lesní

Borovice lesní je jednou z dřevin s největším geografickým rozšířením na světě (AUTY et al. 2014; obr. 1), představující 24% zastoupení v Evropě (75 mil. km²; STANNERS, BOURDEAU 1995). Těžiště jejího rozšíření je v boreálním klimatickém pásmu, v severní Evropě a Asii dosahuje až polární hranice lesa (OLEKSYN et al. 2002). Jako většina druhů dřevin vykazuje nejlepší přírůst na stanovištích s optimální zásobou vody i živin (ELLENBERG 1996). Vzhledem k nízké toleranci k zastínění se však nejvíce uplatňuje na stanovištích extrémně suchých i podmáčených, kde je vystavena minimálnímu konkurenčnímu tlaku dalších dřevin, a to bez výrazné ztráty na přírůstu (HIRSCHBERG et al. 2003).

Jehličí na borovicích zpravidla asimuluje dva nebo tři roky, starší ročníky opadávají (NIINEMETS, LUKJANOVA 2003), nejčastěji v pozdním létě. Pouze v chladnějších oblastech (např. v jižním Finsku) se okolo 15 % jehličí běžně dožívá 5–6 let a ve vyšším věku borových porostů až 8 let (NIINEMETS, LUKJANOVA 2003). Vyšší teploty předchozího a současného roku ovlivňují negativně délku života jehličí borovice (čímž narůstá defoliace) a pozitivně jejich hustotu, neboť dochází ke zkracování nových výhonů. Suchá a teplá léta jsou provázána vyšším opadem jehličí (OZOLINČIUS et al. 2009; POLJANŠEK et al. 2015). Defoliace silně koreluje se sumou srážek předchozího roku (REBETEZ, DOBBERTIN 2004). Při stresu imisemi (zejména vysokou koncentrací SO₂), suchem, nebo jejich kombinací dochází k opadu jehličí již třeba

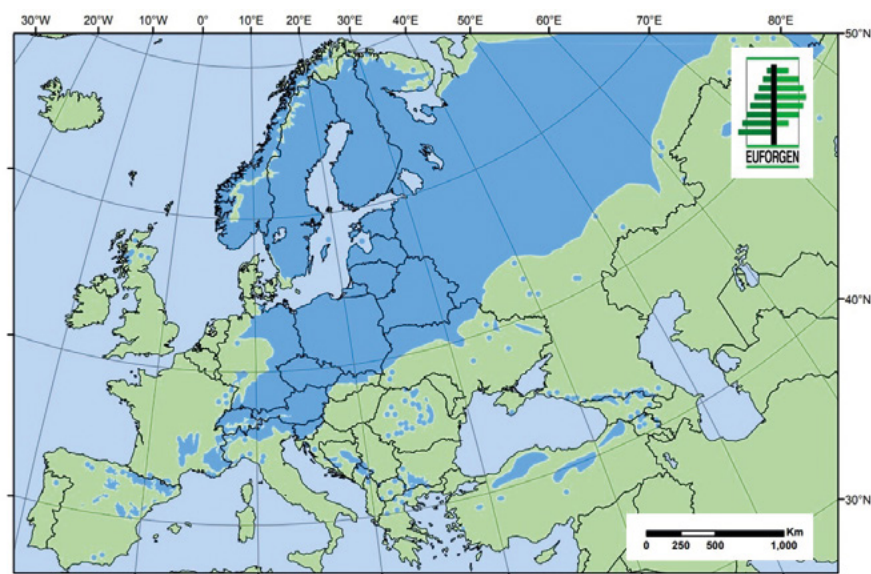
po roce nebo dvou (NIINEMETS, LUKJANOVA 2003), což se projevuje snížením tloušťkového přírůstu (VACEK et al. 2017). Počet ročníků jehličí je ovlivňován i úživností stanoviště (NIINEMETS, LUKJANOVA 2003) a odráží změny v dostupnosti živin, vody a světla (SCHOETTLE, FAHEY 1994).

Díky silné voskové vrstvě a zapuštěným průduchům je borové jehličí velice dobře adaptováno na stres suchem. Kromě toho je schopné vodu přijímat také přímo ze vzduchu, např. v suchých periodách z rosy. Tato voda je pak transportována do větví, u semenáčků byl potvrzen její následný transport až do kořenů (ROLOFF 2004).

Při středním a silném deficitu vody v půdě dochází k uzavírání průduchů (stomat), které je provázené zvýšením produkce sekundárních metabolitů (SANCHO-KNAPIK et al. 2017). Borovice však negativní vliv sucha nemůže dočasným uzavíráním průduchů omezit úplně. Uzavřená stomata vedou ke snížení fotosyntetické aktivity a následně i čisté primární produkce (RIEK, RENGGER 1994; BRÉDA et al. 2006). Kromě toho evapotranspirace zahrnující fyzikální a fyziologický výpar slouží jako klimatizační jednotka ochlazující strom. Vodní bilance stromu je závislá na dostupnosti vody v prostředí. Rostliny jí vyrovnávají rozdíl v obsahu vody v půdě a ovzduší (STEPPE et al. 2015).

Svou schopností růst na suchých písčích, dunách, vátých písčích, šterku, kamenitých sutích a skalních ostrožnách z nejrůznějších hornin (ÚRADNÍČEK et al. 2009) se borovice lesní zdála být rezistentní vůči suchu. Např. KÜSTERS (2002) na přelomu milénia uvádí, že v oblasti Bavorska je borovice přes zvyšující se teploty a klesající srážky v průběhu vegetační doby schopná nejen přežít, ale i přinášet uspokojivý přírůst. BORCHERT, KÖLLING (2004) se domnívali, že se borovice, díky široké ekologické amplitudě, z hlediska zdravotního stavu se změnou klimatu vypořádá dobře, avšak poklesne přírůst, a tím i výnosy.

Naproti tomu zkušenosti ze stanovišť s východní až západní expozicí ze suché oblasti Švýcarska z počátku tisíciletí již poukazovaly na ústup borovic z porostů a jejich náhradu dubem pýřitým (*Quercus pubescens* Willd.). To ukazovalo, že borovice snáší více let trvající suché peri-



Obr. 1.

Přirozený výskyt borovice lesní v Evropě podle EUFORGEN (www.euforgen.org)

Fig. 1.

Natural distribution of Scots pine in Europe according to EUFORGEN (www.euforgen.org)

ody hůře než dub (LOCK et al. 2003; WALETOWSKI et al. 2007). Celkově však dlouhodobě nebyly v souvislosti s narůstajícími teplotami a suchými léty očekávány u borovice výraznější problémy a STÜBNER (2007) dokonce uvažoval o pravděpodobném rozšiřování růstového areálu borovice. Také LASCH, SUCKOW (2007) borovici lesní vzhledem k široké ekologické amplitudě považovali za druh s vysokou mírou resistance a stability vůči naznačovaným problémům budoucnosti, jako je přibývající vysušování půdy, narůstající nedostatek vody, ochuzování půdního humusu apod. Silnější ohrožení vlivem kolísání klimatu bylo očekáváno u rašelinných borů z důvodu rizika poklesu hladiny podzemní vody spojené s odumíráním charakteristických boreálních druhů (NW-FVA 2008).

