

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE**  
**FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ**

**Katedra Pěstování lesů**



**Analýza a modelování struktury a vývoje  
smíšených porostů v oblasti Sudetské soustavy**

**Disertační práce**

**Vedoucí disertační práce: doc. Ing. Jiří Remeš, Ph.D.**

**Autor práce: Ing. Zdeněk Vacek**

**Praha 2016**

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma „Analýza a modelování struktury a vývoje smíšených porostů v oblasti Sudetské soustavy“ vypracoval samostatně na základě konzultací se školitelem a s použitím literárních pramenů, které náležitě cituji.

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

V Praze dne 28. května 2016

Ing. Zdeněk Vacek

*„Kdybych měl k dispozici hodinu na zvládnutí problému, na kterém by závisel můj život, strávil bych 40 minut jeho studiem, 15 minut jeho analýzou a 5 minut jeho řešením.“*

Albert Einstein

*„Kdo umí napodobovat, umí i tvořit.“*

Leonardo da Vinci

## **Poděkování**

Tímto bych chtěl poděkovat zejména vedoucímu mé disertační práce doc. Ing. Jiřímu Remešovi, Ph.D. za cenné konzultace a rady při zpracovávání práce a rovněž doc. Ing. Marku Fabrikovi, Ph.D. za konzultace ohledně modelování a aplikačních možností růstového simulátoru lesa SIBYLA. Taktéž děkuji své rodině, přátelům a kolegům za podporu, pochopení a pomoc při terénních pracích i za poskytnutí starších dat o struktuře a vývoji lesních ekosystémů v oblasti Sudetské soustavy.

**Poznámka:** Disertační práce byla zpracována v rámci řešení projektu FLD ČZU v Praze – NPV II MŠMT 2B06012 „Management biodiverzity v Krkonoších a na Šumavě“, grantu TA02020873 „Ekologicky opodstatněný management lesních ekosystémů v Krkonošském národním parku podle typů vývoje lesa“ a dále v rámci interní grantové agentury FLD projektem B002/14 „Přírodě blízké pěstební postupy podporující kontinuitu a zvyšující komplexitu lesních porostů při zachování jejich produkční funkce“, projektu B08/15 „Optimalizace pěstebních postupů podporující ekologickou stabilitu, biodiverzitu a komplexitu lesních ekosystémů v širokém výškovém gradientu České republiky“ a v současnosti navazujícího projektu B02/16 „Dynamika, adaptabilita a management lesních ekosystémů v širokém geografickém gradientu s akcentem na produkci, ekologickou stabilitu a biodiverzitu při postupujících globálních klimatických změnách“.

## Abstrakt

Práce se zabývá analýzou a modelováním struktury a vývoje vybraných smíšených lesních porostů, zejména ve zvláště chráněných územích v oblasti Sudetské soustavy, především pak v národních parcích Krkonoš, v Chráněných krajinných oblastech Broumovsko a Orlické hory, ale i v dalších oblastech České republiky. Jedná se o soubor 6 publikovaných prací složený ze třech tematických okruhů: struktura lesních porostů, obnova lesních porostů a modelování lesních porostů. Hlavním cílem práce bylo zhodnocení vertikální, horizontální a druhové struktury, celkové diverzity a vývoje smíšených lesních porostů v centrálních Sudetech. Dílčím cílem práce byla analýza produkčních parametrů, vliv mikroreliefu a zvěře na přirozenou obnovu a zhodnocení odumřelého dřeva v zájmovém území. Stěžejními cíli studie bylo vytvoření prostorově explicitních a neexplicitních modelů šířky koruny a štíhlostního kvocientu pro smrk ztepilý (*Picea abies* L.) a buk lesní (*Fagus sylvatica* L.). Dále to byla i predikce vývoje smíšených lesních porostů za použití růstových simulací, zhodnocení parametrů a vzájemného působení struktury porostů, klimatických faktorů a přirozené obnovy, a to zejména pomocí analýz rozptylu, korelačních matic, prostorové statistiky a vícerozměrných analýz. K tomuto účelu byla využita soustava trvalých výzkumných ploch, které jsou pravidelně sledované od roku 1980 a některé byly k danému účelu založeny i později. Pomocí technologie FieldMap byly zaměřeny dendrometrické parametry stromového patra, přirozené obnovy a odumřelého dřeva. Z výsledků vyplývá, že prostorové rozmístění stromů v bukových porostech ve stadiu optima se s nadmořskou výškou mění od pravidelného rozmístění přes náhodné až agregované v ekotonu horní hranice lesa. Prostorové rozmístění jedinců přirozené obnovy je silně agregované, uspořádání pařezů je náhodné a horizontální struktura středů korun je vždy pravidelněji rozmístěna než paty kmenů kvůli plasticitě korun. Škody okusem terminálního vrcholu zvěří jsou významným omezujícím faktorem výškového růstu přirozené obnovy, zejména u jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.), jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia* L.) a javoru klenu (*Acer pseudoplatanus* L.). Ze studie vlivu mikroreliefu na obnovu buku vyplývá, že nejvyšší průměrná výška byla zjištěna na šikminách a ve sníženinách, naopak nejnižší na vyvýšeninách. Při hodnocení vlivu klimatických faktorů na radiální růst stromů bylo zjištěno, že nízká teplota je limitujícím faktorem růstu v horských a podhorských oblastech, respektive že s klesající nadmořskou výškou klesá pozitivní vliv teploty a naopak stoupá vliv srážek. V poslední řadě prostorově explicitní modely (oproti neexplicitním) dokumentují větší variabilitu šířku koruny u smrku i buku a štíhlostního kvocientu u smrku. Největší vysvětlující proměnou pro jednotlivé modely po výčetní tloušťce byla horní porostní výška.

**Klíčová slova:** struktura lesního ekosystému, dynamika lesních porostů, Sudetská soustava, růstové simulace, přirozená obnova, buk lesní, smrk ztepilý

## **Abstract**

The thesis deals with analysis and modeling of the structure and development of selected mixed forests in protected areas of the Sudeten system, especially in the Giant Mountains national parks, Protected Landscape Area Broumovsko and Orlické Mountains, but also in other areas of the Czech Republic. This study is composed of a set of six published manuscripts that are covering three thematic ranges: structure of forest stands, regeneration of forest stands and forest modeling. The main objective of this work was to evaluate a vertical, horizontal and species structure, total diversity and development of mixed forest stands in central Sudetes. The partial aim was to analyse production parameters of forest stands, effect of microrelief and game on natural regeneration and assessment of dead wood in the area of interest. Further, the objective of the study was to develop explicit and non-explicit crown width and slenderness quotient models for Norway spruce (*Picea abies* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) and to predict the development of mixed forest ecosystem using growth simulations and to evaluate parameters and interactions among stand structure, climatic factors and natural regeneration, using especially analysis of variance, correlation matrix, spatial statistic and multivariate analysis. For this purpose a system of permanent research plots was used, which are regularly monitored since 1980 or were newly established. Using mapping technology FieldMap, selected parameters were measured for tree layer, natural regeneration individuals and dead wood. The results showed that the spatial distribution of beech stands in optimum stadium changes with the altitude from the regular pattern through random to aggregated spatial pattern of beech forests near the timberline. The spatial distribution of natural regeneration is highly aggregated, distribution of stumps is random and horizontal structure of the centroids of the crowns is always more regularly distributed than stems due to crown plasticity. Browsing damage of the leading shoot by game is an important limiting factor for height growth of natural regeneration, especially for silver fir (*Abies alba* Mill.), rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.). The study of the influence of microrelief on the growth of beech regeneration showed that the highest average height was found on slope and pits, while the lowest on the mounds. From the effect of climatic factors on the radial growth of trees, it was found that temperature is a limiting factor for growth in mountain areas, respectively that positive effect of temperature decreases with decreasing altitude and conversely the influence of precipitation increases. Finally, spatially explicit models (as opposed to non-explicit) described a larger part of the crown width variations for spruce and beech and of the slenderness quotient for spruce. The largest contribution to the models after breast diameter was dominant height.

**Keywords:** structure of forest ecosystem, forest dynamics, Sudetes, growth simulations, natural regeneration, European beech, Norway spruce

## Obsah

1. Úvod.....	5
2. Aktuálnost řešení a cíle práce .....	6
3. Rozbor problematiky .....	8
3.1. Struktura lesních porostů .....	8
3.1.1. Druhová struktura porostu .....	8
3.1.2. Věková struktura porostu.....	9
3.1.3. Prostorová struktura porostu.....	10
3.2. Vývoj lesních porostů .....	11
3.2.1. Obecné zákonitosti vývoje lesů .....	11
3.2.2. Velkoplošný vývoj lesa.....	12
3.2.3. Vývojové cykly lesa.....	13
3.2.4. Maloplošný vývoj lesa .....	20
3.2.5. Vývojové cykly přírodních lesů v zájmové oblasti .....	22
3.3. Zdravotní stav lesních porostů.....	25
3.4. Odumřelé dřevo .....	27
3.5. Přirozená obnova .....	28
3.5.1. Vývoj a předpoklady přirozené obnovy.....	28
3.5.2. Přednosti a nevýhody přirozené obnovy.....	29
3.5.3. Faktory ovlivňující přirozenou obnovu .....	30
3.6. Ekologické aspekty hlavních dřevin .....	32
3.6.1. Buk lesní ( <i>Fagus sylvatica</i> L.) .....	32
3.6.2. Smrk ztepilý ( <i>Picea abies</i> (L.) Karst.).....	33
3.6.3. Jedle bělokorá ( <i>Abies alba</i> Mill.).....	35
3.6.4. Olše lepkavá ( <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.).....	36
3.6.5. Jasan ztepilý ( <i>Fraxinus excelsior</i> L.) .....	37
3.7. Modelování lesních porostů.....	38
3.7.1. Růstové modely .....	39
3.7.2. Růstové simulátory .....	42
4. Metodika .....	44
4.1. Charakteristika zájmového území.....	44
4.1.1. Krkonošský národní park.....	46
4.1.2. CHKO Orlické hory.....	49
4.1.3. CHKO Broumovsko .....	52
4.2. Sběr dat .....	54
4.2.1 Struktura a vývoj porostů.....	54
4.2.2. Produkce a kvalita porostů.....	55

4.2.3. Přirozená obnova .....	55
4.2.4. Odumřelé dřevo .....	56
4.4. Analýza dat .....	57
4.4.1. Diverzita.....	57
4.4.2. Produkce .....	58
4.4.3. Dedrochronologie .....	60
4.4.4. Modelování lesních porostů.....	60
4.4.6. Vztahy mezi růstovými parametry, strukturou porostu a stanovištěm .....	61
5. Přehled publikovaných prací .....	62
5.1. Obnova lesních porostů .....	63
5.1.1. 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 .....	63
5.1.2. Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests .....	81
5.2. Struktura lesních porostů .....	96
5.2.1. Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes .....	96
5.2.2. Structural diversity and production of alder stands on former agricultural land at high altitudes .....	109
5.3. Modelování lesních porostů.....	124
5.3.1. Individual tree crown width models for Norway spruce and European beech in Czech Republic.....	124
5.3.2. Modelling individual tree height to diameter ratio for Norway spruce and European beech in Czech Republic .....	138
6. Syntéza výsledků .....	146
6.1. Obnova lesních porostů .....	147
6.2. Struktura lesních porostů .....	152
6.3. Modelování lesních porostů.....	159
7. Diskuze .....	162
7.1. Obnova lesních porostů .....	162
7.2. Struktura lesních porostů .....	167
7.3. Modelování lesních porostů.....	174
8. Závěr a doporučení pro využití poznatků v praxi .....	178
9. Seznam literatury a použitých zdrojů .....	180
10. Seznam zkratk .....	220
11. Příloha.....	222

## 1. Úvod

V oblasti Sudetské soustavy se dizertační práce soustředila na nejvyspělejší a nejsložitější ekosystémy jaké zde mohou vzniknout a trvale se samovolně či přírodě blízkým managementem udržet. V přirozeném či v přírodě blízkém lese se však jednotlivé složky podle vnitřních zákonitostí přizpůsobují prostředí, v užších nebo širších časových úsecích se kvalitativně i kvantitativně mění, vznikají, rostou, vyvíjejí se a zanikají (PRŮŠA 1985). Vlivem přirozené selekce zde probíhá růstová, ekologická a cenotická diferenciacie, která se při povrchním pohledu zdá být náhodná, ale při podrobném studiu jedinců jako složek celku lze zjistit, že probíhá v rámci zákonitostí nepřetržitého vývoje (KORPEL 1989). Jde o integrovaný cyklický vývoj, v jehož rámci lze rozlišit řadu vzájemně propojených procesů. Jejich relativní vyrovnanost je příčinou toho, že přirozený les může existovat i na velmi chudých půdách.

Přírodě blízké lesy jsou vhodným modelovým objektem pro výzkum ekologické samostatnosti a vyrovnanosti. Přirozená lesní společenstva mají totiž jako ucelený komplex živých organismů na nejvyšší hierarchické úrovni otevřených systémů výraznou tendenci k homeostazi (ZLATNÍK 1970; JENÍK 1979; PRŮŠA 1985; KORPEL 1989; MAYER 1992; VACEK, SIMON, REMEŠ et al. 2007; VACEK, KREJČÍ et al. 2009; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Ta poměrně pohotově reaguje na rušivé vlivy prostředí vytvořením specifické konstelace podmínek, znaků a složek, které jsou zárukou další existence přírodního či přírodě blízkého lesa, kontinuálně navazujícího na současný stav ekosystémů (VACEK, MOUCHA et al. 2012). V našich podmínkách se jedná především o národní přírodní rezervace (NPR), přírodní rezervace (PR), I. zóny národních parků (NP) a chráněných krajinných oblastí (CHKO). Zejména pak původní a přirozené lesy se v dynamické rovnováze udržují svým druhovým složením, specifickou prostorovou a věkovou strukturou (JENÍK 1980).

