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 Hammerová[1)] - Vojtěch Hájek[1)] - Zdeněk Vacek[1)] - Stanislav Vacek[1)] - Josef Gallo[1)] ✉ - Jan Cukor[1,2)] - Václav Trojan[1)]

[1)]Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Katedra pěstování lesů, Kamýcká 129, CZ 165 00 Praha 6 - Suchdol, 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 m^3 ha^{-1}) compared to monocultures (362 m^3 ha^{-1}), with the highest stand volume observed in the SM 50% + BK 50% variant (614 m^3 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; Bošeľa et al. 2021), změnám v druhovému složení (Hanewinkel et al. 2013; Ammer 2019) a modifikacím funkčnosti lesních ekosystémů (Freeman et al. 2018; Liang et al. 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

 https://doi.org/10.59269/ZLV/2025/3/766

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 směsi 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 přírůst, ale i významně vyšší stabilitu produkce oproti monokulturám (del Río et al. 2022).

GCC významně ovlivňují lesní ekosystémy prostřednictvím změněných 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 vší 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 přírůst kvalitní dřevní hmoty. Součástí pěstební 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.), modřínu opadavého (*Larix decidua* Mill.), břízy bělokoré (*Betula pendula* Roth), borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) a javoru klenu (*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 vypočítaný 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 diferenciace a výškové diferenciace (Füldner 1995), index korunové diferenciace (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 $m^2 ha^{-1}$), resp. nejnižší u bukové monokultury (29,2 $m^2 ha^{-1}$). Smíšené varianty jsou charakteristické o 54,1 % vyšší zásobou (558 $m^3 ha^{-1}$) oproti jednodruhovým porostům (362 $m^3 ha^{-1}$). Konkrétně nejvyšší zásoba je u varianty SM50:50BK – 614 $m^3 ha^{-1}$. 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 struktuře, vertikální diverzitě a u celkové diverzity (Tab. 3). Z 10 hodnocených ukazatelů diverzity dosahuje v osmi případech nejvyšších hodnot varianta SM50:50BK. Naproti tomu diverzitně nejchudší je varianta se 100% zastoupením smrku. Druhová bohatost a různorodost je napříč variantami nízká, vyjma druhové vyrovnanosti u směsí dosahující velmi vysokých hodnot. Rozmístění stromů je na všech plochách náhodné s tendencí ke shlukovitosti u bukové monokultury a pravidelností u směsí 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 vysvět-

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 Api < 0,3, výběrný les Api > 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 diverzita/ Species diversity	Druhová bohatost	D (Mi)	Margalef 1958	minimum Di = 0, vyšší Di = vyšší hodnota
	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

lují 92,3 % variability dat. Celková variabilita činí 11,9 %, doplňkové proměnné vysvětlují 52,24 % (upravená vysvětlená variabilita 39,5 %). Osa *y* představuje štíhlostní 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 štíhlostním kvocientem. Nejnižší vysvětlující proměnou je výška a následně tloušťková a výšková diferenciace 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 sdruženého porostu diferencovaně 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	0,007	<0,001	0,041	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001

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 – štíhlostní 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 sdruženého porostu diferencovaně 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	<0,001	<0,001	0,099	0,002	0,278	0,485	0,016	0,328	0,024

Vysvětlivky: D – druhová bohatost, H´ – druhová heterogenita, E – druhová vyrovnanost, R – agregační index, Ap – vertikální Arten profil index, S – vertikální diverzita, TM_d – tloušťková diferenciace, TM_h – výšková diferenciace, K – korunová diferenciace, 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, TMd – diameter differentiation, TMh – height differentiation, K – crown differentiation, B – overall stand diversity, ANO – analysis of variance, KW – Kruskal-Wallis test