Výzkumy prokázaly, že borovice jsou méně stresovány přechodnými suchými periodami než např. smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) H. Karst.; LOPEZ et al. 2021). BAUMGARTEN et al. (2019) u borovice lesní zaznamenali po celou dobu pozorování víceméně stejný transpirační proud (sap-flow), v průběhu sucha se snižovala pouze účinnost využití vody pro růst. Bylo však potvrzeno, že sucho průkazně snižuje růst borovic bez ohledu na vitalitu stromu (MARQUES et al. 2022). Po uplynutí periody sucha mají však vitální stromy vyšší přírůst a schopnost regenerace než stromy oslabené (CAMARERO et al. 2018). Růstová reakce odumřelých stromů poukazuje na kumulativní efekt sucha u oslabených jedinců (VALERIANO et al. 2021). Jako klíčové pro zhoršování zdravotního stavu borovice v údolích jižního Švýcarska byly vyhodnoceny nízké srážky vrcholného léta a začátku podzimu (červenec až září; HUNZIKER et al. 2022); autoři predikují ústup borovic z nižších nadmořských výšek.

Redukci přírůstu způsobenou žírem listožravého hmyzu (např. bourovčika *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiffermüller) jsou borovice schopny překonat lépe, než pokles přírůstu z důvodu sucha (LINARES et al. 2014). Defoliace vlivem houbových patogenů (např. *Cenangium ferruginosum* Fr., *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton; PEŠKOVÁ et al. 2016; BLUMENSTEIN et al. 2021) ovšem snižuje schopnost borovic přežít další stresové události (OLIVA et al. 2016).

Borovice lesní je více náchylná k embolismu xylému (prerušení vodního sloupce ve vodivých pletivech) vlivem sucha než mediteránní druhy borovic (např. borovice halepská – *Pinus halepensis* Mill., borovice přímořská – *Pinus pinaster* Aiton), což se po několika po sobě jdoucích extrémních suchých obdobích projevilo její vyšší defoliací a snížením růstu (SÁNCHEZ-SALGUERO et al. 2012a). Dále bylo zjištěno, že borovice lesní má vyšší letní potenciální evapotranspiraci (vyšší spotřebu vody při její dostatečné dostupnosti) než borovice černá (*P. nigra* J. F. Arnold; SÁNCHEZ-SALGUERO et al. 2012b). Nebyl však potvrzen rozdíl mezi hydraulickými parametry jehličí, větví ani kořenů olistěných a defoliováných borovic (AGUADÉ et al. 2015). Defoliace zvyšuje negativní efekt stresu suchem borovic. Nenaplnil se však předpoklad, že by částečná defoliace zmírnila stres suchem díky snížené potřebě transpirace (JACQUET et al. 2014; LINARES et al. 2014). U borovice, na rozdíl od smrku, na stres suchem reagovaly poklesem transpirace citlivěji stromy větších dimenzí, zatímco slabší stromy vykazovaly rozdíl menší (LOPEZ et al. 2021).

Vývoj plodivosti, přírůstu a zdravotního stavu

Bylo zjištěno, že zatímco intenzita reprodukce a růstu narůstá s dimenzemi stromu, plodivost (produkce šišek) dosahuje svého maxima u stromů středních dimenzí, u větších stromů stagnuje nebo klesá. Stres suchem a kompetice snižují produkci šišek a růst. Výraznější vliv defoliace byl prokázán u stromů větších dimenzí. Odumírání lesa vlivem sucha je spojeno s menším přírůstem a s poklesem tvorby šišek, což snižuje schopnost přirozené obnovy porostů, které jsou oslabeny extrémním suchem (VILA-CABRERA et al. 2014).

Podkorní hmyz v podmínkách příznivého klimatu přednostně napadá oslabené borovice se sníženou vitalitou a zvýšenou defoliací. Zvýšené teploty vzduchu vyvolávají nejen stres suchem, kdy jsou jedinci náchylní k napadení hmyzem, ale také urychlují vývoj samotných hmyzích škůdců. Vzhledem k tomu, že je výskyt suchých period s ohledem na klimatickou změnu četnější, budou ataku agresivních hmyzích škůdců (např. *Ips acuminatus* Gyllenhal a *Phaenops cyanea* Fabricius) vystaveny dokonce i jen mírně a dočasně oslabení jedinci (WERMELINGER et al. 2008), při vysoké gradaci podkorního hmyzu i zdravé stromy.

Stres suchem je vyšší na propustných kamenitých půdách s nízkou schopností zadržení vody. Na chudých písčitých stanovištích je v období sucha nutné počítat s poklesem průsaku a snížením obnovy hladiny podzemní vody, zatímco roste potřeba transpirace (STÜBNER 2007). Množství srážek významně koreluje s tloušťkovým přírůstem borovic (VACEK et al. 2016). V porovnání se smrkem jsou však ztráty na přírůstu vlivem snížené distribuce srážek u borovice nižší, obzvláště na vysychavých a chudých stanovištích (HIRSCHBERG et al. 2003).

Bylo také zjištěno, že stres suchem působí negativně na funkčnost ektomikorhizních druhů hub, čímž je dále snižována efektivita příjmu vody dřevinou, zatímco narůstá abundance některých druhů endofytů a patogenů (BOCZOŇ et al. 2021). Oslabení borovic vodním stresem vede k snížené obranyschopnosti vůči patogenům. Jedním z rozšiřujících se škůdců je jmelí, poddruh úzce specializovaný na borovici (*Viscum album* subsp. *austriacum* (Wiesb.) Vollmann). Z borovic parazituje vodu a v suchých obdobích zvyšuje stres suchem (TRIEBENBACHER et al. 2019). Napadení může vést k odumření větve či části koruny, čímž je značně redukován asimilační aparát. V případě masivního výskytu tohoto poloparazita dochází až k odumření stromu (DOBBERTIN, RIGLING 2006). Jmelí má průkazně negativní vliv na odolnost borovic vůči suchu a regeneraci stromů po období sucha. U stromů, které byly intenzivněji napadené jmelím, po uplynutí periody sucha dále pokračovalo prosvětlování korun (DOBBERTIN, RIGLING 2006). Napadení jmelím může působit jako predispoziční faktor odumření stromu, neboť způsobuje pokles jeho olistění, ale také jako jedna z jeho příčin vlivem zvyšování vodního stresu v průběhu sucha (TRIEBENBACHER et al. 2019).

Ze studie JAIME et al. (2019) vyplývá, že hlavními faktory předurčujícími pravděpodobnost odumření borovice byla intenzita napadení kůrovci a dimenze stromu. Stromy menších dimenzí měly vyšší pravděpodobnost odumření při nižším napadení. Výsledky studie ukázaly, že borovice jsou náchylnější k napadení kůrovci v klimaticky příznivějších oblastech, obzvláště pokud tyto oblasti jsou zároveň vhodné pro příslušné druhy kůrovců.

Zhoršování zdravotního stavu nejen borovic bylo akcelerováno rokem 2015, který byl mimořádný několika periodami extrémně vysokých teplot v letním období a současně na většině území republiky výrazným srážkovým deficitem spojeným s poklesem hladiny podzemní vody. Suma letních srážek toho roku byla ve střední Evropě podstatně nižší než srážky v předchozích 114 letech (ORTH et al. 2016). Takový průběh počasí lesní dřeviny výrazně oslabil, a tím usnadnil aktivizaci řady houbových patogenů a podkorního kambioxylofágního hmyzu (PEŠKOVÁ et al. 2016). Významné zhoršení zdravotního stavu borovic od roku 2015 vlivem sucha je popisováno i z okolních zemí. V Bavorsku i v severním Sasku je jako nejčastější sekundární příčina tohoto poškození uváděna houba *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton) podpořená abiotickými faktory prostředí (zvláště suchem, extrémní teploty, radiační poškození a krupobití; MOGGERT et al. 2018; TRIEBENBACHER et al. 2019). Vlivem extrémního počasí v létě 2018 pak poškození borovice výrazně postoupilo. Více poškozené jsou porosty středního a vyššího věku (VEJPUSTKOVÁ et al. 2020). Od první evidence výskytu jmelí v roce 2007 (1,5 %) vzrostl do roku 2018 jeho podíl v lesích Bavorska na 30 % (TRIEBENBACHER et al. 2019).