Rozhodování o způsobech diferencované péče ve studovaných zvláště chráněných územích (národní parky Krkonoš, CHKO Broumovsko a CHKO Orlické hory) na ekologických základech je pro zajištění jejich ekologické stability a biodiverzity úkolem velmi složitým. K této podpoře rozhodovacího a plánovacího procesu mohou sloužit růstové modely, pomocí kterých lze nalézt optimální řešení managementu. Musí však vždy vycházet z podrobného studia a zhodnocení konkrétních stanovištních a porostních poměrů, a to zejména struktury a vývoje porostů na modelových plochách přírodních a přírodě blízkých lesů, k čemuž může přispět i tato práce.



## 2. Aktuálnost řešení a cíle práce

Řešení problematiky výzkumu přirozené obnovy, struktury, vývoje a modelování lesních porostů Sudetské soustavy, jako teoretických předpokladů pěstování a obhospodařování horských lesů, je velmi aktuální především z těchto tří hledisek:

1. Zájmové území (národní parky Krkonoš, CHKO Broumovsko a CHKO Orlické hory) je vhodným modelovým územím pro výzkum ekologické stability a diverzity lesních ekosystémů i ověření možností trvale udržitelných postupů obhospodařování či přírodě blízké péče o lesní ekosystémy.
2. Zájmové území náleží ke značně imisně zasaženým územím ve střední Evropě a Krkonoše jako součást „černého trojúhelníku“ podle údajů IUCN patří k nejohroženějším národním parkům světa v důsledku dlouhodobého působení imisí.
3. V ČR je více jak čtvrtina lesů součástí národních parků, chráněných krajinných oblastí a vybraných zvláště chráněných území, které mají obdobné ekologické a managementové problémy jako národní parky Krkonoš, CHKO Broumovsko a CHKO Orlické hory.

Široké spektrum studované problematiky struktury a vývoje lesních ekosystémů v zájmovém území bylo rozděleno do třech tematických okruhů: přirozená obnova lesních porostů, struktura lesních porostů a modelování lesních porostů, které na sebe s určitým překryvem navazují. Podrobněji jsou rozebrány v souboru 6 publikovaných prací.

Hlavním cílem disertační práce na téma „Analýza a modelování struktury a vývoje smíšených porostů v oblasti Sudetské soustavy“ bylo zhodnocení vertikální, horizontální a druhové struktury, celkové diverzity a vývoje smíšených lesních porostů v Sudetské soustavě, především v CHKO Orlické hory, CHKO Broumovsko a v národních parcích Krkonoš. Tento stěžejní cíl včetně predikce vývoje těchto porostů byl realizován za použití simulátoru biodynamiky lesa SIBYLA i dalších růstových modelů. Pro vytvoření prostorově explicitních a neexplicitních modelů šířky koruny a štíhlostního kvocientu pro hlavní dřeviny smrk ztepilý (*Picea abies* L.) a buk lesní (*Fagus sylvatica* L.), jako dalšího hlavního cíle, byl využit rozsáhlý systém trvalých výzkumných ploch, mimo jiné situovaných též v Národním parku Šumava, CHKO Jizerské hory, CHKO Jeseníky, CHKO Lužické hory, CHKO Český kras a CHKO Křivoklátsko. Dílčími cíli přitom bylo zhodnocení produkčních parametrů porostů,

odumřelého dřeva včetně stupňů rozkladu a přirozené obnovy zahrnující vliv škod zvěří, horní etáže a mikroreliefu na růst ve zkoumaných územích společně s ekologickými nároky hlavních dřevin. Z hlediska vlivu klimatických faktorů byl zkoumán vliv srážek a teplot na radiální růst. Následným cílem bylo zhodnocení interakcí mezi strukturou porostů, produkcí, klimatickými a stanovištními parametry a přirozenou obnovou.

Cíle práce úzce souvisí s řešením 9 koncepčních otázek zařazených v jednotlivých okruzích:

#### Obnova lesních porostů

1. Jaký je vliv zvěře na přirozenou obnovu z hlediska druhové diverzity, početnosti a vertikální struktury ve smíšených porostech s akcentem na jedli bělokorou (*Abies alba* Mill.), smrk ztepilý a buk lesní?
2. Jaký je vztah struktury (zejména zápoje a prostorového rozmístění stromů horní etáže) a parametrů přirozené obnovy?
3. Má mikrorelief vliv na průměrnou výšku přirozené obnovy v porostech s dominancí buku lesního?

#### Struktura lesních porostů

4. Jaký je vliv nadmořské výšky a stanoviště na prostorové rozmístění stromů v autochtonních porostech s dominantním bukem lesním, a to včetně vlivu na horizontální strukturu odumřelého dřeva a dynamiku vývoje těchto porostů?
5. Jaká je efektivnost využití korunového prostoru korunami buku lesního a jaký je vliv stanovištních parametrů na plasticitu korun?
6. Jaká je kvantita a kvalita produkce porostů s dominantní olší lepkavou (*Alnus glutinosa* L.) založených na bývalých zemědělských půdách?
7. Jaký vliv mají měsíční úhrny srážek a průměrné měsíční teploty na radiální růst studovaných dřevin?

#### Modelování lesních porostů

8. Jsou prostorově explicitní a neexplicitní modely vhodné pro modelování šířky koruny a štíhlostního kvocientu pro hlavní dřeviny smrk ztepilý a buk lesní?
9. Jaké jsou nejdůležitější vysvětlující proměnné v růstových explicitních a neexplicitních modelech pro smrk ztepilý a buk lesní?

### **3. Rozbor problematiky**

#### **3.1. Struktura lesních porostů**

Struktura lesních ekosystémů je často popisovaná souborem obecných charakteristik, zahrnujících funkční, druhovou a prostorovou složku (NOSS 1990; FRANKLIN 1988). Skladba je popsána přítomností dřevin nebo v relativních ukazatelích, vyjadřujících druhovou diverzitu. Funkční struktura se vyznačuje výskytem a typem procesů v rámci ekosystému, např. koloběhem živin a vody i produkcí. Prostorová struktura je daná vzájemným uspořádáním jednotlivých složek v ekosystému (MCELHINNY et al. 2005). Struktura zahrnuje jak vnitřní uspořádání jednotlivých objektů, jako jsou stromy, pařezy a klády různých velikostí a rozkladu, tak vnější prostorové uspořádání těchto struktur, jako je například stromové patro a jeho rozložení (FRANKLIN et al. 2002).

Struktura porostu významně ovlivňuje konkurenční vztahy mezi jedinci v porostu a zároveň výrazně ovlivňuje jejich variabilitu, růst, přirozenou obnovu či mortalitu (PRETZSCH 1997; NEWTON, JOLLIFFE 1998). Analýza struktury se v lesnictví obecně používá k posouzení stavu přirozenosti porostu a jeho autoregulace z hlediska přirozené obnovy (PRŮŠA 1985; KORPEL 1995; FRANKLIN et al. 2002; CRECENTE-CAMPO et al. 2009; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009, 2010) a pro tvorbu přírodě blízkého managementu lesních ekosystémů (KORPEL 1991; POMMERENING 2002; VACEK, SIMON, REMEŠ et al. 2007). Studuje se v lesních porostech u souboru všech dřevin dohromady nebo u jednotlivých druhů dřevin odděleně. Přináší podklady pro posouzení vyváženosti lesa v jednotlivých věkových třídách a ukazuje na možnosti přirozené obnovy. Struktura porostu je dána jeho původem (vegetativním, generativním), druhovým složením, věkovým členěním, prostorovým uspořádáním a genetickou skladbou, resp. proveniencí (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010).

##### **3.1.1. Druhová struktura porostu**

Druhová struktura porostu je výčet druhů dřevin a jejich zastoupení v porostu. Druhová skladba společně s celkovou strukturou tvoří hlavní složky porostů, které vzájemně ovlivňují funkci lesních ekosystémů (CROW et al. 2002). Druhové složení ovlivňuje mikrostanoviště, biotop a cyklus živin v ekosystému (CARVALHO 2011). Je ovlivňováno řadou faktorů, jako jsou světelné podmínky (KUNSTLER et al. 2005; ISHII,

ASANO 2010), teplota (LINDNER et al. 2010; WAGNER et al. 2010), vlhkost (ARRIETA, SUAREZ 2005), topografie (POLENO, VACEK et al. 2009; VACEK et al. 2015b), půdní podmínky (KOZLOWSKI 2002; POLENO, VACEK et al. 2009), vegetační pokryv (ULBRICHOVÁ et al. 2006; BÍLEK et al. 2014), škody zvěří (AMMER 1996; VACEK et al. 2014a, 2014b) nebo konkurence mezi jednotlivými dřevinami (CAVARD et al. 2011).

Porosty se dělí na jehličnaté a listnaté a porosty smíšené nebo nesmíšené. Zastoupení dřevin v druhové skladbě se stanoví jako plošný podíl jednotlivých dřevin v porostu. Hlavní dřeviny mají zastoupení větší než 30 %, přimíšené 10–30 % a vtroušené do 10 % (POLENO, VACEK et al. 2007a). Ve smíšeném porostu mohou být jednotlivé dřeviny různě rozmístěné. Forma míšení může být jednotlivá, řadová, pásová, hloučkovitá, skupinová, ostrůvkovitá nebo plošná (KORPEL 1991). Druhová struktura je posuzována ze tří úrovní: druhová bohatost, druhová vyrovnanost a druhová heterogenita (FABRIKA 2005). Druhová bohatost vyjadřuje počet druhů v daném porostu (MARFALEF 1958; MENHINICK 1964). Druhová vyrovnanost vyjadřuje relativní zastoupení jednotlivých druhů v porostu, nejvyšších hodnot dosahuje při rovnoměrném relativním zastoupení všech druhů (HILL 1973; PIELOU 1975). Druhová různorodost zahrnuje jak druhovou bohatost, tak i vyrovnanost (SHANNON 1948; SIMPSON 1949).

### **3.1.2. Věková struktura porostu**

Věková skladba porostu je charakterizována věkovým členěním, resp. rozdíly věku stromů jednoho nebo více druhů dřevin, které tvoří porost. Vyjadřuje se ve věkových stupních nebo třídách a její změny poskytují důležité informace pro řízení vývoje porostu (KORPEL et al. 1991). Nejzákladnějším typem členění podle věku se porosty dělí na stejnověké a různověké. Věková skladba je i důležitou populační charakteristikou, která ovlivňuje jak životnost, tak i mortalitu, popř. délku vývojového cyklu či života porostu (PRŮŠA 1985; VACEK, SIMON, REMEŠ et al. 2007). Ve stabilní věkové struktuře různověkého přírodního lesa početně převažují jedinci v nejmladších věkových stupních, v opačném případě to znamená, že populace je na ústupu (PRŮŠA 1985). V důsledku věkových rozdílů, růstových schopností jednotlivých stromů a druhů dřevin dochází v průběhu růstu porostu k výškové a tloušťkové diferenciaci struktury (FÜLDNER 1995). Podle věku porostu a jeho vzhledu, který s věkem souvisí, se proto rozlišují růstové a vývojové fáze lesa (POLENO, VACEK et al. 2007a). Tloušťkové a výškové rozdělení také závisí na jednotlivých vývojových stadiích a disturbančních

procesech (KRÁL et al. 2010). K velké variabilitě věkové struktury dochází zejména v přírodních lesích s dominancí dlouhověkových stín tolerantních druhů (TROTSIUK et al. 2012), opakem jsou stejnověkové monokultury.

### 3.1.3. Prostorová struktura porostu

Prostorová struktura porostu je posuzovaná ve směru horizontálním a vertikálním. Z hlediska horizontální struktury se sleduje hustota porostu, zakmenění a zápoj (stupeň zápoje, plocha korunových projekcí), kdežto z hlediska vertikální struktury je to tvorba jednoho nebo více porostních pater a v jejich rámci porostních vrstev (VACEK 1982; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010). SCHÜTZ (2002) navíc rozlišuje mezi nepravidelností uvnitř korunové vrstvy, plnou vertikální rozrůzněností na úrovni porostu (výběrnou strukturou) a horizontální rozrůzněností (mozaikovitostí). V tomto ohledu může vhodný management lesních porostů přispět ke zvýšení diverzifikace ve všech zmíněných úrovních (POLENO, VACEK et al. 2007b; VACEK et al. 2015e). Na horizontální rozmístění stromů má převážně větší vliv způsob a postup vzniku porostu, než způsob redukce počtu stromů přirozeným vylučováním a cílevědomým zásahem lesního hospodáře (PRŮŠA 2001; POLENO, VACEK et al. 2007b). V minulosti se ke studiu horizontální struktury porostů používaly distribuční indexy založené na frekvenci stromů v jednotlivých kvadrantech (DAVID, MOORE 1954). Dlouhodobě jsou při studiu horizontální struktury často používané distribuční indexy založené na vzdálenosti jednotlivých stromů k jejich nejbližšímu sousedovi (CLARK, EVANS 1954). Relativně hojně jsou též využívány distribuční indexy založené na vzdálenosti mezi náhodně vybraným bodem a aktuálními pozicemi stromů (HOPKINS, SKELLAM 1954; PIELOU 1959; MOUNTFORD 1961). V mnohých pracích jsou ke studiu horizontální struktury porostů využívány i distribuční indexy založené na úhlech mezi nejbližšími sousedními stromy (ASSUNÇÃO 1994). Novější přístupy nehodnotí prostorové rozmístění stromů v porostu pouze pomocí indexů, ale především prostorovou statistikou pomocí distribučních funkcí, které vyjadřují horizontální strukturu průběžně (RIPLEY 1977; PENTTINEN et al. 1992).