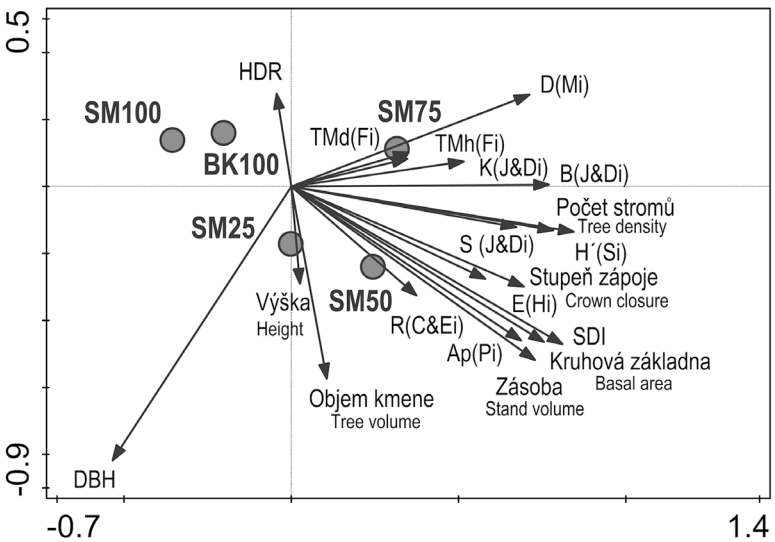
DISKUSE

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 m^3 ha^{-1}) a následně u varianty SM 75:25 BK (564 m^3 ha^{-1}), zatímco nejnižší objem byl patrný u monokultury buku (354 m^3 ha^{-1}) a druhý nejnižší u monokultury smrku (371 m^3 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 m^3 ha^{-1}) a následně u varianty SM 50:50 BK (512 m^3 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 m^3 ha^{-1}) byl zjištěn v jiné studii z Krkonoš (Vacek S. et al. 2015). Králíček et al. (2017) také uvádějí nižší objem porostů (239–536 m^3 ha^{-1}) ve smíšených smrkobukových porostech v podobných biotopech (905–990 m n. m.) v Orlických horách. Naproti tomu bukosmrkojedlové porosty v jiné oblasti Orlických hor vykazovaly podobnou produkci (538 m^3 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 m^3 ha^{-1}; Šimůnek et al. 2020), tak smrkové porosty (nadmořská výška 710–1250 m, zásoba 322 m^3 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 strukturní 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, zápoj a index hustoty porostu (Amoroso, Turnblom 2006; Pretzsch, Biber 2016; Pretz-



Obr. 1.
Ordinační diagram zobrazující výsledky PCA závislostí 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 přimíšení 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; Bledý 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 smrkovobukovém 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 Boubínském pralese (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 strukturní 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 bukosmrkových 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 bukosmrkových 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 bukosmrkových 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., Tumajer 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., 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. 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., Tumajer 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., Cerny J., Collet C., Condés S., 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., 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 Ő. 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 consequenses. 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 broadleaved 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., Duveneck 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., Grefen 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., Farsakoglou A-M., del Barrio G.J.M., Gilg O., González-Martínez S.C., Gray A., Hartleitner C., Hurel A., Jouineau A., Kärkkäinen K., Kujala S.T., Labriola M., Lascoux M., Lefebvre M., Lejeune V., Le-Provost G., Liesebach M., Malliarou E., Mariotte N., Matesanz S., Michotey 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., Robledo-Arnuncio 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 GenTree 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., Spînu 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., Pajtík 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., Spellmannn 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., LŐF 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., Makrickiene 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., Ducousso 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

Scheffers B.R., De Meester L., Bridge T.C.L., Hoffmann A.A., Pandolfi J.M., Corlett R.T., Butchart S.H.M., Pearce-Kelly 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

Schuldt B., Buras A., Arend M., Vitasse Y., Beierkuhnlein 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., 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. 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., Czerwczak 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., Cukor, 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., 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. 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., Bíle 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., 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 (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: Cílek, 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., Cukor J. 2023. European forests under global climate change: review of tree growth processes, crises and management strategies. Journal of Environmental Management, 332: 117353. DOI: 10.1016/j.jenvman.2023.117353

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., 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. 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 m^2 ha^{-1}). Mixed stands had 54.1% higher stand volume (558 m^3 ha^{-1}) compared to monocultures (362 m^3 ha^{-1}), with the maximum in SM50:50BK variant (614 m^3 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