V ČR se postupné zhoršování zdravotního stavu zvláště jehličnatých dřevin projevilo už od roku 2013. U borovice v tomto roce došlo ke značnému nárůstu objemu celkové výše nahodilé těžby předchozích let (zhruba o 1/3), ve kterých byly borové souše pozorovány jen ojediněle, zejména v oblasti Moravy a Slezska. Pozorován byl zvýšený výskyt lýkožrouta vrcholového (*Ips acuminatus*) a krasce borového (*Phaenops cyanea* Fabricius). Nárůst přemnožení se nejvíce projevilo v oblasti Bzenecka a Valticka na jižní Moravě. Situace v roce 2014 byla obdobná jako v roce 2013. V roce 2015 došlo k dalšímu prudkému nárůstu evidovaných nahodilých těžeb borového dříví napadeného podkorním hmyzem, a to více než dvojnásobnému, na cca 9 000 m³. Logicky se největší měrou na tomto objemu podílely kraje s největším zastoupením borovice, a to kraj Vysočina, Jihomoravský a Jihočeský (LIŠKA et al. 2016). V roce 2017 je již v některých regionech, např. na jihozápadní Moravě, popisována gradace lýkožrouta vrcholového (*Ips acuminatus*), případně také krasce borového (*Phaenops cyanea*) a lýkohubů rodu *Tomicus*.

K prudkému zhoršení zdravotního stavu borovice lesní pak došlo v průběhu roku 2018, jenž se opět vyznačoval významným srážkovým deficitem v celé střední Evropě (BOERGENS et al. 2020) a situace měla setrvačný vývoj i v následujících letech. V oblasti jižní a jihozápadní Moravy a dále také ve středních a východních Čechách to bylo spojeno s rozšířením řady druhů podkorního hmyzu (LUBOJACKÝ et al. 2022).

Vliv charakteru porostu na zdravotní stav borovice lesní

Množství asimilačního aparátu v plně olistěných stejnověkých tyčkových borovic lesní narůstá až do 20 let věku, kde tento nárůst plochy jehličí významně koreluje s nárůstem celkové nadzemní biomasy, biomasy větví i kmene (JAGODZIŃSKI, KALUCKA 2008). Skutečnost, že kulminace množství neseného asimilačního aparátu porostu je závislá nejen na dané dřevině, ale i na trofosti stanoviště (tj. na dostupnosti živin, především dusíku), shrnují VOSE et al. (1994) z výsledků studií v porostech celé řady druhů borovic (*Pinus taeda* L., *Pinus sylvestris*, *Pinus radiata* D. Don., *Pinus elliotii* Engelm.).

Dosavadní studie, které analyzují porostní směsi s borovicí v podmínkách klimatu druhé poloviny dvacátého a počátku jednadvacátého století, naznačují určitý potenciál zvýšení produkce dřeva a vytvoření příznivější porostní struktury ve srovnání s borovou monokulturou, aniž by byla ohrožena porostní stabilita (POLENO 1975; PRETZSCH et al. 2013, 2016; BIELAK et al. 2014; DEL RÍO et al. 2022). Poznatky o míře vlivu smíšených těchto dřevin na produkci (ŠPULÁK et al. 2018; PRETZSCH et al. 2020; DEL RÍO et al. 2022), odolnost vůči nepříznivým vlivům, jako je poškození zvěří loupáním (ČUKOR et al. 2022), i biodiverzitu (FELTON et al. 2010) se však liší podle stanovištních podmínek, sociálního postavení dřevin a poměru jejich zastoupení. Smíšené rovněž zvyšuje odolnost borových porostů vůči suchu (STECKEL et al. 2020; ALDEA et al. 2022). Zvýšený přírůstek ve směsích vykazuje zejména smrk, potenciál zvýšení přírůstu borovice ve smíšeném porostu se smrkem je výrazně nižší (VALINGER 1992). Poznatky o produkčním potenciálu smíšených porostů borovice s listnatými dřevinami jsou pouze ojedinělé, např. kombinace buku a borovice naznačuje obdobné výsledky jako směs borovice a smrku (PRETZSCH et al. 2016). Důvodem může být komplementární využívání světla. Zvýšení produkce bylo pozorováno napříč stanovišti (PRETZSCH et al. 2020, 2022), avšak relativní produkce narůstala s ročním srážkovým úhrnem (STECKEL et al. 2019).

Vzájemné ovlivňování dřevin v rámci porostních směsí zahrnuje jak konkurenci v nadzemním, tak v půdním prostoru. Borovice patří mezi hlubokokořenné dřeviny (MUSIL, HAMERNÍK 2007), kam se řadí i dub. Na suchých písčitých půdách pronikají kořeny borovice do půdy hlouběji než dub (JENÍK et al. 2014). Dále bylo zjištěno, že ve směsi těchto dřevin prorůstají kořeny dubu do menších hloubek než v dubové monokultuře, naproti tomu kořenový systém borovice se ve směsi

vyvíjí lépe než v čistém boru (KACÁLEK et al. 2017). I to může mít vliv na častější dominantní postavení borovice v porostních směsích. Přes společná stanoviště i prorůstání kořenů do větších hloubek mají borovice a dub rozdílné reakce na sníženou dostupnost vody v půdě.

Za normálních vláhvých podmínek dosahuje borovice lesní v porovnání s hodnocenými jehličnany z pohledu mechanických vlastností dřeva (hustoty dřeva a pevnosti v tlaku) hodnot vyšších než u smrku ztepilého, ale nižších než u douglasky tisolisté (*Pseudotsuga mendsiesii* (Mirb.) Franco) a modřínu opadavého (*Larix decidua* Mill.; ZEIDLER et al. 2022). Zjištěn byl ovšem rozdílný vliv suchých období na vlastnosti dřeva dubu a borovice ve smíšených i v nesmíšených porostech. Zatímco u dubu s vodním deficitem v půdě hustota letokruhu mírně vzrostla, u borovice výrazně poklesla (TOIGO et al. 2015).

Při hodnocení smíšeného porostu borovice lesní s bukem (*Fagus sylvatica* L.) byl zjištěn efekt zvýšení produkce na lokalitě s kontinentálním klimatem, zatímco v sušších podmínkách borovice, na rozdíl od buku, zvýšení produkce vlivem mezidruhově konkurence nevykazovaly. Zlepšení efektivity využití vody nemělo u borovice vliv na objemový přírůstek (DE ANDRES et al. 2018). Naopak zvýšení přírůstu obou dřevin ve směsi bylo pozorováno v podmínkách Skandinávie ve smíšeném porostu borovice lesní a brízy bělokore (KAITANIEMI, LINTUNEN 2010).

Vliv managementových opatření na zdravotní stav borovice lesní

Chřadnutí borovice lesní v důsledku stresu suchem je zejména patrné v okrajových oblastech jejího přirozeného výskytu (jižní zeměpisná šířka) v nižších nadmořských výškách (GALIANO et al. 2010; MATÍAS, JUMP 2012; SÁNCHEZ-SALGUERO et al. 2012a, 2012b). Mezi hlavní adaptivní opatření, která slouží ke snížení náchylnosti lesních porostů ke změně klimatu, patří snížení zakmenění porostu prostřednictvím výchovných zásahů (SPITTLEHOUSE, STEWART 2003). Výchovné zásahy (především probírky) akcelerují růst ponechaných jedinců, a to především snížením konkurence o zdroje, zejména vodu, jak v nadzemním, tak i podzemním prostoru. Po provedení výchovného zásahu může být rovněž zvýšena dostupnost vody v půdě díky nižší intercepci porostu a nižší spotřebě vody transpirací u ponechaných jedinců, což se také projeví vyšší dostupností živin (BRÉDA et al. 1995; LAGERGREN et al. 2008; GEBHARDT et al. 2014). Pozitivní vliv výchovného zásahu, pokud jde o tlumení negativních účinků sucha, byl v poslední době zaznamenán u několika druhů dřevin, včetně borovice lesní. Tyto výsledky se ovšem liší v závislosti na stanovišti, režimu pěstební výchovy a struktuře porostů (SOHN et al. 2016a; AMMER 2017). Pozitivní vliv pěstební výchovy prokázali v porostech borovice lesní např. DEL RÍO et al. (2017), kteří ve své studii zaznamenali nižší dopad extrémního sucha na růst stromů ve vychovávaných porostech, což úzce souvisí s lepší schopností regenerace těchto porostů po přísušku. ÖRLANDER (1986) potvrzuje zvýšenou dostupnost vody pro obnovu borovice po narušení půdního povrchu (skarifikaci) na minerální zeminu.