Na vertikální strukturu porostu má největší vliv věk stromů, dále pak různá růstová rychlost jednotlivých druhů stromů a jejich cenotické vztahy na daném stanovišti (PRŮŠA 1985). Podle toho stromy zaujímají trvalé nebo dočasné postavení v porostních vrstvách. Zvolenými pěstebními postupy lze vertikální strukturu také podstatně ovlivnit

(PRŮŠA 2001). Úrovňovými probírkami lze například diverzifikovat postavení stromů v rámci korunové vrstvy, zatímco výraznější vertikální rozrůzněnost trvalého charakteru lze na vhodných stanovištích dosáhnout uplatňováním výběrných principů v maloplošném podrostním hospodářství či výběrným hospodářským způsobem (KORPEL et al. 1981). Relativním hodnocením vertikální struktury oproti horizontální se již tolik prací nezabývá (PRETZSCH 2006).

### **3.2. Vývoj lesních porostů**

#### **3.2.1. Obecné zákonitosti vývoje lesů**

Vývoj lesa lze charakterizovat strukturou a strukturálními změnami v průběhu času, které zahrnují jejich chování v souvislosti s odezvou na antropogenní vlivy a přírodní disturbance (PRETZSCH 2009). Dynamika lesních porostů je chápána jako mozaika stromových kohort, procházejících vývojovým cyklem od regenerace porostu a zdárného odrůstání přes dorůstání, dospělost, stárnutí a rozpad a zpět k obnově porostu (LEIBUNDGUT 1993). Přírodní stav lesa poskytuje znalost spontánních vývojových procesů, avšak většina lesů byla kvůli lidské činnosti značně pozměněna. Pochopení dynamiky lesních ekosystémů v přírodních podmínkách bez zásahu člověka má tudíž zásadní význam pro přírodě blízké obhospodařování lesů v Evropě (KORPEL 1995; POLENO, VACEK et al. 2007b; TROTSIUK 2012).

V průběhu fylogenetického vývoje se lesy vyvinuly v relativně ekologicky stabilní a druhově bohaté ekosystémy, jejichž prostorová, věková a genetická skladba spolu s druhovým složením závisí na attributech biotických a abiotických složek prostředí. Procesy vzniku a disturbance části přírodních lesních ekosystémů jsou v průběhu malého vývojového cyklu lesa dány základními dřevinami. Vlastnosti těchto dřevin jsou důležitou pomůckou k pochopení dynamiky přírodních lesů. Současně to však jsou i kritéria k určení úlohy, kterou jednotlivé dřeviny mají v hospodářském lese (POLENO 1993, 1994). Mezi nejdůležitější střeoevropské klimaxové dřeviny se řadí buk, jedle a smrk.

Střídání jednotlivých vývojových stadií a fází v rámci vývojového cyklu přírodního lesa představuje různou míru a dynamiku využívání jeho produkčního a růstového prostoru. Tento proces následně vede k výrazné změně jak vertikální, tak i horizontální struktury v průběhu vývojového cyklu (GRATZER et al. 2004; PRETZSCH 2009). Toto pojetí časové a prostorové dynamiky lesních ekosystémů tvoří základní rámec pro

přírodní lesy mírného pásma (VEBLEN 1992; KORPEL 1995). Mimo textury těchto lesů je velmi důležité poznat produkční využití jejich růstového prostoru korunami stromů daných dřevin z hlediska stavu a vývoje biomasy. Z tohoto aspektu přírodní lesy v podstatě neovlivněné antropogenní činností představují jedinečné objekty pro výzkum přírodních zákonitostí a procesů, probíhajících v těchto cenných ekosystémech (KORPEL 1995; BRANG 2005; VACEK et al. 2010).

Pojetí přírodě blízkého obhospodařování musí vycházet z ekologicky podložených a dostatečně ověřených poznatků o struktuře a vývoji přírodě blízkých lesů. Sledování strukturální a druhové diverzity porostů je totiž klíčovým předpokladem pro pochopení a management lesních ekosystémů v obdobných stanovištních a porostních podmínkách prostředí, tj. při tvorbě funkčně integrovaných lesů (SANIGA, SCHÜTZ 2002; MOTZ, STERBA, POMMERENING 2010). Cílem těchto koncepcí jsou strukturované, vitální a stabilní lesní porosty plnící produkční, ekologické a environmentální funkce lesa.

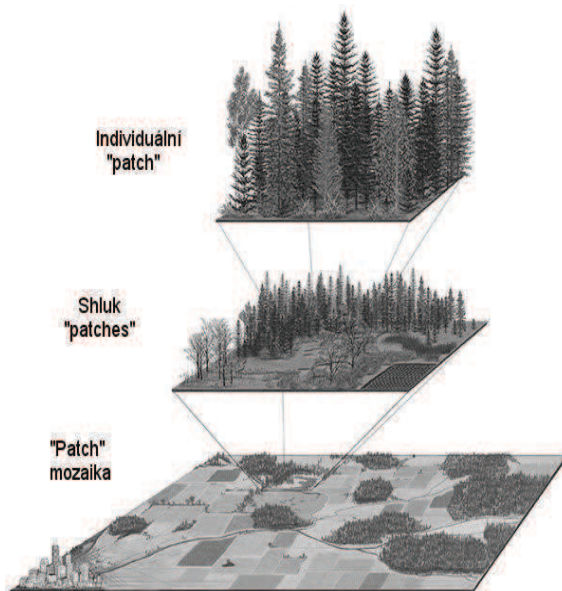
### 3.2.2. Velkoplošný vývoj lesa

Velkoplošný vývoj lesa je spojen s katastrofickým rozpadem lesa na velkých plochách. Ten je v přírodních podmínkách způsobem např. velkými smršťemi, požáry nebo přemnožením některých herbivorů (MCCARTHY 2001; WU et al. 2003; ANGELSTAM, KUULUVAINEN 2004). Velkoplošný vývoj lesa lze rozdělit na regenerační sukcesi, cyklickou sukcesi a nejrozšířeněji používanou koncepcí „Patch“ dynamiky (VAN DER MAAREL 1996). Tyto změny jsou z dlouhodobého hlediska cyklické, avšak nemusí být zákonitě pravidelné (GLONČÁK 2009).

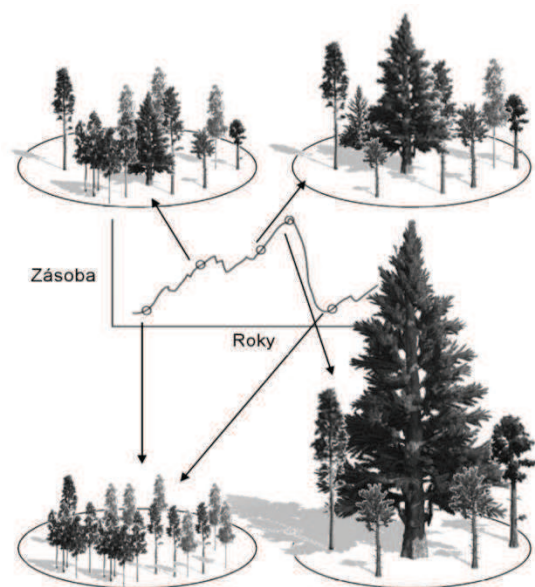
Regenerační sukcese při porovnání s ostatními typy probíhá na největší ploše a trvání klimaxového stádia je mnohem delší při porovnání s časem potřebným na obnovu lesa. Svou definicí je úzce spjata s koncepcí velkého vývojového cyklu. Cyklická sukcese je dalším případem velkoplošné dynamiky lesa. Rozdíl oproti regenerační dynamice je zejména prostorový, týkající se menších území. Aby se jednalo o cyklickou sukcesi (záměnu společenstva), musí dojít k výrazné strukturální a floristické rozdílnosti (GLONČÁK 2009). Cyklus zahrnuje vzájemné střídání malého počtu společenstev v průběhu času, při němž se mění kvantitativní zastoupení, rozmístění a věková struktura přítomných populací (MORIN 1999). Typickým znakem je krátké trvání klimaxového stádia (GLONČÁK 2009).

"Patch" dynamika se týká se ploch 10 až 100krát větších než je obvyklá plocha porostní mezery ("Gap" dynamiky), což může odpovídat přibližně 0,1 až 1 ha (Obr. 1,

2) – (GLONČÁK 2009). Příklad velikosti prvku  $2\,900\text{ m}^2$  uvádějí QINGHONG, HYTTEBORN (1991). MCCARTHY (2001) tvrdí, že o „Patch“ dynamiku se jedná již při otevření zápoje při mezerách větších než  $200\text{ m}^2$ . Exogenní disturbance vyvolávají mortalitu lesů ve velkém měřítku, což vytváří tzv. „Patches“. V přírodních lesích dochází k vytváření typické „Patch“ mozaiky (Obr. 1). Procesy v rámci „Patches“ jsou kombinací sukcese a vývojových stadií s postupnými změnami v průběhu času. S časem, účinky disturbance v jednotlivých „Patches“ stále více a více způsobují podobnost s celkovou maticí lesa (LEWIS, LINDGREN 2000). Z časového hlediska má také většinou kratší průběh než regenerační a cyklická sukcese, avšak delší trvání než „Gap“ dynamika.



Obr. 1: Znázornění měřítka „Patch“ dynamiky sahající od 0,1 ha až po několik ha (upraveno podle WU et al. 2003).



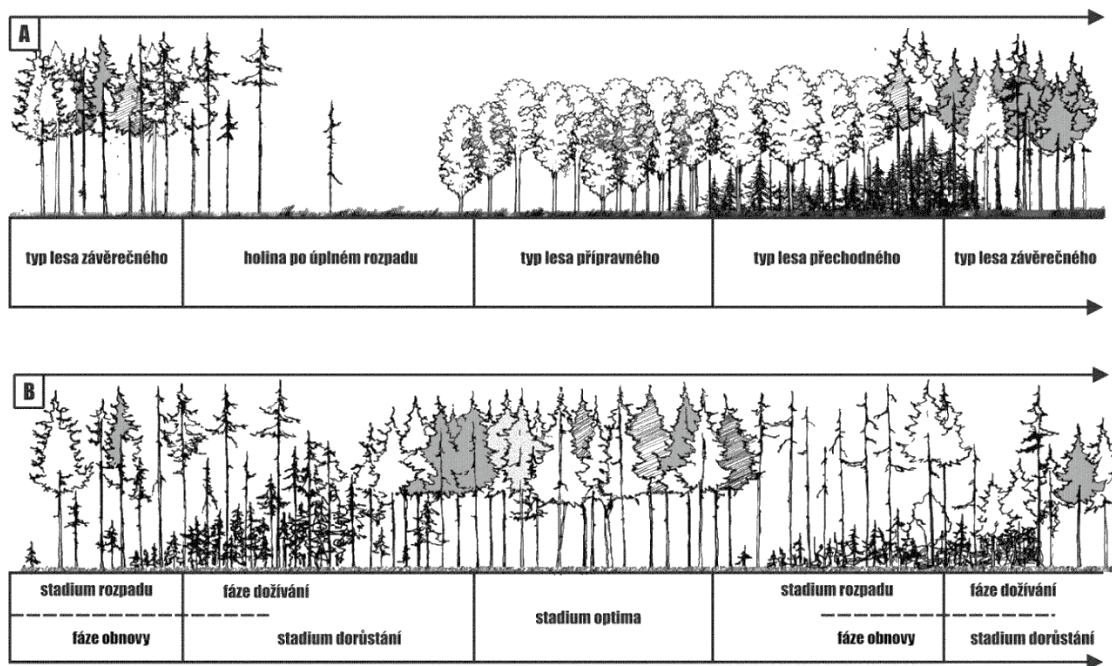
Obr. 2: Koncept „Gap“ dynamiky dle růstového modelu ForClim (upraveno podle BUGMANN 1994; FISCHLIN et al. 1995).

### 3.2.3. Vývojové cykly lesa

Lesy jako dynamické systémy prodělávají cyklické změny, které se nazývají vývojovými cykly lesa. Existuje velké množství vývojových klasifikací, vycházejících ze skladby porostu, růstových fází a struktury porostu nebo jeho fyziognomických vlastností (O'HARA 1996). Mezi tyto základní koncepty patří velký a malý vývojový cyklus podle práce KORPEL (1995), vývojový model podle OLIVER, LARSON (1996) nebo dle ANGELSTAM, KUULUVAINEN (2004).



Pro systémové hodnocení změn dřevinného porostu přírodního lesa má zásadní význam existence dvou vývojových cyklů lesa (Obr. 3; KORPEL 1989). Prvním je velký vývojový cyklus lesa charakterizovaný sekundární sukcesí, která probíhá na rozsáhlé ploše řádově v hektarech (velkoplošný vývoj lesa) a v časovém rozpětí desetiletí. Druhý, malý vývojový cyklus lesa probíhá v rámci klimaxu na malých plochách (maloplošný vývoj lesa) a v časových periodách staletí (KORPEL 1993; POLENO, VACEK et al. 2007a).



Obr. 3: Formy dynamiky přírodních smrčnin (A) v boreální tajgové zóně (velký vývojový cyklus) a (B) v horských ekosystémech smrkového vegetačního stupně (malý vývojový cyklus) s trvalou existencí typu lesa závěrečného (upraveno podle SCHMIDT-VOGT 1985; VACEK, SIMON, REMEŠ et al. 2007).

Velký vývojový cyklus lesa začíná na lesní půdě zbavené souvislého lesního porostu po jeho katastrofickém rozpadu následkem rozsáhlých disturbancí (BARNES et al. 1998), zejména pak větrnými kalamitami, imisemi, přemnožením herbivorů či požáry (PICKETT, WHITE 2013). Prolíná se s velkoplošnými koncepty vývoje lesa, respektive s regenerační sukcesí, cyklickou sukcesí a „Patch“ dynamikou. Sekundární sukcese zde začíná postupným šířením světlomilných pionýrských dřevin (topolů, jeřábů, bříz, olší, borovice a vrb) a dochází k formování stadia přípravného lesa. Tyto dřeviny mění postupně prostředí natolik, že v proběhu času získává opět charakter lesa

(KORPEL 1989). V zástínu se po čase uchycují stinnější dlouhověké dřeviny (jedle, buk, smrk a javor), které postupně nahrazují pionýrské dřeviny (PICKETT, WHITE 2013). Vývoj pak přechází do stadia lesa přechodného, složeného z více etážové kombinace klimaxových a pionýrských dřevin. Pionýrské dřeviny s kratší životností a rychlým růstem jsou ve stadiu lesa přechodného nahrazovány dlouhověkými klimaxovými dřevinami (KORPEL 1989). Takto probíhající vývojový proces je zpravidla pomalý, trvající až několik století (MATUSZKIEWICZ et al. 2013). Přirozeným vývojem tak postupně vzniká les závěrečný (klimaxový). V tomto stadiu dominují stinné dřeviny, které citlivě odráží dané stanovištní podmínky prostředí. Tímto posledním stadiem se velký vývojový cyklus lesa uzavírá (KORPEL 1989).