Vzhledem k tomu, že růstová reakce na výchovný zásah závisí na režimu pěstební výchovy (tj. věk při prvním zásahu, intenzita, typ a pěstební interval), lze předpokládat, že i růstová reakce stromů na přísušek bude ovlivňována těmito faktory (SOHN et al. 2016a). Pro lepší pochopení vlivu režimu pěstební výchovy na účinek sucha v borových porostech byly v Německu analyzovány čtyři dlouhodobé výchovné experimenty, které se lišily stanovištěm, věkem porostu během prvního výchovného zásahu, intenzitou a pěstebním intervalem výchovného zásahu (SOHN et al. 2016b). Autoři zjistili, že snížení zakmenění porostu výraznou měrou zlepšilo znovuoobnovení tloušťkového přírůstu po přísušku. Na druhou stranu však výchovný zásah téměř neovlivnil rezistenci studovaných porostů vůči suchu. Tento vliv pěstební výchovy na znovuoobnovení růstu po přísušku byl vyšší po prvním výchovném zásahu, jakožto i po silnějších výchovných zásah

zích. Poslední výchovný zásah měl ovšem, na rozdíl od předchozích, na resistenci vůči suchu krátkodobě negativní vliv. Tento krátkodobý účinek zásahu byl přisuzován vyšší evapotranspiraci vzhledem ke zvýšení proudění větru v interiéru porostu bezprostředně po provedení zásahu, zatímco pozdější pozitivní efekt znovuoobnovení tloušťkového přírůstu byl přikládán zvýšené dostupnosti vody v půdním profilu (SOHN et al. 2016b).

Další studie se zabývaly rolí hustoty porostů v rámci tlumení vlivu sucha na růst stromů použitím metodických přístupů, které jsou založeny na hodnocení vlivu vzájemné konkurence jedinců (SÁNCHEZ-SALGUERO et al. 2015; FÉRNANDEZ-DE-UÑA et al. 2016; ALDEA et al. 2017). Použitím tohoto metodického přístupu ovšem není možné izolovaně identifikovat specifický účinek pěstební výchovy (jak je uvedeno výše) ani potenciální vliv výchovného zásahu na růstovou rekci jedinců vůči klimatu. Na základě dvou probírkových experimentů v porostech borovice lesní v podmínkách středního Španělska byly vyvinuty růstové modely, které predikovaly menší dopady měnícího se klimatu v porostech s nižší úrovní konkurence. Tato skutečnost zdůrazňuje vhodnost silných probírkových zásahů pro zmírnění dopadů klimatické změny (FÉRNANDEZ-DE-UÑA et al. 2016; ALDEA et al. 2017).

Modely výchovy pro kvalitní a méně kvalitní borové porosty včetně postupů v porostech s opožděnou výchovou jsou formulovány v metodice SLODIČÁK, NOVÁK (2007). V metodice SLODIČÁK et al. (2013) jsou navíc popsány doporučené principy výchovy smíšených porostů s borovicí. Specifické pěstební postupy pro borové porosty v 1. a 2. LVS jsou uvedeny v metodice NOVÁK et al. (2017).

ZÁVĚR

Borovice lesní je díky svým pionýrským vlastnostem a fyziologickým dispozicím dřevinou snášející nepříznivé podmínky stanoviště. Dlouhodobě tak byla považována za dřevinu vůči suchu a dalším nepříznivým klimatu odolnou. Podmínky probíhajícího období změny klimatu, spojené s nepravidelnou distribucí srážek a zvyšováním průměrných teplot, však ukázaly na limity resilience této dřeviny. Synergický efekt působení houbových a hmyzích patogenů, v mnoha oblastech také nárůst abundance jmelí, stres akceleruje, větší riziko zhoršování zdravotního stavu se projevuje na živnějších stanovištích a narůstá s věkem porostů. Většinou mírná, avšak pozitivní reakce přírůstu borovice na tvorbu smíšených porostů naznačuje jeden z vhodných způsobů jejího dalšího využití s ohledem na nejistotu vývoje klimatu. Zároveň se z preventivních důvodů bude potřebné soustředit na časnou výchovu se silnějšími zásahy zejména v mládí, spolu se snížením pěstebního intervalu, které zvýší dostupnost vody pod porostem. Vzhledem k ověřené větší fyziologické odolnosti mladších porostů by vyšší bezpečnost produkce i plnění dalších funkcí lesa zaručilo také cílené snížení obmýti hospodářských lesů na ohrožených stanovištích.

Poděkování:

Základem textu byl literární rozbor zpracovaný pro potřeby grantu „Diferenciace stanovišť a hospodaření v porostech borovice, dubu a buku pro zmírnění nepříznivých dopadů environmentální změny“, podpořeného Grantovou službou Lesů ČR, a. s. Příspěvek byl dále finančně zastřešen institucionální podporou MZE-RO0118 a projektem Národní agentury zemědělských věd (NAZV) č. QK22020008 „Komplexní vyhodnocení plnění produkčních a mimoprodukčních funkcí lesa u porostů přípravných dřevin.“