Stadium klimaxového lesa může teoreticky trvat bez časového omezení. To však v žádném případě neznamená jeho neměnnost, protože i v rámci klimaxu dochází k cyklickému střídání tří vývojových stadií a četných fází v jejich rámci. Zpravidla maloplošná směna vývojových stadií a fází na určité ploše vytváří tzv. malý vývojový cyklus přírodního lesa (cf. KORPEL 1995), který lze přirovnat k „Gap“ a „Kohort“ dynamice. Jednotlivá vývojová stadia přírodního lesa se v rámci malého vývojového cyklu zřetelně odlišují svými strukturálními vlastnostmi (PRŮŠA 1985; JAWORSKI, KOŁODZIEJ 2002). Jednotlivá vývojová stadia přírodního lesa v rámci malého vývojového cyklu jsou: stadium rozpadu, dorůstání a optima (KORPEL 1982).

Na počátku nové generace lesa dochází postupně k rozvolňování porostu a prosvětlení zápoje mateřského porostu způsobené odumíráním jednotlivých stromů nebo působením vnějšího disturbančního činitele (JAWORSKI, KARZMARSKI 1995). Se vznikem mezer v zápoji dochází ke změně mikrostanovištních podmínek, a to především ke zvýšení osvětlení a srážek. Semenačky stinných dřevin reagují na uvolnění prostoru zvýšeným růstem (JAWORSKI 2000). Postupně vytvářejí agregované skupiny obnovy v mezerách zápoje vytvořených po odumřelých stromech (ZEIBIG et al. 2005; SZWAGRZY, SZEWCZYK 2008; KUCBEL et al. 2010). S rostoucím věkem se rozmístění stromů v porostu stává pravidelnější (ZAHRADNÍK et al. 2010; RUGANI et al. 2013). Přímá konkurence mezi sousedy v husté skupině stromů vede k jejich pravidelnému rozmístění (WOLF 2005). Protichůdnými silami vedoucími spíše ke shlukování je právě mozaika mikrostanovišť a vytváření světlin při přechodu od jedné generace lesa k druhé (VACEK et al. 2015e). Rychlost rozpadu a velikost mezer pak do značné míry rozhoduje o druhové skladbě a struktuře budoucí generace lesa (PRŮŠA

1985; KUCBEL et al. 2010). Při maloplošném a častém narušení korunového zápoje dochází ke značné vertikální i horizontální rozrůzněnosti porostů.

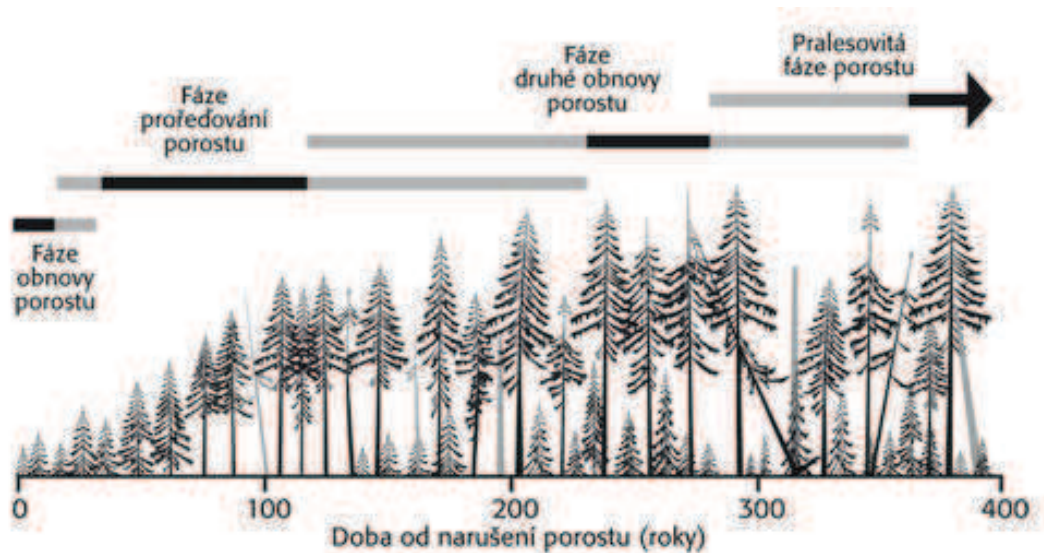
Po fázi obnovy následuje stádium dorůstání, ve kterém stromy převážně mladých generací intenzivně uplatňují své růstové schopnosti. Postupně dochází ke snižování objemu odumřelého dřeva, který je v tomto stadiu nejvyšší (SANIGA, SCHÜTZ 2001; ŠAMONIL, VRŠKA 2007). Výrazně klesá i celkový počet jedinců přirozenou autoredukci, naopak porostní zásoba a objemový přírůst se rychle zvyšují (JAWORSKI, KOŁODZIEJ 2002). Převažují zde stromy spodní a střední etáže a dochází k vytváření stupňovitého až vertikálního zápoje s vysokou vitalitou stromů. Menší světliny a porostní mezery, vzniklé v porostním zápoji po postupném odumírání zbytku stromů z předcházejícího cyklu, se rychle zapojují. V tomto stadiu se struktura porostů podobá lesu výběrnému (PODLASKI 2006). Porosty mají největší výškovou, tloušťkovou a prostorovou diferenciaci (KORPEL et al. 1991; KORPEL, SANIGA 1993).

Podstatně delší doba trvání životnosti stromů než trvání jejich výškového růstu vede k tomu, že původně výškově silně diferencované porosty ve stadia dorůstání se i přes značnou různověkost (rozdíly až 200 let; KORPEL, SANIGA 1993) výškově vyrovnávají a tím přecházejí do stadia optima. Toto stádium se vyznačuje malým počtem stromů, ztrátou vrstevnatosti, zvyšováním pravidelného uspořádání (RUGANI et al. 2013) a ojedinele předčasnou mortalitou nejlustších stromů (PRŮŠA 1985). Zápoj se pomístně rozvolňuje, převládají stromy nejvyšších tloušťkových tříd. Podle některých autorů (např. SCHÜTZ 1999) je homogenizace porostů trvajících od stadia dorůstání do konce stadia optima základním principem vývoje přírodního lesa. Vzhled porostu s touto rovnoměrnou výstavbou je velmi podobný lesu hospodářskému (KORPEL 1995; POLENO, VACEK et al. 2007). Na konci tohoto stadia (ve fázi stárnutí) začínají nejstarší stromy, které se blíží maximálnímu fyzickému nebo fyziologickému věku, ve větším počtu přirozeně odumírat a přírodní les se tak dostává do posledního stadia malého vývojového cyklu – stadia rozpadu (KORPEL 1995).

Ve stadiu rozpadu se porostní zásoba rychle snižuje, protože odumírání mohutných stromů nemůže být nahrazeno přírůstem zbývajících stromů horní etáže ani jedinců nastupující nové generace. Dochází tedy k postupnému nárůstu objemu odumřelého dřeva (SANIGA, SCHÜTZ 2001; VACEK et al. 2015d) a ke zvyšování počtu jedinců nové generace lesa (ŠAMONIL, VRŠKA 2007). Jedinci nové generace jsou po ploše rozmístěni agregovaně; skupiny stromů staré generace se střídají s nastupující až postupně převažující obnovou. Při pomalém průběhu stadia rozpadu (fáze dožívání) dochází

k obnově stinných dřevin s charakterem podrostní obnovy, při rychlém rozpadu může dojít i k obnově přípravných dřevin s charakterem světlostních stadií (VACEK et al. 1988). Porost se tak opět dostává do studia dorůstání, respektive na začátek vývojového cyklu (VACEK, SIMON, REMEŠ et al. 2007).

Pro pochopení strukturální dynamiky porostu může také sloužit čtyřstupňový OL vývojový model podle práce OLIVER, LARSON (1996), který je často používaný v zámoří. Tento model vývoje je charakterizován čtyřmi fázemi (Obr. 4). První tři fáze jsou založeny na jednotlivých klíčových procesech, které od sebe jednotlivé fáze vzájemně oddělují. Čtvrtá pralesovitá fáze porostu zahrnuje širokou škálu různých procesů, které mohou nastat po celá staletí a popisuje spíše celkový stav a strukturu porostu než pouze jeden klíčový proces (OLIVER, LARSON\_1996; O'HARA 1996; FRANKLIN et al. 2002; POWELL 2012).



Obr. 4: Dynamika horského smrkového lesa od jednotlivých fází sekundární sukcese až po disturbanci (upraveno podle OLIVER, LARSON 1996; SVOBODA 2008).

V první fázi obnovy porostu („Stand Initiation“) se po disturbanci ze semenné banky začínají objevovat noví jedinci a druhy pionýrských dřevin. Vznikají tak mladé porosty, které jsou typické vysokou hustotou a rychlým růstem (FRANKLIN et al. 2002). Vznik této nové kohorty naznačuje počátek této fáze, zatímco uzavření zápoje značí její konec (OLIVER, LARSON 1996).

Po několika letech v závislosti na druhové skladbě a stanovištních poměrech lokality, dochází k zastavení nárůstu počtu jedinců v porostu a následně k jejich odumírání. Začínají se zde projevovat rozdíly ve výšce a tloušťce jedinců, ale porosty

jsou stále velmi husté (OLIVER, LARSON 1996). Klíčovými procesy fáze prořezávání porostu („Stem Exclusion“) jsou silná autoredukce, korunová diferenciacie a vysoká hustota zápoje znemožňující vznik podrostu (FRANKLIN et al. 2002; POWELL 2012). Limitujícím faktorem je nedostatek živin, vlhkosti a světla. Na počátku této fáze dochází k ustálení velikosti ztrát na produkci vzniklé respirací a na jejím konci dochází k maximální čisté a hrubé produkci dřevinné složky lesa. Zapojení porostu signalizuje začátek první fáze (OLIVER, LARSON 1996).

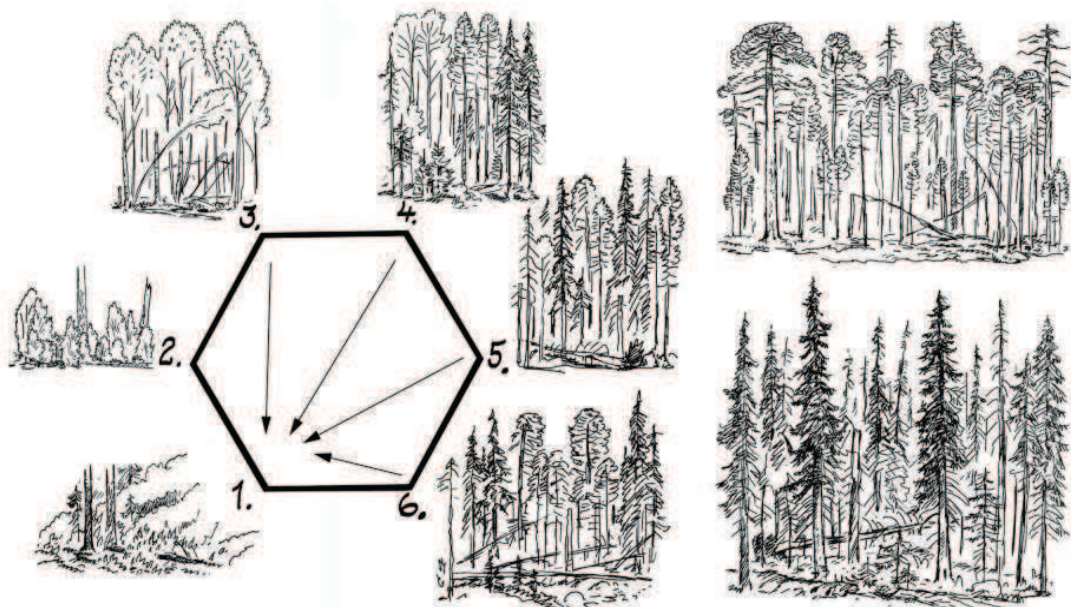
Během vývoje lesa (fáze druhé obnovy lesa – „Understory Reinitiation“) později dochází k fyziologické zralosti stromů, k jednotlivému odumírání stromů v horní etáži a následně ke vzniku porostních mezer. V těchto světlinách nastává rozvoj bylinného a keřového patra společně s novou přirozenou obnovou porostu, která je tvořena převážně stinnými dřevinami (FRANKLIN et al. 2002; POWELL 2012). Ačkoliv růst této nové kohorty je velmi pomalý, tak dochází k jejímu přežívání v porostu. Vznik mezer v zápoji a vývoj nové kohorty v podrostu označuje začátek této fáze, zatímco ztráta pionýrské kohorty, výrazná vertikální a horizontální diferenciacie porostu a vysoká hustota stromů velkých dimenzí odpovídají jejímu konci (OLIVER, LARSON 1996).

Poslední pralesovitá fáze porostu („Old Growth“) je typická častým odumíráním stromů, vytvářením velkých porostních mezer a dorůstáním nové generace do horní etáže (OLIVER, LARSON 1996). V této fázi se v bohatě strukturovaném porostu nachází největší objem odumřelého ležícího a stojícího dřeva (POWELL 2012). Stromy dosahují maximálních dimenzí, ale čistá produkce je již minimální. Ve většině lesních typů (FRANKLIN et al. 2002) může být pralesovitá fáze striktně oddělena od předchozí fáze ztrátou kohorty pionýrských dřevin, ale v některých případech hranice mezi těmito fázemi je velmi pozvolná a je obtížné tyto přechody podle OL modelu rozpoznat (FRANKLIN et al. 2002).

Poslední zmiňovaný AK vývojový model podle práce ANGELSTAM, KUULUVAINEN (2004) je šestistupňový. AK model se skládá se z následujících fází: 1 – fáze obnovy, 2 – fáze dorůstání, 3 – fáze středního věku, 4 – fáze dospělosti, 5 – fáze stárnutí a 6 – pralesovitá fáze (Obr. 5). Tento model je modifikací předchozích vývojových modelů, avšak oproti nim je podrobněji členěn.

Po rozsáhlé disturbanci, jako jsou požáry, větrné a kůrovcové kalamity, dochází k počátečnímu formování lesního prostředí pomocí pionýrských dřevin, jako je *Betula* nebo *Populus* (fáze obnovy). Ve fázi dorůstání porostu dochází k postupnému uzavírání zápoje, což vede ke změně stanovištních podmínek: snížení množství světla a rychlosti

větru i zvýšení vlhkosti. Následuje fáze středního věku a dospělosti, kdy z podrostu mizí světlomilné dřeviny a stromy horní etáže dosahují jejich finální výšky (ANGELSTAM, KUULUVAINEN 2004). V tomto období je množství odumřelého dřeva nejnižší, poněvadž toto dřevo z minulé generace se již rozložilo, avšak nové se ještě nestihlo vytvořit (SIITONEN 2001). Světlomilné dřeviny postupně začínají vykazovat známky snížené vitality a v porostu se prosazují stinné dřeviny. Porost tak vytváří mnohvrstevnatou strukturu. Tyto první čtyři vývojové fáze mají po disturbanci ekvivalenty ve většině hospodářských lesů. Nicméně v důsledku různých pěstebních postupů, zaměřených na podporu dřevinné skladby, vertikální a horizontální struktury nebo ponechání odumřelého dřeva, je možné redukovat nechtěné či podporovat žádoucí složky lesního ekosystému (ANGELSTAM, KUULUVAINEN 2004).



Obr. 5: Schéma šesti vývojových fází smíšeného lesa (vlevo): 1 – fáze obnovy, 2 – fáze dorůstání, 3 – fáze středního věku, 4 – fáze dospělosti, 5 – fáze stárnutí, 6 – pralesovitá fáze; ukázka „Kohort“ dynamiky borových lesů (pravý horní roh) a „Gap“ dynamiky smrkových lesů (pravý dolní roh) podle práce ANGELSTAM, KUULUVAINEN (2004).

V 5. fázi stárnutí podle AK modelu jsou prostorově rozptýlené stromy již náchylnější k odumření, a to v důsledku stárnutí, poškození hmyzem, houbami, větrem nebo jinými faktory, čímž dochází k hromadění odumřelého dřeva (HÉLY et al. 2000). Po jednom až třech stoletích pak nastává pralesovitá fáze. Porost je silně prosvětlený v důsledku tvorby mezer v zápoji, vzniklých odumíráním stromů velkých dimenzí či

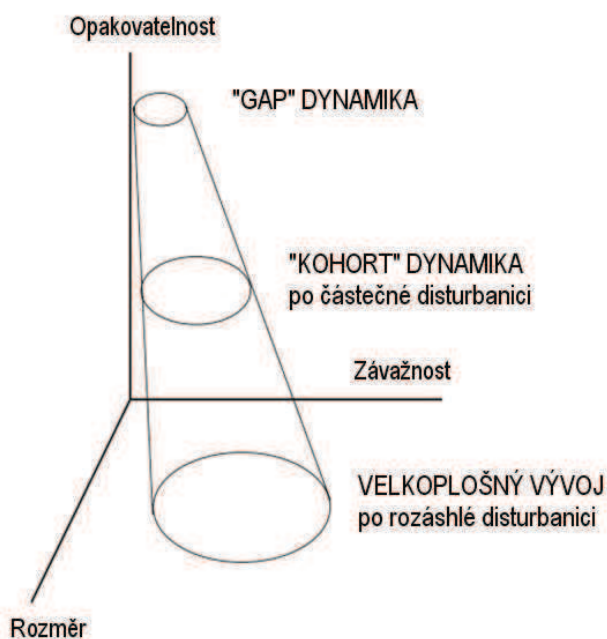
jejich skupin. Velikosti mezer a jejich charakteristiky vytváří vertikálně a horizontálně strukturované stromové patro (ANGELSTAM, KUULUVAINEN 2004). Věková distribuce stromů je často multimodální nebo ve tvaru písmene J (OLIVER, LARSEN 1996; KUULUVAINEN et al. 1998). Je však třeba zdůraznit, že prales není statický koncový bod vývoje porostu, ale dynamický měnící se systém (KNEESHAW, GAUTHIER 2003).

K významným charakteristickým znakům přírodních lesů patří také jejich textura (BONCINA 2000). Textura je výsledkem předcházejících vývojových procesů, z nichž je možno usuzovat na případný antropogenní vliv v minulosti. Čím je střídání strukturálních rozdílů a vývojových fází maloplošnější, tím je vývoj pomalejší a les stabilnější. Ve smíšených středoevropských přírodních lesích se strukturální formy střídají na plochách o velikosti 300–700 m<sup>2</sup> (KORPEE 1995). Ve smrkových přírodních lesích je však rozloha těchto mozaikových ploch výrazně větší, přibližně 0,25–0,5 ha (VACEK 1990).

#### **3.2.4. Maloplošný vývoj lesa**

Mezi nejrozšířenější koncepty maloplošného vývoje lesa se řadí „Kohort“ dynamika a „Gap“ dynamika (Obr. 2, 6). „Kohort“ dynamika oproti „Gap“ dynamice probíhá na větší ploše a v delším časovém intervalu (ANGELSTAM, KUULUVAINEN 2004). Některé dřeviny v boreální oblasti jsou náchylné na disturbance s nižší intenzitou. Příkladem může být častý výskyt požárů u borovice lesní v suchých oblastech nebo vývraty u smrku ztepilého na podmáčených stanovištích, kde se následně po disturbanci vytvářejí porosty s několika věkově diferencovanými kohortami stromů (KUULUVAINEN et al. 2002; ANGELSTAM, KUULUVAINEN 2004).

DYRENKOV (1984) rozlišuje tři fáze „Kohort“ dynamiky různověkých porostů: 1 – obnova porostu (v porostu převládají juvenilní stadia, ale nachází se zde několik starých mateřských stromů a velké množství odumřelého dřeva, 2 – přechodná fáze (různé věkové kohorty jsou rovnoměrně rozloženy v rámci porostu) a 3 – odklon (v porostu dominují kohorty starých a velmi starých stromů; ANGELSTAM, KUULUVAINEN 2004). V přirozených borových lesích lze odlišit 3–5 typických kohort, které se časově prolínají v průběhu 200–300 let (SANNIKOV, GOLDAMMER 1996).



Obr. 6: Ilustrace 3 typů disturbance na základě jejich rozměrů, závažnosti a opakovanosti v lesních porostech; velkoplošný vývoj lesa vzniklý po rozsáhlé disturbanci jako je požár nebo větrná kalamita pokrývá rozsáhlé plochy, ale vyskytuje se zřídka, naopak „Gap“ disturbance jsou v porostech časté, ale vyskytující se v malém měřítku (ANGELSTAM, KUULUVAINEN 2004).

Běžněji používaný koncept maloplošného vývoje lesa je „Gap“ dynamika, respektive dynamika porostních mezer (Obr. 2); LEWIS, LINDGREN 2000; MCCARTHY 2001; ANGELSTAM, KUULUVAINEN 2004; HART, CHEN 2006). Klíčovým procesem tohoto pojetí je porušení korunového zápoje disturbancí v lesním porostu. Vychází z předpokladu, že stromy se dožívají většího věku, než je návrat disturbance do porostu (YAMAMOTO 2000). Vznikem mezery v korunovém zápoji se otvírá prostor pro nové druhy a jedince (FRANKLIN et al. 2002). Porostní mezery jsou základním stavebním prvkem maloplošné textury a struktury přírodních lesů. Za mezeru se považuje plocha větší než 25 m<sup>2</sup>, která vzniklá otevřením zápoje, kde většina živých jedinců nedosahuje výšky 5 m a 50 % výšky okolní horní etáže (LAWTON, PUTZ 1988). DRÖBLER, LÜPKE (2005) definují „Gap“ za mezeru v zápoji, ve které je současný porost nižší než  $\frac{2}{3}$  výšky horní etáže.

Koncepce „Gap“ a „Patch“ dynamiky bývají často používány jako synonyma, jsou však mezi nimi podstatné rozdíly (VAN DER MAAREL 1996; BARNES et al. 1998; MCCARTHY 2001). „Gap“ dynamika je výsledkem škodlivých biotických a abiotických činitelů, porušujících zápoj mateřského porostu v malém měřítku, sahajících od odlomení silné větve přes vývrát stromu až po odumření skupiny stromů. Oproti tomu



„Patch“ dynamika je výsledkem rozsáhlých kůrovcových kalamit nebo požárů (MCCARTHY 2001). Porostní mezery mají široký rozsah jejich velikostí (KRICHER 2011), jen zřídka však přesahují 200 m<sup>2</sup>. Pro tento typ dynamiky je typický vývoj klimaxových dřevin, naproti u „Patch“ dynamiky převládají dřeviny pionýrské (MCCARTHY 2001). MIHÓK et al. (2007) z bukových porostů v Maďarsku uvádějí průměrnou velikost mezer 61 m<sup>2</sup>. Průměrná velikost u přirozených smrkových porostů v jižním Polsku dosahuje 92 m<sup>2</sup>, přičemž QINGHONG, HYTTEBORN (1991) uvádějí, že většina porostních mezer dosahuje méně než 150 m<sup>2</sup>. LERTZMAN, KREBS (1991) rozlišují zvětšené mezery („Expanded Gaps“) s průměrnou velikostí 231 m<sup>2</sup> a porostní mezery („Canopy Gaps“) s velikostí kolem 41 m<sup>2</sup>. Porostní mezery bez ohledu na svou velikost zvyšují prostupnost světla, mění vlhkost a proudění větru, což vede k rozdílům v mikroklimatických podmínkách ve srovnání se zapojeným porostem (KRICHER 2011). Se změnou mikrostanovištních podmínek v těchto mezerách, vytvořených po odumřelých stromech, dochází k rychle reakci přirozené obnovy na příznivější stanovištní poměry (JAWORSKI 2000; ZEIBIG et al. 2005).

### **3.2.5. Vývojové cykly přírodních lesů v zájmové oblasti**

Ve vyšších horských polohách mají smrkové přírodní lesy (7. a 8. LVS) méně diferencovanou strukturu v jednotlivých vývojových cyklech (VACEK 1990). Smrkový přírodní les se se stoupající nadmořskou výškou objemově, početně a strukturně homogenizuje a vzdaluje se od výběrného lesa. Pouze v krátkém časovém úseku stadia rozpadu a dorůstání se vytváří charakter podrostně diferencovaného lesa, a to zejména v ekotonu horní hranice lesa (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010). Ve smrkových přírodních lesích se na vymezení vývojových cyklů a fází výrazně uplatňují abiotičtí činitelé, často většina stromů se vyvrací větrem a jen menší část jich odumírá stojících (PRŮŠA 1985). To se projevuje rychlejším stadiem rozpadu než stadiem dorůstání, čímž se zkracuje i doba vývojového cyklu (KORPEL 1989). Při rychlém rozpadu může na větší souvislé ploše vzniknout téměř stejnověký nový smrkový porost (VACEK, KREJČÍ et al. 2009; ŠTÍCHA et al. 2010; MALÍK et al. 2014). V těchto klimaticky nepříznivých podmínkách může být smrkový přírodní les postižen kalamitou ještě před dosažením stadia rozpadu a může dojít ke vzniku rozsáhlých holin (VACEK, KREJČÍ et al. 2009; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009).

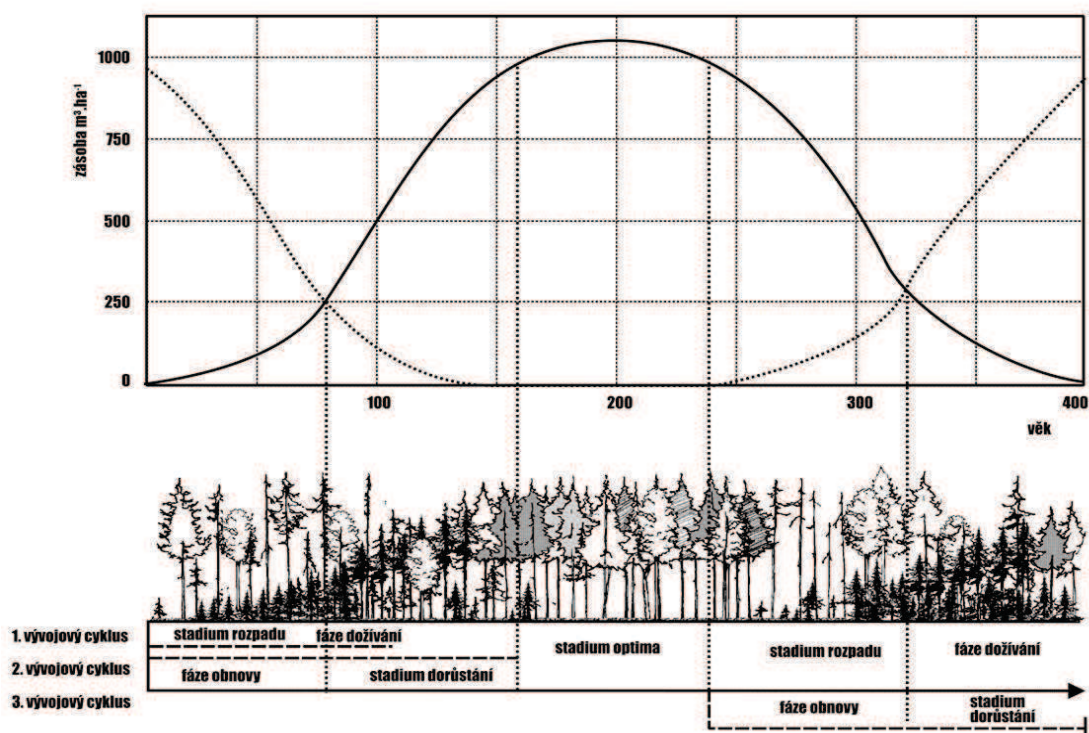
Přírodní a přírodě blízké smrkové porosty se v zájmové oblasti Sudetské soustavy vyznačují relativně dlouhou dobou malého vývojového cyklu trvající 260 až 420 let. Ta

je determinována délkou života smrku diferencovaně dle nadmořské výšky a stanovištních poměrů. Nejkratší je v ekotonu horní hranice lesa, nejdelší ve spodních partiích smrkového lesního vegetačního stupně. Délku vývojového cyklu však výrazně ovlivňují abiotičtí činitelé (především vítr, v 70. a 80. letech 20. století to byli především imise) a mnohdy i biotičtí škůdci (zejména *Ips typographus*). Zásoba hroubí zde kolísá od 260 do 620 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> v horních partiích smrkového LVS a nejvyšší je ve spodních partiích tohoto LVS (680 až 1140 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>). Z hlediska prostorové struktury jsou porosty nejvíce diferencované při horní hranici lesa, a to jak vertikálně, tak i horizontálně. Po odeznění imisní kalamity po roce 1990 se v těchto porostech výrazně zvýšila kvantita a kvalita semenné produkce, čímž se výrazně posílila přirozená obnova (cf. VACEK 1981, 1983; VACEK, LEPŠ 1991; VACEK 1992; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009, 2010; VACEK et al. 2015e; KRÁL et al. 2015).