LITERATURA

- AGUADÉ D., POYATOS R., GOMEZ M., OLIVA J., MARTÍNEZ-VILALTA J. 2015. The role of defoliation and root rot pathogen infection in driving the mode of drought-related physiological decline in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Tree Physiology*, 35 (3): 229–242. DOI: 10.1093/treephys/tpv005
- ALDEA J., BRAVO F., BRAVO-OVIEDO A., RUIZ-PEINADO R., RODRÍGUEZ F., DEL RÍO M. 2017. Thinning enhances the species-specific radial increment response to drought in Mediterranean pine-oak stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 237–238: 371–383. DOI: 10.1016/j.agrformet.2017.02.009
- ALDEA J., RUIZ-PEINADO R., DEL RÍO M., PRETZSCH H., HEYM M., BRAZAITIS G., JANSONS A., METSLAID M., BARBEITO I., BIELAK K., HYLEN G., HOLM S.-O., NOTHDURFT A., SITKO R., LÖF M. 2022. Timing and duration of drought modulate tree growth response in pure and mixed stands of Scots pine and Norway spruce. *Journal of Ecology*, 110 (11): 2673–2683. DOI: 10.1111/1365-2745.13978
- AMMER C. 2017. Unraveling the importance of inter- and intraspecific competition for the adaptation of forests to climate change. In: Canovas F.M. et al R. (eds.): *Progress in Botany*, 78: 345–367. DOI: 10.1007/124_2016_14
- AUTY D., ACHIM A., MACDONALD E., CAMERON A.D., GARDINER B.A. 2014. Models for predicting wood density variation in Scots pine. *Forestry*, 87 (3): 449–458. DOI: 10.1093/forestry/cpu005
- BAUMGARTEN M., HESSE B.D., AUGUSTAITIENÉ I., MAROZAS V., MOZGERIS G., BYČENKIENÉ S., MORDAS G., PIVORAS A., PIVORAS G., JUONYTÉ D., ULEVČIUS V., AUGUSTAITIS A., MATYSSEK R. 2019. Responses of species-specific sap flux, transpiration and water use efficiency of pine, spruce and birch trees to temporarily moderate dry periods in mixed forests at a dry and wet forest site in the hemi-boreal zone. *Journal of Agricultural Meteorology*, 75 (1): 13–29. DOI: 10.2480/agrmet.D-18-00008
- BIELAK K., DUDZIŃSKA M., PRETZSCH H. 2014. Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term 3 experiments. *Forest Systems*, 23 (3): 573–589. DOI: 10.5424/fs/2014233-06195
- BLUMENSTEIN K., BUSSKAMP J., LANGER G.J., SCHLOSSER R., ROJAS N.M.P., TERHONEN E. 2021. *Sphaeropsis sapinea* and associated endophytes in Scots pine: Interactions and effect on the host under variable water content. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4: 655769. DOI: 10.3389/ffgc.2021.655769
- BOCZOŃ A., HILSZCZAŃSKA D., WRZOSEK M., SZCZEPKOWSKI A., SIEROTA Z. 2021. Drought in the forest breaks plant-fungi interactions. *European Journal of Forest Research*, 6: 1301–1321. DOI: 10.1007/s10342-021-01409-5
- BOERGENS E., GUNTNER A., DOBSLAW H., DAHLE C. 2020. Quantifying the Central European droughts in 2018 and 2019 with GRACE follow-on. *Geophysical Research Letters*, 14:1–9. DOI: 10.1029/2020GL087285
- BORCHERT H., KÖLLING C. 2004. Waldbauliche Anpassung der Wälder an den Klimawandel jetzt beginnen. *LWF aktuell*, 43: 28–30.
- BREDA N.J.J., GRANIER A., AUSSENAC G. 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology*, 15 (5): 295–306. DOI: 10.1093/treephys/15.5.295
- BREDA N.J.J., 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 (6): 625–644. DOI: 10.1051/forest:2006042
- CAMARERO J.J., GAZOL A., SANGÜESA-BARRERA G., CANTERO A., SÁNCHEZ-SALGUERO R., SÁNCHEZ-MIRANDA A., GRANDA E., SERRA-MALUQUER X., IBÁÑEZ R. 2018. Forest growth responses to drought at short- and long-term scales in Spain: Squeezing the stress memory from tree rings. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6: 9. DOI: 10.3389/fevo.2018.00009
- ČUKOR J., VACEK Z., LINDA R., VACEK S., ŠIMŮNEK V., MACHÁČEK Z., BRICHTA J., PROKŮPKOVÁ A. 2022. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) demonstrates a high resistance against bark stripping damage. *Forest Ecology and Management*, 513: 120182. DOI: 10.1016/j.foreco.2022.120182
- ČÁP J., NOVOTNÝ P. 2020. Rozšíření a ekologické nároky borovice lesní. *Zpravodaj ochrany lesa*, 23: 39–41.
- DE ANDRES E.G., CAMARERO J.J., BLANCO J.A., IMBERT J.B., LO Y.H., SANGUESA-BARRERA G., CASTILLO F.J. 2018. Tree-to-tree competition in mixed European beech-Scots pine forests has different impacts on growth and water-use efficiency depending on site conditions. *Journal of Ecology*, 106 (1): 59–75. DOI: 10.1111/1365-2745.12813
- DEL RÍO M., BRAVO-OVIEDO A., PRETZSCH H., LÖF M., RUIZ-PEINADO R. 2017. A review of thinning effects on Scots pine stands: From growth and yield to new challenges under global change. *Forest Systems*, 26 (2): eR03S. DOI: 10.5424/fs/2017262-11325
- 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., ČERNÝ J., COLLET C., CONDÉS S., DRÖSSLER L., FABRIKA M., HEYM M., HOLM S.-O., HYLEN G., JANSON A., KURYLYAK V., LOMBARDI F., MATOVIČ B., METSLAID M., MOTTA R., NORD-LARSEN T., NOTHDURFT A., DEN OUDEN J., PACH M., PARDOS M., POEYDEBAT C., PONETTE Q., PÉROT T., REVENTLOW D.O.J., SITKO R., ŠRÁMEK V., STECKEL M., SVOBODA M., VERHEYEN K., VOSPERNIK S., WOLFF B., ZLATANOV T., BRAVO-OVIEDO A. 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
- DOBBERTIN M., RIGLING A. 2006. Pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) contributes to Scots pine (*Pinus sylvestris*) mortality in the Rhone valley of Switzerland. *Forest Pathology*, 36 (5): 309–322. DOI: 10.1111/j.1439-0329.2006.00457.x
- ELLENBERG H. 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. 170 Tabellen. Stuttgart, Ulmer. 1095 s. ISBN: 3-8001-2696-6
- FELTON A., LINDBLADH M., BRUNET J., FRITZ O. 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 260 (6): 939–947. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.06.011
- FERNÁNDEZ-DE-UÑA L., McDOWELL N.G., CAÑELLAS I., GEALIZQUIERDO G. 2016. Disentangling the effect of competition, CO₂ and climate on intrinsic water-use efficiency and tree growth. *Journal of Ecology*, 104 (3): 678–690. DOI: 10.1111/1365-2745.12544
- GALIANO L., MARTÍNEZ-VILALTA J., LLORET F. 2010. Drought-induced multifactor decline of Scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak species. *Ecosystems*, 13: 978–991. DOI: 10.1007/s10021-010-9368-8
- GEBHARDT T., HÄBERLE K.H., MATYSSEK R., SCHULZ C., AMMER C. 2014. The more, the better? Water relations of Norway spruce stands after progressive thinning intensities. *Agricultural and Forest Meteorology*, 197: 235–243. DOI: 10.1016/j.agrformet.2014.05.013
- HIRSCHBERG M.-M., KENNEL M., MENZEL A., RASPE S. 2003. Klimaänderungen unter forstlichem Aspekt – was ändert sich für den Wald? *LWF aktuell*, 37: 8–13.
- HOUSTON DURRANT T., DE RIGO D., CAUDULLO G. 2016. *Pinus sylvestris* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayán, J. et al. (eds.): *European atlas of forest tree species*. Luxembourg, Publication Office of the European Union: 132–133.
- HUNZIKER S., BEGERT M., SCHERRER S.C., RIGLING A., GESSLER A. 2022. Below average midsummer to early autumn precipitation evolved into the main driver of sudden Scots pine vitality decline in the Swiss Rhone valley. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5: 874100. DOI: 10.3389/ffgc.2022.874100
- JACQUET J.S., BOSCH A., O'GRADY A., JACTEL H. 2014. Combined effects of defoliation and water stress on pine growth and non-structural carbohydrates. *Tree Physiology*, 34 (4): 367–376. DOI: 10.1093/treephys/tpu018
- JAGODZIŃSKI A.M., KALUCKA I. 2008. Age-related changes in leaf area index of young Scots pine stands. *Dendrobiology*, 59: 57–65.
- JAIME L., BATLLORI E., MARGALEF-MARRASE J., NAVARRO M.A.P., LLORET F. 2019. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) mortality is explained by the climatic suitability of both host tree and bark beetle populations. *Forest Ecology and Management*, 448: 119–129. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.05.070
- JENÍK J. et al. 2014. *Kořeny a kořání stromů*. Liberec, Botanická zahrada: 331 s.
- KACÁLEK D. et al. 2017. Meliorační a zpevňující funkce lesních dřevin. *Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce*: 300 s.
- KAITANIEMI P., LINTUNEN A. 2010. Neighbor identity and competition influence tree growth in Scots pine, Siberian larch, and silver birch. *Annals of Forest Science*, 67: 604. DOI: 10.1051/forest/2010017
- KÜSTERS E. 2002. *Wachstumstrends der Kiefer in Bayern*. Dissertation. München, TU: 187 s.
- LAGERGREN F., LANKREIJER H., KUČERA J., CIENCIALA E., MÖLDER M., LINDROTH A. 2008. Thinning effects on pine-spruce forest transpiration in central Sweden. *Forest Ecology and Management*, 255 (7): 2312–2323. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.12.047
- LASCH P., SUCKOW F. 2007. Reaktion von Kiefernbeständen unter Klimaänderungen – eine Analyse mit dem Waldwachstumsmodell 4C. In: KÄTZEL R. et al. (eds.): *Die Kiefer im nordostdeutschen Tiefland – Ökologie und Bewirtschaftung*. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe, Band XXXII
- LINARES J.C., SENHADJI K., HERRERO A., HODAR J.A. 2014. Growth patterns at the southern range edge of Scots pine: Disentangling the effects of drought and defoliation by the pine processionary caterpillar. *Forest Ecology and Management*, 315: 129–137. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.12.029
- LIŠKA J., KNÍŽEK M., LUBOJACKÝ J., MODLINGER R. 2016. Živočišní škůdci v lesích Česka v roce 2015. *Zpravodaj ochrany lesa*, 19/2016.
- LOCK S., PAHLMANN S., WEBER P., RIGLING A. 2003. Nach Stalden kehren die Flaumeichen zurück. *Wald und Holz*, 9: 29–33.
- LOPEZ J.G., TOR-NGERN P., OREN R., KOZII N., LAUDON H., HASSELQUIST N.J. 2021. How tree species, tree size, and

- topographical location influenced tree transpiration in northern boreal forests during the historic 2018 drought. *Global Change Biology*, 27 (13): 3066–3078. DOI: 10.1111/gcb.15601
- LUBOJACKÝ J., LORENC F., LIŠKA J., KNÍŽEK M. 2020. Hlavní problémy v ochraně lesa v Česku v roce 2019 a prognóza na rok 2020. *Zpravodaj ochrany lesa*, 23/2020: 16–21.
- LUBOJACKÝ J., LORENC F., SAMEK M., KNÍŽEK M., LIŠKA J. 2022. Hlavní problémy v ochraně v Česku v roce 2021 a prognóza na rok 2022. *Zpravodaj ochrany lesa*, 25/2022: 17–26.
- MARQUES L., OGLE K., PELTIER D.M.P., CAMARERO J.J. 2022. Altered climate memory characterizes tree growth during forest dieback. *Agricultural and Forest Meteorology*, 314: 108787. DOI: 10.1016/j.agrformet.2021.108787
- MATÍAS L., JUMP A.S. 2012. Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: the case of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management*, 282: 10–22. DOI: 10.1016/j.foreco.2012.06.053
- MOGGERT J. et al. 2018. Waldpost 2018. Die Zeitung für Waldbesitzer in Sachsen. Staatsbetrieb Sachsenforst: 43 s. Dostupné na/Available on: <https://publikationen.sachsen.de/bdb/artikel/31076>
- MUSIL I., HAMERNÍK J. 2007. Jehličnaté dřeviny. *Lesnická dendrologie* I. Praha, Academia: 352 s.
- MZE 2021. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2020. Praha, Ministerstvo zemědělství: 124 s.
- NIINEMETS Ü., LUKJANOVA A. 2003. Needle longevity, shoot growth and branching frequency in relation to site fertility and within-canopy light conditions in *Pinus sylvestris*. *Annals of Forest Science*, 60: 195–208. DOI: 10.1051/forest:2003012
- NOVÁK J., DUŠEK D., KACÁLEK D., SLODIČÁK M., SOUČEK J. 2017. Pěstební postupy pro borové porosty 1. a 2. lesního vegetačního stupně – certifikovaná metodika. Strnady, VÚLHM: 28 s. *Lesnický průvodce* 12/2017.
- NW-FVA. 2008. Die Waldkiefer Fachtagung zum Baum des Jahres 2007. Göttingen, Univ.-Verl. Göttingen: 98 s. Beiträge aus der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt Band 2. Dostupné na/Available on: https://www.univerlag.uni-goettingen.de/bitstream/handle/3/isbn-978-3-940344-40-3/NWFVA2_waldkiefer.pdf
- OLEKSYN J., REICH P.B., ZYTKOWIAK R., KAROLEWSKI P., TJOELKER M.G. 2002. Needle nutrients in geographically diverse *Pinus sylvestris* L. populations. *Annals of Forest Science*, 59 (1): 1–18. DOI: 10.1051/forest:2001001
- OLIVA J., STENLID J., GRÖNKVIST-WICHMANN L., WAHLSTRÖM K., JONSSON M., DROBYSHEV I., STENSTRÖM E. 2016. Pathogen-induced defoliation of *Pinus sylvestris* leads to tree decline and death from secondary biotic factors. *Forest Ecology and Management*, 379: 273–280. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.08.011
- ÖRLANDER G. 1986. Effect of planting and scarification on the water relations in planted seedling of Scots pine. *Studia Forestalia Suecica*, 173: 17 s.
- ORTH R., ZSCHEISCHLER J., SENEVIRATNE S.I. 2016. Record dry summer in 2015 challenges precipitation projections in Central Europe. *Scientific Reports*, 6: 1–8. DOI: 10.1038/srep28334
- OZOLINČIUS R., STAKENAS V., VARNAGIRYTE-KABASINSKIENE I., BUOŽYTE R. 2009. Artificial drought in Scots pine stands: effects on soil, ground vegetation and tree condition. *Annales Botanici Fennici*, 46 (4): 299–307. DOI: 10.5735/085.046.0406
- PEŠKOVÁ V., SOUKUP F., KNÍŽEK M. 2016. Biotičtí škodliví činitelé na borovici a sucho. *Lesnická práce*, 95 (4): 8 s. Příloha.
- POLENO Z. 1975. Smíšené porosty smrku s borovicí. *Lesnictví*, 21 (10): 899–912.
- POLJANŠEK S., LEVANIČ T., BALLIAN D., JALKANEN R. 2015. Tree growth and needle dynamics of *P. nigra* and *P. sylvestris* and their response to climate and fire disturbances. *Trees*, 29 (3): 683–694. DOI: 10.1007/s00468-014-1146-3
- PRETZSCH H., BIELAK K., BRUCHWALD A., DIELER J., DUDZIŃSKA M., EHRHART H.P., JENSEN A.M., JOHANNSEN V.K., KOHNLE U., NAGEL J., SPELLMANN H., ZASADA M., ZINGG A. 2013. Species mixing and productivity of forests. Results from long-term experiments. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 184 (7/8): 177–196.
- PRETZSCH H., DEL RÍO M., SCHÜTZE G., AMMER C., ANNIGHÖFER P., AVGADIĆ 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., DEN OUDEN J., PACH M., PONNETE Q., SKRZYSZEWSKI J., ŠRÁMEK V., STERBA H., SVOBODA M., VERHEYEN K., ZLATANOV T.M., BRAVO-OVIEDO B. 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. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.04.043
- 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., KORBOWLEWSKY N., REVENTLOW D.O.J., NOTHDURFT A., ENGEL M., PACH M., SKRZYSZEWSKI J., PARDOS M., PONNETE Q., SITKO R., FABRIKA M., SVOBODA M., ČERNÝ J., WOLFF B., RUIZ-PEINADO R., DEL RÍO M. 2020. Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, 139: 349–367. DOI: 10.1007/s10342-019-01233-y
- PRETZSCH H., BRAVO-OVIEDO A., HILMERS T., RUIZ-PEINADO R., COLL L., LÖF M., AHMED S., ALDEA J., AMMER C., AVGADIĆ A., BARBEITO I., BIELAK K., BRAVO F., BRAZAITIS G., ČERNÝ J., COLLET C., DRÖSSLER L., FABRIKA M., HEYM M., HOLM S.-O., HYLEN G., JANSONS A., KURYLYAK V., LOMBARDI F., MATOVIĆ B., METSLAID M., MOTTA R., NORD-LARSEN T., NOTHDURFT A., ORDÓÑEZ C., DEN OUDEN J., PACH M., PARDOS M., PONNETE Q., PÉROT T., REVENTLOW D.O.J., SITKO R., ŠRÁMEK 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
- RAHMSTORF S., COUMOU D. 2011. Increase of extreme events in a warming world. *PNAS USA*, 108 (44): 17905–17909. DOI: 10.1073/pnas.1101766108
- RAISANEN J. 2022. Probabilistic forecasts of near-term climate change: verification for temperature and precipitation changes from years 1971–2000 to 2011–2020. *Climate Dynamics*, 3–4: 1175–1188. DOI: 10.1007/s00382-022-06182-8
- REBETEZ M., DOBBERTIN M. 2004. Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theoretical and Applied Climatology*, 79: 1–9. DOI: 10.1007/s00704-004-0058-3
- RIEK W., RENGGER M. 1994. Der Wasserhaushalt der Kiefer (*Pinus sylvestris*) als Funktion von Boden- und Klimaparametern in den Berliner Forsten. *Forstarchiv*, 65: 167–171.