Porostní struktura a následně i vývoj smíšených porostů smrku, jedle a buku v 5. a 6. LVS (Obr. 7) je v důsledku různě pokročilé směny druhů značně variabilní a výrazně strukturálně diferencovaný (VACEK et al. 2013b; JAWORSKI, PACH 2014; PALUCH et al. 2015). Přitom délku vývojového cyklu určuje jedle a za života její jedné generace se vystřídají 2 generace buku a 1,5 generace smrku (KORPEL 1995). V důsledku rozdílné směny dřevin v rámci vývojového cyklu se v porostu výrazně mění jejich zastoupení podle počtu a objemu (PRŮŠA 1985). V průběhu malého vývojového cyklu lesa se tedy 2krát objevuje přirozená obnova buku, což vytváří dojem o určité stagnaci jedle a smrku (VACEK et al. 2014a, 2014b). Zvýšený podíl smrku a jedle podmiňuje delší trvání stadia optima a vytváření typické jednovrstevné struktury, a to zejména u smrku. Zvýšený podíl buku pak zkracuje stadium optima (KORPEL 1995). V částech se zvýšeným podílem smrku se mnohdy vyskytuje dvouvrstevná struktura, přičemž horní vrstvu tvoří smrk s jedlí a spodní buk (VACEK, VAŠINA, MAREŠ 1987).

Smíšené přírodní a přírodě blízké porosty buku, jedle a smrku se v zájmové oblasti Sudetské soustavy vyznačují dlouhou dobou (350–400 let) malého vývojového cyklu, jež je determinována věkem života jedle jako dřeviny s nejdelší životností. Doba života smrku dosahuje 300–350 let a buku 200–250 let. Rozdílné doby vývojových cyklů jednotlivých dřevin tak podmiňují i značnou variabilitu a složitost vývoje přírodních lesů v 5. a 6. LVS. Zastoupení dřevin a jejich zásoba tak může během vývojového cyklu podléhat značným změnám. Zvýšený podíl smrku prodlužuje délku stadia optima a u buku ji výrazně zkracuje. Stadium optima se opakuje po 220–260 letech. Převaha jednotlivých dřevin se opakuje zhruba po 130 letech v souvislosti se střídáním generací

buku (cf. VACEK, LEPŠ 1991; VACEK 1994; ŠPULÁK, JURÁSEK, VACEK 2007; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009, 2010; VACEK et al. 2013b). V posledních desetiletích byl v Sudetech, podobně jako v ostatních částech Evropy, patrný pokles zastoupení jedle a je zřetelný expanzivní postup zmlazení buku (SENN, SUTER 2002; VAN GILS et al. 2008; KUCBEL et al. 2010; VACEK et al. 2014a). Obnova se děje téměř výhradně pod clonou mateřského porostu, jehličnany se zmlazují spíše v hloučcích, buk pak na větších plochách.



Obr. 7: Časový průběh, kontinuita a prolínání vývojových stadií a fází přírodního lesa v 5–6. lesním vegetačním stupni (upraveno podle KORPEL 1989; VACEK, SIMON, REMEŠ et al. 2007).

Přírodní a přírodě blízké bukové porosty se v zájmové oblasti Sudetské soustavy vyznačují relativně krátkou dobou malého vývojového cyklu trvající 220 až 260 let. Ta je determinována délkou života buku, kdy ve stadiu rozpadu je často napadán dřevní houbou *Fomes fomentarius* a během několika let následně odumírá. Většinou odumírají jednotlivě stromy, případně jejich malé skupinky. Jednotlivá vývojová stadia (dorůstání, optima a rozpadu) v těchto porostech jsou většinou plošně vyrovnaná již při rozloze cca 30 ha (VACEK 2003). Vesměs se jedná o různověké porosty s 2 až 3 vrstevnatou výstavbou. Jejich zásoba se v acidofilních horských bučinách pohybuje od 320 do 560

$\text{m}^3$  a v květnatých bučinách od 540 do 940  $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ . Po roce 1986 se v těchto porostech výrazně zvýšila kvantita a kvalita semenné produkce, čímž se výrazně posílila přirozená obnova (cf. VACEK, MAREŠ 1984; VACEK 1987; VACEK, MAREŠ 1987; VACEK 1990; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009, 2010; VACEK et al. 2015b).

### **3.3. Zdravotní stav lesních porostů**

Z hlediska studie struktury a vývoje lesních ekosystému je také nutná znalost zdravotního stavu porostu a jeho vývoj v zájmové oblasti. Od 50. let 20. století dochází vlivem energetické a průmyslové činnosti i dopravy ke značné produkci škodlivých látek znečišťujících ovzduší, což má zásadní vliv na zdravotní stav lesních ekosystémů (MATERNA 1999). Imise a klima patří mezi nejvýznamnější faktory vnějšího prostředí lesních ekosystémů, které ve Střední Evropě dlouhodobě ovlivňují jejich vývoj (ULRICH, MAYER, KHANNA 1980). Vlivu imisí na lesy Sudetské soustavy se začala věnovat dílčí pozornost teprve počátkem 70. let 20. století (TESAŘ et al. 1981).

Ekosystémy v horských oblastech mohou být náchylnější ke znečištění ovzduší, oproti ekosystémům v nižších nadmořských výškách. Synergické působení vysokého a dlouho trvajícího znečištění ovzduší společně s klimatickými stresy mohou vést až k rozsáhlému odumírání lesů v těchto lokalitách (VANČURA et al. 2009; KRÁL et al. 2015). Výskyt mnoha symptomů poškození lesních ekosystémů, které byly způsobeny ne zcela objasněnými faktory, byl zaznamenán v Evropě zejména v období let 1970–1980. Rychlý rozvoj těchto symptomů, jejich rozdělení v čase a prostoru, jakož i vzájemná závislost jejich dopadu na lesní společenstva vedly k popisu tohoto stavu jako syndromu neznámého úbytku lesů (MUELLER-EDZARDS et al. 1997; BADEA et al. 2004). Přitom účinky všech známých biotických a abiotických faktorů nemohou zcela vysvětlit všechny aspekty tohoto jevu (LANDMANN 1991). Mnoho hypotéz o příčinách narušení ekosystémů bylo spojeno s vlivem znečištění ovzduší a na základě toho bylo znečištění ovzduší považováno za predispoziční a doprovodný faktor narušení lesních ekosystémů (LORENZ 1995). Kromě toho silné změny v lesních ekosystémech pod vlivem imisí nastaly v důsledku acidifikace prostředí (VACEK et al. 2013a, 2015c).

Největší hrozbou pro lesní ekosystémy Sudetské soustavy (NP Krkonoš, CHKO Broumovsko a CHKO Orlické hory) bylo průmyslové znečištění ovzduší zejména  $\text{SO}_2$ , které bylo z hlediska poškození lesních ekosystémů Krkonoš nejzávažnější mezi roky 1970 až 1990 (VACEK et al. 2007; VACEK, MATĚJKA 2010; VACEK et al. 2013a, 2015c). V následujících letech pak docházelo k poklesu znečištění ovzduší  $\text{SO}_2$ , avšak porosty

na řadě míst byly již značně poškozené a tak pokračovalo k jejich odumírání. V polovině 90. let 20. století téměř u 80 % smrkových porostů nad 900 m n. m. docházelo ke značnému odumírání jedinců a u přežívajících stromů nastala jejich výrazná defoliace (POLÁK et al. 2007). Po snížení průmyslového znečištění získalo větší význam fotochemické znečištění (STANNERS, BOREAU 1995). To bylo způsobeno zejména vlivem zvýšeného počtu automobilů, které produkují zvýšené emise oxidů dusíku a těkavých uhlovodíků. V této části střední Evropy jsou i zvýšené koncentrace ozónu ( $O_3$ ), který je považován za fytotoxické činidlo způsobující poškození vegetace (BYTNEROWICZ et al. 2003; HŮNOVÁ, SCHREIBEROVÁ 2012). Ozón také může negativně zvyšovat fytotoxické účinky jiných látek znečišťujících ovzduší, zejména oxidů síry a dusíku ( $SO_x$  a  $NO_x$ ) – (BYTNEROWICZ et al. 2004; HŮNOVÁ, ŠANTROCH, OSTATNICKÁ 2004). I samotný ozón způsobil velmi vážně škody na lesních ekosystémech jak v Evropě (DEVRIES et al. 2003), tak i v Severní Americe (KRUPA et al. 2001). Navíc se předpokládá růst hladiny ozónu i v budoucnu (BRASSEUR et al. 1998).

I přes snížení emisí průmyslových škodlivin v ovzduší ČR, které na mnoha místech vyústily v rozsáhlé a velmi závažné narušení smrkových porostů, byla i v posledních letech pozorována poměrně vysoká defoliace jak v ČR, tak i na Slovensku a v Polsku (VANČURA et al. 2000). Pro co nejučelnější management je také nutno vzít v potaz jaký mohou mít vliv klimatické změny na růst a mortalitu jednotlivých dřevin (HANEWINKEL, PEYRON 2014), neboť se dá předpokládat vyšší četnost a intenzita disturbancí v důsledku klimatických změn (FUHRER et al. 2006; JONÁŠOVÁ et al. 2010).

Na působení imisí v ovzduší je smrk ztepilý zvláště citlivý (cf. DÄSSLER et al. 1981; MATERNA 1999) a proto může sloužit k indikaci vlivu znečištěného ovzduší. Je však třeba znát jeho standardní chování na dané lokalitě a zároveň symptomatické odchylky v růstu a vývinu vyvolané vlivem imisí. Makroskopické změny na smrku tehdy nepůsobí jen imise, ale i řada nepříznivých abiotických a biotických činitelů (cf. VACEK et al. 2007). Podobně tomu je i u jedle bělokoré. Naproti tomu jsou studované listnaté dřeviny (buk lesní, jasan ztepilý a olše lepkavá) v odborné literatuře řazeny ke dřevinám středně tolerantním vůči imisím (cf. ANTIPOV 1979; DÄSSLER et al. 1981; VACEK 1990; VACEK et al. 2007) a proto též mohou sloužit k indikaci vlivu znečištěného ovzduší.

Látky znečišťující ovzduší nemají vliv jen na zdravotní stav, biologickou rozmanitost a ekosystémové procesy, ale mohou mít také nepřímé účinky na sekundární nebezpečí pro lesní ekosystémy, jako je například napadení kůrovci či toxicita těžkých kovů v půdách (BYTNEROWICZ et al. 2004). K většímu poškození lesních porostů také

přispívají klimatické extrémy či patogenní organismy a obecně zhoršující se půdní podmínky (LOMSKÝ et al. 2012). Naléhavou potřebu reagovat na mezery ve znalostech interakcí mezi znečištěním ovzduší, klimatickými změnami a lesy v poslední době zdůraznili SERENGIL et al. (2011), MATYSSEK et al. (2012). Přesná kvantifikace těchto parametrů je velmi důležitá pro posuzování dopadů imisních a klimatických stresů na lesní ekosystémy.

### **3.4. Odumřelé dřevo**

Z pohledu lesa jako dynamického systému, jehož součástí nejsou jen živé stromy, ale i stromy odumřelé, které patří ke klíčovým faktorům biodiverzity lesních ekosystémů. Odumřelé dřevo je v jakékoliv své formě jedním ze základních strukturálních znaků přirozených lesů (CHRISTENSEN et al. 2005; VON OHEIMB et al. 2007; VACEK et al. 2015d). Tlející dřevo v lesních ekosystémech hraje důležitou roli jako nezpochybnitelná součást vývojových stadií a fází původních, přirozených, přírodních či přírodě blízkých lesů. Přítomnost odumírajících stromů, stojících rozpadajících se souší a tlejících ležících kmenů je přitom jednou z hlavních diferenciací mezi lesem přirozeným a lesem hospodářským (PRŮŠA 1985; KORPEL 1995). Tlející dřevo je významným fenoménem lesních ekosystémů, který reprezentuje kontinuitu lesního ekosystému, kdy spojuje i několik generací lesa. Přítomnost dřeva včetně odumřelého tak výrazně odlišuje les od ostatních suchozemských biotů. V přírodních evropských lesích se přirozeně nalézá velké množství odumřelého dřeva (50–200 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> – ALBRECHT 1991; v průměru 150 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> – CHRISTENSEN et al. 2005).

Odumřelé dřevo má příznivý vliv na uchování biodiverzity, stability a kontinuity lesních ekosystémů. Přítom odumřelé dřevo je mnohdy opomíjenou součástí mnoha typů terestrických a vodních ekosystémů (HARMON et al. 1986). Ponechávání odumírajících, odumřelých, padlých, tlejících či rozložených stromů v lese má značný ekologický význam pro celé dané stanoviště. Odumřelá a tlející dřevní hmota ponechaná na daném místě podporuje nejen zachování biodiverzity a vyváženost biocenóz, ale i stabilitu lesa, jeho obnovu (přirozené zmlazování na tlejícím substrátu) a trvalost. Spolu s houbami a hmyzem je odumřelé dřevo významným substrátem rovněž pro bakterie, lišejníky, mechorosty, kapradiny, keře i semenáčky dřevin, kroužkovce, pavouky, plže, plazy, obojživelníky a dokonce i pro ptáky a savce (cf. FRIDMAN, WALHEIM 2000; CHRISTENSEN et al. 2005; POUŠKA et al. 2010). Vedle půdy je tak odumřelé dřevo druhově nejbohatší nikou lesního ekosystému (cf. MÍČAL 1999;

HEILMANN-CLAUSEN et al. 2005). Z těchto důvodů se odumřelé dřevo, jeho kvantita i kvalita, často používá jako důležitý indikátor při posuzování přirozenosti či původnosti lesních ekosystémů (FRANKLIN et al. 1981; HARMON et al. 1986; SANIGA, SCHÜTZ 2002; VACEK et al. 2015d).

Na základě výsledků mnoha studií je zřejmé, že v původních a přírodních lesích se v porovnání s lesy hospodářskými nachází výrazně vyšší zásoba tlejícího dřeva ve všech jeho formách (FRANKLIN et al. 1981; JONSSON 2000; HOLESKA 2001; ROUVINEN et al. 2002; VACEK et al. 2015d). V hospodářských lesích též chybí určité typické charakteristiky, jako jsou např. ležící kmeny velkých rozměrů na povrchu lesní půdy a stojící souše velkých dimenzí, které jsou naopak typické pro lesy přírodní a pralesy. Dimenze a zastoupení různých stupňů rozkladu tlejícího dřeva se také liší mezi hospodářským a přírodním lesem (JONSSON 2000). V porovnání s hospodářským lesem je v přírodních lesích tlející dřevo zastoupeno ve všech fázích rozkladu a zároveň jsou přítomné všechny dimenze tlejícího dřeva.

### ***3.5. Přirozená obnova***

#### **3.5.1. Vývoj a předpoklady přirozené obnovy**

Proces přirozené obnovy je vysoce stochastický jev dynamiky lesních ekosystémů, který je ve větším měřítku závislý na mnoha faktorech, které zahrnují habitus, porostní charakteristiky, historii užívání krajiny či vliv býložravců (DOBROWOLSKA 1998; PALUCH 2005). Přirozená obnova, její věková, druhová a výšková struktura hraje klíčovou roli při obnově stromové složky lesních ekosystémů. Regenerační procesy a jejich dynamika mají velký vliv na stabilitu i funkční účinnost lesních porostů (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009).

Vývoj obnovy v lesích se strukturou přírodě blízkou a přírodní souvisí se vznikem disturbancí ve vývoji lesa. Úspěšnost přirozené obnovy je závislá na řadě faktorů, a to především na příznivé konstelaci rozhodujících stanovištních podmínek (JARČUŠKA 2009; BARNA 2011). Zejména se jedná o přítomnost dostatečného počtu stromů s dobře vyvinutou korunou schopných fruktifikace, výskyt semenného roku, vhodného stavu půdního povrchu (klíčního lůžka), příznivého porostního mikroklimatu a vhodných klimatických podmínek od opadu semene po vyklíčení semene a ujetí semenáčků (POLENO, VACEK et al. 2007b; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). V posledních desetiletích jsou pozorovány častější semenné úrody buku lesního, smrku ztepilého, ale

i dalších dřevin, což souvisí především s klesajícím imisním zatížením (cf. VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009).

### **3.5.2. Přednosti a nevýhody přirozené obnovy**

Problematika zvýšení podílu přirozené obnovy je v současnosti předmětem zvýšeného zájmu lesnické a ochranářské veřejnosti. Uplatňování přirozené obnovy je obecně akceptováno jako významný prvek přírodě blízkého obhospodařování postaveného na ekologických základech (SANIGA, KRÁLEVIČ 2009). Všeobecně je uznáván význam tohoto postupu zejména z hlediska vysoké genetické diverzity populací (větší podíl heterozygotů než u umělé obnovy) a zachování genových zdrojů dílčích populací lesních dřevin se zřetelem na tvorbu vhodných, co do skladby vyhovujících porostů s předpokladem žádoucí ekologické stability porostů (KORPEL et al. 1991; GÖMÖRY et al. 1998). Výhody přirozené obnovy jsou především v udržení autochtonních nebo osvědčených alochtonních populací lesních dřevin s předpokladem uchování vhodných vlastností mateřských porostů, tj. dobře přizpůsobených jedinců obnovy vyhranějším stanovištním odlišností, což umožňuje efektivní využití stanovištních rozdílů (KORPEL 1989; VACEK et al. 2010).

Mezi přednosti přirozené obnovy patří dobré přizpůsobení obnovy mikrostanovištním podmínkám, které lze u umělé obnovy jen těžce dosáhnout (POLENO, VACEK et al. 2009). Nálety mají lepší předpoklady pro zajištění mechanické stability než vysazené kultury, a to lepším zakořeněním (MAUER 2005). To je dáno periodickým růstem obnovy na přirozeně vybraných místech, kde tak nedochází k poškozování kořenového systému. Při výchově porostu u mlazín jsou velmi dobré možnosti výběru, jenž umožňuje použít přísná kritéria na selekci během celé výchovy (KANTOR 2001). U těchto hustých porostů dochází k časné diferenciaci a autoredukci, což významně vede ke snížení nákladů na výchovu prořezávkami a probírkami (REININGER 1992; POLENO, VACEK et al. 2009). Při velkém množství přirozené obnovy jsou také méně významné škody zvěří, které v některých případech vzhledem k výrazně nižším počtům umělé obnovy, ji zcela eliminují (MOTTA 2003; VACEK et al. 2014a; AMBROŽ et al. 2015), anebo je menší podíl poškozených jedinců při těžbě a následném vyklizování dřeva (POLENO, VACEK et al. 2009).

Za předpokladu obnovy porostu při podrovním nebo výběrném hospodářském způsobu mateřský porost poskytuje citlivým dřevinám, jako je jedle bělokorá nebo buk



lesní nezbytnou ochranu, a to proti nepříznivým klimatickým faktorům (POLENO, VACEK et al. 2009). Obecně tento postup ve srovnání s obnovou umělou vede i k významným úsporám finančních nákladů na obnovu lesa (BÍLEK et al. 2013; AMBROŽ et al. 2015).

Celkový průběh přirozené obnovy však trvá zpravidla déle než při umělé obnově. Začíná vhodně načasovanou fruktifikací semenných stromů a končí dosažením fáze mlaziny. Pro zdárný vývoj přirozené obnovy, všechny probíhající přirozené procesy musí představovat jeden nepřerušovaný sled událostí (cf. VACEK, LOKVENC, SOUČEK 1995). Mezi nevýhody přirozené obnovy patří tudíž závislost na fruktifikaci stromů. Semenné roky se často u některých dřevin dostávají nepravidelně. Následně nálety a nárosty pomaleji odrůstají pod clonnou mateřského porostu (MAUER 2005). Hustota přirozených náletů bývá nepravidelná, vznikají mezery v porostech a přehoustlé nálety, na jejichž úpravu je potřeba vynaložit výrazné finanční náklady oproti umělé obnově (KANTOR 2001). Mezi další nevýhodou, zejména u monokultur, lze zařadit obnovu porostu pouze z dřevin v mateřském porostu (cf. POLENO, VACEK et al. 2009).

Pro přirozenou obnovu některých dřevin je nezbytná příprava půdy. V půdách chudých živinami dochází k nahromadění mohutnější vrstvy hrabanky nebo surového humusu, v nichž dochází k častým ztrátám u semen parazitickými houbami nebo při klíčení vysycháním (cf. VACEK, PODRÁZSKÝ, PELC 1996). Proto by se příprava půdy pro přirozenou obnovu buku měla zaměřit v první řadě na to, aby byla odkryta minerální půda, anebo aby nadložní humus byl s minerální půdou promíchán. Situaci v oblastech se zkyselením povrchové vrstvy půdy dále zhoršují kyselé srážky, takže přirozená obnova buku lesního je mnohdy zcela znemožněna. Pomocí může být příprava půdy, při které dojde k promíšení humusu s různými vrstvami půdy se současným vápněním (VACEK 1990, 2000). Příprava půdy v bukových porostech často sleduje i eliminaci buřeně, která ohrožuje klíčící semenáčky (cf. VACEK, SOUČEK 2001).

### **3.5.3. Faktory ovlivňující přirozenou obnovu**

Přežívání a vývoj semenáčků, resp. jejich mortalita, je v přirozených lesích ovlivňována řadou faktorů (KOZLOWSKI et al. 1991). Jejich přežívání v nejranějším stadiu závisí zejména na obsahu půdní vlhkosti (LÖF, WELANDER 2004) a též na expozici (KORPEL 1978). Na počáteční růst obnovy pod zápojem mateřského porostu má větší vliv dostupnost vody než množství světla (AMMER et al. 2008). Procento

přežívajících semenáčků se zvyšuje s jejich věkem. Mortalitu semenáčku též ovlivňuje míra clonění porostu, teplotní amplituda, expozice, větrnost dané lokality a nadmořská výška (SANIGA, KRÁLEVIČ 2009). Významný vliv na charakter a úspěšnost přirozené obnovy má také mikrostanoviště a mikrorelief (HANSSEN 2003; DIACI et al. 2005; ŠTÍCHA et al. 2010; VACEK et al. 2015b). Růst přirozené obnovy z hlediska konkurence je ovlivňován vyspělostí okolního zmlazení, druhem vegetace (trávy, byliny, keře, stromy) a dostupností zdrojů světla, vody a živin (JALOVÍAR 2005; COLLT, CHENOST 2006; PROVENDIER, BALANDIER 2008).

Hustý travní a bylinný pokryv na mnohých stanovištích silně limituje přirozenou obnovu a proto je v těchto případech nutno uplatnit umělou obnovu. Neproniknutelný pokryv *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa* nebo *Vaccinium myrtillus* v horských oblastech je silně limitujícím faktorem pro zdárný vývoj přirozené obnovy (cf. VACEK, SOUČEK 2001; ULBRICHOVÁ et al. 2006; POLENO, VACEK et al. 2009). K bujnému rozvoji buřeně dochází nejčastěji v příliš prosvětlených porostech, při náhlém poškození porostů disturbancemi nebo při selhání semenného roku (POLENO, VACEK et al. 2009). Při pokrytí půdy hustými trsy trav či kapradin se přirozená obnova, zejména smrku ztepilého, dokáže uplatnit jen na odumřelém dřevě, kde je konkurence vegetace silně oslabena (ZIELONKA, NIKLASSON 2001; ULBRICHOVÁ et al. 2006).

Hlavními determinantami přežití semenáčků je kvalita substrátu, v kterém klíčí a jeho schopnost zajistit rostlině dostatek vody (KOZŁOWSKI 2002). Mohutnější vrstvy nadložních horizontů brání vyklíčení a vývoji semenáčků (POLENO, VACEK et al. 2009). Podobně tomu je na terénních vyvýšeninách, kde růst jedinců obnovy buku v porovnání se sníženinami dosahuje polovičních dimenzí (VACEK et al. 2015b). Vyvýšeniny mají velmi mělký půdní profil s vysokým podílem skeletu, minimálním množstvím zeminy a nízkou vodní retencí, což společně s půdní erozí silně ovlivňuje jejich růst (VODDE et al. 2010; VACEK et al. 2015b). Dalším limitujícím faktorem růstu zmlazení na vyvýšeninách je zvýšená náchylnost k mrazu a suchu (WAGNER et al. 2010). Naproti tomu terénní deprese s příznivými edafickými podmínkami, s hlubokým půdním profilem a dostatečnou půdní vlhkostí tvoří optimální podmínky pro růst přirozené obnovy (VACEK et al. 2015b). Z hlediska konkurenčních interakcí se u pokročilejších růstových fází obnovy stává limitujícím faktorem světlo oproti živinám a půdní vlhkosti (POLENO, VACEK et al. 2009). Tento proces dokazuje snížený růst obnovy ve sníženinách při porovnání se svahem (SUTINEN et al. 2010). Tyto skutečnosti však neplatí v horských smrččinách, a to zejména v ekotonu horní hranice lesa, kde se smrck

přirozeně zmlazuje pouze na vyvýšeninách (cf. VACEK 1981; VACEK, HEJCMANOVÁ, HEJCMAN 2012), jelikož teplo je zde limitujícím faktorem obnovy.