- ROLOFF A. 2004. Bäume – Phänomene der Anpassung und Optimierung. Ecomed, Landsberg.
- SÁNCHEZ-SALGUERO R., NAVARRO-CERRILLO R.M., CAMARERO J.J., FERNÁNDEZ-CANCIO A. 2012a. Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain. *Climatic Change*, 113 (3–4): 767–785. DOI: 10.1007/s10584-011-0372-6
- SÁNCHEZ-SALGUERO R., NAVARRO-CERRILLO R.M., SWETNAM T.W., ZAVALA M.A. 2012b. Is drought the main decline factor at the rear edge of Europe? The case of southern Iberian pine plantations. *Forest Ecology and Management*, 271: 158–169. DOI: 10.1016/j.foreco.2012.01.040
- SÁNCHEZ-SALGUERO R., LINARES J.C., CAMARERO J.J., MADRIGAL-GONZÁLEZ J., HEVIA A., SÁNCHEZ-MIRANDA Á., BALLESTEROS-CÁNOVAS J., ALFARO-SÁNCHEZ R., GARCÍA-CERVIGÓN A.I., BIGLER C., RIGLING A. 2015. Disentangling the effects of competition and climate on individual tree growth: A retrospective and dynamic approach in Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 358: 12–25. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.08.034
- SANCHO-KNAPIK D., SANZ M.Á., PEGUERO-PINA J.J., NIINEMETS Ü., GIL-PELEGRIN E. 2017. Changes of secondary metabolites in *Pinus sylvestris* L. needles under increasing soil water deficit. *Annals of Forest Science*, 74 (1): 24. DOI: 10.1007/s13595-017-0620-7
- SCHOETTLE A.W., FAHEY T.J. 1994. Foliage and fine root longevity of pines. *Ecological Bulletins*, 43: 136–153.
- SLODIČÁK M., NOVÁK J. 2007. Výchova lesních porostů hlavních hospodářských dřevin. Recenzovaná metodika. Strnady, VÚLHM: 45 s. Lesnický průvodce 4/2007.
- SLODIČÁK M., NOVÁK J., DUŠEK D. 2013. Výchova porostů borovice lesní. Certifikovaná metodika. Strnady, VÚLHM: 24 s. Lesnický průvodce 5/2013.
- SOHN J.A., SAHA S., BAUHUSS J. 2016a. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 380: 261–273. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.07.046
- SOHN J.A., HARTIG F., KOHLER M., HUSS J., BAUHUSS J. 2016b. Heavy and frequent thinning promotes drought adaptation in *Pinus sylvestris* forests. *Ecological Applications*, 26 (7): 2190–2205. DOI: 10.1002/eap.1373
- SPITTLEHOUSE D.L., STEWART R.B. 2003. Adaptation to climate change in forest management. *BC Journal of Ecosystems and Management*, 4 (1): 1–11.
- STANNERS D., BOURDEAU P. 1995. Europe's environment: The Dobříš assessment. The report on the state of the pan-European environment requested by the environment ministers for the whole of Europe at the ministerial conference held at Dobříš Castle, Czechoslovakia, June 1991. Luxembourg, Office for Official Publ. of the Europ. Communities: 676 s.
- STECKEL M., HEYM M., WOLFF B., REVENTLOW D.O.J., PRETZSCH H. 2019. Transgressive overyielding in mixed compared with monospecific Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stands – Productivity gains increase with annual water supply. *Forest Ecology and Management*, 439: 81–96. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.02.038
- STECKEL M., DEL RÍO M., HEYM M., ALDEA J., BIELAK K., BRAZAITIS G., ČERNÝ J., COLL L., COLLET C., EHBRECHT M., JANSONS A., NOTHDURFT A., PACH M., PARDOS M., PONETTE Q., REVENTLOW D.O.J., SITKO R., SVOBODA M., VALLET P., WOLFF B., PRETZSCH H. 2020. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management*, 461: 117908. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.117908
- STEPPE K., VANDEGEHUCHTE M.W., TOGNETTI R., MENCUCCINI M. 2015. Sap flow as a key trait in the understanding of plant hydraulic functioning. *Tree Physiology*, 35 (4): 341–345. DOI: 10.1093/treephys/tpv033
- STROHMENGER L., ACKERER P., BELFORT B., PIERRET M.C. 2022. Local and seasonal climate change and its influence on the hydrological cycle in a mountainous forested catchment. *Journal of Hydrology*, 610: 127914. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2022.127914
- STÜBNER S. 2007. Klimawandel und Forstwirtschaft-Aktueller Stand der Diskussion. Bühl NABU-Institute für Landschaftsökologie und Naturschutz: 54 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
- TOİGO M., VALLET P., TUILLERAS V., LEBOURGEOIS F., ROZENBERG P., PERRET S., COURBAUD B., PEROT T. 2015. Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in *Quercus petraea*-*Pinus sylvestris* stands. *Forest Ecology and Management*, 345: 73–82. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.02.019
- TRIEBENBACHER C., STRASSER L., LEMME H., LOBINGER G., BORK K., BURGDORF N., PETERCORD R. 2019. Waldschutzsituation in Bayern 2018. LWF aktuell 122: 57–61.
- ÚRADNÍČEK L., MADĚRA P., TICHÁ S., KOBLÍŽEK J. 2009. Dřeviny České republiky. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 367 s.
- 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 (4): 1564. DOI: 10.14214/sf.1564
- VACEK S., VACEK Z., REMEŠ J., BÍLEK L., HŮNOVÁ I., BULUŠEK D., PUTALOVÁ T., KRÁL J., SIMON J. 2017. Sensitivity of unmanaged relict pine forest in the Czech Republic to climate change and air pollution. *Trees*, 31: 1599–1617. DOI: 10.1007/s00468-017-1572-0
- VACEK Z., LINDA R., CUKOR J., VACEK S., ŠIMŮNEK V., GALLO J., VANČURA K. 2021a. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), the suitable pioneer species for afforestation of reclamation sites. *Forest Ecology and Management*, 485: 118951. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.118951
- VACEK Z., CUKOR 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: 1243–1266. DOI: 10.1007/s10342-021-01392-x
- VALERIANO C., GAZOL A., COLANGELO M., CAMARERO J.J. 2021. Drought drives growth and mortality rates in three pine species under Mediterranean conditions. *Forests*, 12 (12): 1700. DOI: 10.3390/f12121700
- VALINGER E. 1992. Effects of thinning and nitrogen fertilisation on stem growth and stem form of *Pinus sylvestris* (L.) trees. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 7 (1–4): 219–228. DOI: 10.1080/02827589209382714
- VEJPUSTKOVÁ M., NEUDERTOVÁ HELLEBRANDOVÁ K., ČIHÁK T., VÍCHA Z., FABIÁNEK P. 2020. Zdravotní stav borových porostů

- hodnocení metodikou ICP Forests. Zpravodaj ochrany lesa, 23: 42–47.
- VILÀ-CABRERA A.J., MARTÍNEZ-VILALTA J., RETANA J. 2014. Variation in reproduction and growth in declining Scots pine populations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16 (3): 111–120. DOI: 10.1016/j.ppees.2014.02.005
- VOSE J.M., DOUGHERTY P.M., LONG J.N., SMITH F.W., GHOLZ H.L., CURRAN P.J. 1994. Factors influencing the amount and distribution of leaf area of pine stands. *Ecological Bulletins*, 43: 102–114.
- WALETOWSKI H., KÖLLING C., EWALD J. 2007. Die Waldkiefer – Bereit für den Klimawandel? *LWF Wissen*, 57: 37–46.
- WERMELINGER B., RIGLING A., MATHIS D.S., DOBBERTIN M. 2008. Assessing the role of bark- and wood-boring insects in the decline of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the Swiss Rhone valley. *Ecological Entomology*, 33 (2): 239–249. DOI: 10.1111/j.1365-2311.2007.00960.x
- ZEIDLER A., BORŮVKA V., ČERNÝ J., BALÁŠ M. 2022. Douglas-fir outperforms most commercial European softwoods. *Industrial Crops & Products*, 181: 114828. DOI: 10.1016/j.indcrop.2022.114828

SCOTS PINE POTENTIAL UNDER CLIMATE CHANGE CONDITIONS: REVIEW

SUMMARY

Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) is mainly distributed in the boreal biome in North Europe, and it reaches the polar forest border (Fig. 1). Due to its low tolerance to shading, it is primarily used in arid sites and sites affected by water (water-logged sites), where minimal competitive pressure from other tree species occurs.

Pine needles usually live for two or three years. Dry and warm summers are accompanied by more intensive litter fall; defoliation significantly correlates with the total precipitation in the previous year. However, pine needles can fall earlier (after one or two years) under air pollution or drought stress. Pine needles are very well adapted to drought stress due to the thick wax layer and embedded stomata. In addition, pine can obtain water directly from the air, e.g. from dew in dry periods; then, the water is transported to branches.

For a long time, Scots pine has been considered a tree species with high resistance and stability to the problems indicated for the future, such as increasing soil drying, water scarcity, and depletion of soil humus layers. A more significant threat elicited by climate variability was expected for peat pine stands due to the risk of a drop in the water table associated with the mortality of characteristic boreal species. However, it has been confirmed that drought significantly reduces pine radial and height growth regardless of tree vitality. Hardy trees show a higher growth increment and regeneration capacity (resilience) than weakened specimens after a drought. The growth response of dead trees indicates a cumulative drought effect on weakened individuals. Pine better overcomes the reduction in growth caused by leaf-eating insects than by drought. Defoliation due to fungal pathogens attenuates the ability of pines to survive further stress events.

Scots pine is more susceptible to xylem embolism (i.e., water column interruptions in the xylem) caused by drought than Mediterranean pine species, and it attains higher summer potential evapotranspiration values than European black pine. Defoliation enhances the adverse effect of drought stress on pines. However, the hypothesis that partial defoliation would alleviate drought stress due to reduced transpiration needs has not been confirmed. In pine, unlike spruce, big trees responded more sensitively to drought stress by decreasing transpiration, whereas trees with smaller dimensions showed lower transpiration drops.

Cambioxylophagus insects preferentially attack weakened and more defoliated pines with reduced vitality. Drought stress and competition reduce cone production and growth. A more pronounced effect of defoliation has been found for larger trees. Drought stress is higher on permeable stony soils with low water retention capacity. It also harms the functionality of ectomycorrhizal fungal species, further reducing the efficiency of water uptake by the tree species. The weakening of pine trees caused by drought stress reduces resistance against pathogens. One of the expanding pests is mistletoe (*Viscum album* subsp. *austriacum* (Wiesb.) Vollmann), which significantly adversely affects pine resistance against water scarcity and regeneration of trees in drought periods.

The gradual deterioration of health status in conifers has been evident since 2013 in Central Europe, accelerated in 2015, mainly characterised by extreme summer heatwaves and significant precipitation deficit with a groundwater table decrease. Due to severe weather in the summer of 2018, the damage to pine stands has progressed significantly, mainly in pre-mature and mature stands, triggering frequent *Ips acuminatus*, *Phaenops cyanea* and *Tomicus* sp. outbreaks.

The amount of assimilation apparatus in fully-leaved even-aged pine plantations increases up to 20 years of the stand age. This increase in the leaf area significantly correlates with the total above-ground biomass (stem and branches biomass), depending on the site nutrient availability.

Previous studies indicate a potential for increasing timber production and making a more favourable stand structure of pine mixed stands than pine monocultures without decreasing stand stability. Increased growth increment in mixtures was noted mainly for spruce. The potential for

enhancing growth increment in pine is significantly lower in mixed pine-spruce stands; pine-beech mixtures show similar results. The fact can be caused by complementary light utilisation by the tree species mentioned above.

Pine roots penetrate deeper in the soil profile than oak roots on dry sandy soils, and the root system develops better in mixtures than in pure pine stands. Based on the pine-beech mixed stand study, an increased production effect was found in a site with a continental climate. On the contrary, pine showed no increase in production, unlike beech, in drier conditions. Enhancing water use efficiency did not affect volume growth in pine stands. On the other hand, in the mixed pine-birch stand, an increased radial increment of both tree species was observed.

The decline of Scots pine due to drought stress is primarily evident in the southern bordering areas of its natural range at lower altitudes. The main adaptive measures to reduce the susceptibility of pine stands to climate change include stocking decrease through tending treatments application. Primarily thinning accelerates the growth of remaining individuals, mainly by reducing competition for resources (water, light) above and below the ground. The water availability in the soil can increase after thinning due to lower canopy interception (i.e., lower leaf area index value at the stand level) and lower water consumption by transpiration of remaining trees, also resulting in higher nutrient availability. The positive effect of tending treatments varies depending on the site and silvicultural regime.

Reduction of stand stocking significantly improved the recovery of radial increment after drought but hardly affected the drought resistance of the studied stands. The effect of silvicultural treatment on growth recovery after a water deficit was higher both after the first pre-commercial and heavy thinning. Unlike the previous ones, the last thinning had a short-term adverse effect on drought resistance, probably elicited by higher evapotranspiration due to increasing wind flow below the canopy immediately after the treatment application. In contrast, the later positive effect of the radial growth recovery was attributed to increased water availability in the soil profile.

Silvicultural models for high- and low-quality pine stands, including practices in stands with delayed tending, are formulated in the methodology of SLODIČÁK, NOVÁK (2007). In addition, the silvicultural recommendations for tending in mixed stands with pine are described in the methods of SLODIČÁK et al. (2013). Furthermore, specific silvicultural practices for pine stands growing in the first and second forest vegetation zones are available (NOVÁK et al. 2017).

Zasláno/Received: 08. 11. 2022

Přijato do tisku/Accepted: 28. 11. 2022