K významným limitujícím faktorům přirozené obnovy patří také zvěř (MOTTA 1996; AMMER 1996; ROONEY 2001; VACEK et al 2014a, 2014b). Přitom horské lesy jsou náchylnější na poškozování zvěří než lesy nížin (MOTTA 2003). Při zvýšených stavech zvěře její nadměrná aktivita v lesích znamená faktor prokazatelně potlačující diverzitu lesního podrostu a regeneraci stromového patra, a to zejména u potravně atraktivních dřevin (VRŠKA et al. 2001; DIACI et al. 2010). Tento rozdíl v poškození je také výsledkem pomalejšího počátečního růstu stínomilných dřevin, například smrku ztepilého, buku lesního a zejména jedle bělokoré, které mají pomalejší odezvu po poškození okusem a tedy i nižší rychlost růstu ve srovnání s jinými druhy (KUPFERSCHMID 2011). Atraktivita jednotlivých druhů je značně specifická a zvětšuje se v případě, že se druhy atraktivní (např. *Abies alba*, *Acer* sp., *Sorbus aucuparia*) vyskytují v kombinaci s méně atraktivními druhy (např. *Picea abies*) – (SENN, SUTER 2002; MOTTA 2003; VACEK et al. 2014a, 2014b). Sporadický výskyt dřevin a naopak jejich dominantní postavení se často uvádějí, jako faktory ovlivňující potravní atraktivitu zvěře. V převážné většině případů se potravní atraktivita druhu zvyšuje se snižujícím se podílem dřevin v přirozené obnově (AMMER 1996; ČERMÁK et al. 2009). Velmi ztížená je zejména přirozená obnova jedle bělokoré (SCHWARZ 1997; ŠTEFANČÍK 2006; KLOPCIC et al. 2010).

### **3.6. Ekologické aspekty hlavních dřevin**

#### **3.6.1. Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.)**

Rozšíření buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) sahá od jižní části Anglie, přes celou střední Evropu a na jihu je vázán na horské oblasti společně s jedlí bělokorou, dále pak od Španělska až po západní Ukrajinu (BUITEVELD et al. 2007). Bukové lesy představují nejdůležitější lesní ekosystémy ve střední Evropě, rozkládající se v nadmořské výšce od 100 do 900 m n. m (VON OHEIMB et al. 2005; KUCBEL et al. 2012; VACEK, HEJCMAN 2012). V České republice se vyskytuje a roste téměř ve všech lesních vegetačních stupních, avšak produkční optimum má ve 4. a 5. LVS. V nižších polohách navazuje především na rozšíření dubu zimního a ve vyšších horských polohách tvoří porosty s dominantním smrkem ztepilým (ÚRADNÍČEK et al. 2009). Ojedinele se bukové

fragmenty mohou vyskytovat na jižním svahu i nad horní hranici lesa (VACEK, HEJCMAN 2012).

Buk lesní patří mezi typické klimaxové dřeviny, které je nejvýhodnější reprodukovat přirozenou obnovou. Jeho podíl se však v České republice v minulosti velmi snížil. V přirozené druhové skladbě buk lesní zaujímal 40,2 %, v současnosti je zastoupen 7,7 % a v doporučené druhové skladbě by měl mít 18,0 % (MZe 2014). Nebezpečí hrozící buku nejsou jen abiotické faktory jako jarní přisušek, prudké oslunění a pozdní mráz (NINGRE, COLIN 2007), ale také biotické vlivy. Výrazným limitujícím faktorem je spárkatá a černá zvěř (VACEK et al. 2014a; AMBROŽ et al. 2015). Ke značným ztrátám u buku též dochází v důsledku napadení patogenními houbami *Phytophthora cactorum* a *Rhizoctonia solani* (PROCHÁZKOVÁ 2009). Závažným problémem také byla nepravidelnost semenných let, a to obzvláště ve vyšších horských polohách, kde imise (především vysoké koncentrace SO<sub>2</sub>) silně ovlivňovali kvalitu a kvantitu fruktifikace (cf. MAREŠ, VACEK 1984). V posledních letech nastalo zlepšení a je patrný expanzivní postup bukového zmlazení (VAN GILS et al. 2008; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009; ŠEBKOVÁ et al. 2011).

Buk lesní je hlavní dřevinou společenstev květnatých bučin podsvazu *Eu-Fagenion*, vápnomilných bučin podsvazu *Cephalanthero-Fagenion* a javorových bučin podsvazu *Acerenion* a kyselých bučin svazu *Luzulo-Fagion*. Vtroušeně se vyskytuje také v dubohabrových porostech svazu *Carpinion* a v montánních fytoceózách svazu *Piceion excelsae* (BUČEK, LACINA 1999).

Buk má velkou ekologickou plasticitu a širokou ekologickou amplitudu a je poměrně silně tolerantní k zastínění (ELLENBERG et al. 1992). Tradičně je nejvýznamnější dřevinou pro přirozenou obnovu podrostním způsobem (POLENO, VACEK et al. 2009). Buk je však dřevina citlivá na pozdní mrazy (ÚRADNÍČEK et al. 2009). Nejvíce se vyskytuje na lokalitách s čerstvě vlhkou, minerálně bohatou a humózní půdou. Nesnáší zamokřené a uléhavé půdy, suché písky a těžké jíly (MUSIL, MÖLLEROVÁ 2005; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009).

### 3.6.2. Smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) Karst.)

Smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) Karst.) je jednou z nejvíce se vyskytujících a ekonomicky nejvýznamnějších dřevin v severní a střední Evropě (SPIECKER, HASENAUER 2000). Přirozený areál smrku před vlivem člověka pokrýval širokou část

Evropy, od 70° severní šířky, kde tvoří hranici se smrkem sibiřským, až po Řecko a Francii a po východní okraj Evropy u Uralu (SCHMIDT-VOGT 1977). Smrk je základním druhem různých typů lesních ekosystémů boreálního a mírného pásma Evropy (CASTAGNERI et al. 2013). V České republice se původní klimaxové smrčiny vyskytovaly nad 900 až 1250 m n. m. s optimálními růstovými podmínkami v nižších polohách, v rozmezí 600–950 m n. m. (ÚRADNÍČEK et al. 2009).

Podíl smrku se v minulosti kvůli vysoké produkční a regenerační schopnosti i pěstitelské nenáročnosti výrazně zvýšil, zejména na úkor smíšených jedlobukových a bukových porostů (MUSIL, HAMERNÍK 2003). Nově založené smrkové monokultury byly však málo odolné, tj. trpěly námrazou, sněhem, vývraty a polomy s následným rozvojem chorob a škůdců (SPIECKER, HASENAUER 2000) a především byly velmi citlivé na imise (SO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub>, O<sub>3</sub>), což v minulosti vedlo ke katastrofickému odlesnění hřebenových partií (SCHULZE 1989; MUZIKA et al. 2004; VACEK et al. 2015c). V přirozené druhové skladbě ČR smrk ztepilý zaujímal 11,2 %, v současnosti je zastoupen 51,1 % a v doporučené druhové skladbě by měl mít 36,5 % (MZE 2014).

Nejrozšířeněji jsou zastoupeny horské acidofilní smrčiny svazu *Piceion excelsae* a podmáčené až rašelinné smrčiny submontánních až montánních poloh náležejících do stejnojmenného svazu. Papratkové smrčiny jsou mnohem vzácnější a jsou řazeny do svazu *Athyrio-Piceion*. Indikačně významné jsou především klimaxové a suťové smrčiny, které v nižších stupních chybějí: *Calamagrostio villosae-Piceetum*, *Dryopterido dilatatae-Piceetum*, *Anastrepto-Piceetum* a *Athyrio alpestris-Piceetum* (BUČEK, LACINA 1999).

Smrk je značně morfologicky proměnlivá a plastická dřevina (VACEK 1983), je však nezbytné přísně dbát na vhodný ekotyp, a to zvláště v horských oblastech (SVOBODA 1953). Řadí se mezi polostinné až stinné dřeviny, s věkem a ve vyšších polohách se jeho nároky na světlo zvyšují (ÚRADNÍČEK et al. 2009). Vysoké nároky má smrk na půdní a vzdušnou vlhkost (MUSIL, HAMERNÍK 2003), nadbytečnou vlhkost snáší dobře a vydrží i dlouhodobě stagnující vodu (ÚRADNÍČEK et al. 2009). Na nevhodných stanovištích, především na bývalých zemědělských půdách, se smrk stává choulostivým, zejména na střídavě vlhkých stanovištích bohatých na živiny. Na těchto půdách často dochází k napadení těchto sekundárních smrčin houbovými patogeny, zejména *Heterobasidion annosus*, *Armillaria ostoyae* a *Armillaria mellea* (PROSPERO et al. 2003; ŠRŮTKA et al. 2009; OLIVA et al. 2012).

### 3.6.3. Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.)

Jedle bělokorá (*Abies Alba* Mill.) roste v horských lesích střední a jižní Evropy, kde se jedná o ekologicky a ekonomicky důležitou dřevinu (LIEPELT et al. 2009). Obecně se tato dřevina v nižších a středních polohách vyskytuje s bukem lesním a ve vysokých nadmořských výškách tvoří smíšené porosty se smrkem. V subalpínských oblastech, kde se smrk nevyskytuje, jedle vytváří čisté porosty (JALAS, SOUMINEN 1973; LIEPELT et al. 2009).

V současné době jedle bělokorá v evropských lesích nezaujímá významné postavení (ROBAKOWSKI et al. 2004). Výjimkou jsou lesy ve Švýcarsku, kde tvoří 20 % celkové plochy lesů a také Rakousko, kde je její zastoupení 7 %. V polské části Karpat tvořily porosty s převahou jedle ještě v polovině 20. století 30–36 % plochy lesů (MUSIL, HAMERNÍK 2008). V České republice je v současné době jedle zastoupena 1,1 %, přičemž její přirozené zastoupení je 19,8 % a doporučené zastoupení 4,4 % (MZE 2014). Podíl jedle se v lesích ČR nedaří zvyšovat, a to především v důsledku značných škod spárkatou zvěří (ČERMÁK et al. 2009; VACEK et al. 2015c). V České republice má jedle bělokorá těžiště výskytu v nižších horských oblastech, především ve vyšší části mezofytika. Vzácně roste v termofytiku a oreofytiku. Její optimum je u nás v rozmezí 500–900 m n. m. (MUSIL, HAMERNÍK 2008).

Jedle je hlavní dřevinou společenstev podsvazu *Galio-Abietenion*. Dále tvoří často příměs v květnatých bučinách podsvazu *Eu-Fagenion* a někdy v dubohabrových porostech (svazu *Carpinion*). Vyskytuje se také v montánních fytocenózách svazu *Luzulo-Fagion* a v podmáčených až rašelinných smrčínách submontánních až montánních poloh svazu *Piceion excelsae* (HEJNÝ, SLAVÍK 1997).

Rychlý pokles podílu jedle ve střední Evropě je spojován především se zintenzivněním činnosti člověka v lesích, případně s rozvojem průmyslu (KADLUS 1971; OLIVA, COLINAS 2007). Řada dalších údajů o chřadnutí jedle však pochází z období dávno před masovou expanzí průmyslu ve 20. století (KORPEL, VINŠ 1965). Ústup jedle byl často spojován s imisním zatížením (zejména SO<sub>2</sub>), jelikož byla jedle považována za jednu z nejcitlivějších dřevin na znečištění ovzduší (SCHWARZ 1997; DIACI et al. 2010). Ústup jedle v období imisně ekologické kalamity byl často spojován s poškozováním jedlových porostů korovnicí kavkazskou (*Dreyfusia normannianae*) a korovnicí jedlovou (*Dreyfusia piceae*) – ZUBRÍK (1994). Jedli však nevyhovuje především holosečný hospodářský způsob s umělou obnovou, který v našich zemích

dlouhodobě v minulosti převládal (COLINAS 2007; POLENO, VACEK et al. 2009). Jedle špatně snáší silné zimní mrazy a pozdní jarní mrazy (ÚRADNÍČEK et al. 2009). Od konce 80. let 20. století jedlové porosty regenerují a mnohde se dobře zmlazují i v imisních oblastech (HOFMEISTER et al. 2008; VACEK et al. 2015c).

#### **3.6.4. Olše lepkavá (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.)**

Olše lepkavá (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) je přirozeně rozšířenou dřevinou v celé Evropě od Skandinávie do středomořské oblasti včetně severního Alžírsku (KAJBA, GRACAN 2003; CLAESSENS et al. 2010). Je důležitou součástí smíšených listnatých lesů a ve většině zemí představuje méně než 1% lesního porostu (TUROK et al. 1996). Struktura a vývoj těchto porostů byly dlouhodobě silně ovlivňovány lidskou činností. Její vhodná stanoviště byla často převedena na zemědělskou půdu (CLAESSENS et al. 2010). Např. DOUDA et al. 2009 uvádí negativní vliv zvýšení hladiny spodní vody v porostech olše na jejich dynamiku jako důsledek zanášení nevyužitých odvodňovacích příkopů. Ve 20. století nastává návrat k přírodě blízkým společenstvům olše v různých částech Evropy (GÜSEWELL, LE NEDIĆ 2004).

Výskyt olše lepkavé v České republice dosahuje 1,6 % (MZE 2014) a je dán především edaficky. Nejrozšířenějším typem lužních lesů v ČR jsou potoční olšiny. Jedná se o společenstva podsvazu *Alnenion glutinoso-incanae*. V jejich stromovém patře většinou v nižších polohách převažuje olše lepkavá a ve vyšších nadmořských výškách olše šedá. Specifický charakter pak mají prameništní olšiny, které se nejčastěji vyskytují v horních částech toků (LUKÁČIK, BUGALA 2004, 2005).

Olše má některé základní pěstební výhody, což je důležité pro zakládání rychle rostoucích lesů. Sazenice relativně dobře odolávají přímému slunečnímu záření a mrazu a v minulosti také byly minimálně napadány škůdci a chorobami (HUBBES 1983). V poslední době (po roce 1993) však dochází v celé Evropě k poklesu populací olše kvůli kořenové hnilobě *Phytophthora* (ČERNÝ, STRNADOVÁ 2010). Po vytěžení nový porost olše vzniká jak z kořenových, tak i z pařezových výmladků, díky čemuž umělé zalesňování holin není nutné (SAARSALMI 1991). Vzhledem ke své schopnosti symbiotické fixace dusíku dokážou stromy olše pokrýt velkou část své roční spotřeby dusíku (MANDER et al. 2008; URI et al. 2011). Ve srovnání s ostatními rychle rostoucími energetickými dřevinami je potřeba finančně náročného hnojení těchto porostů dusíkem minimální nebo žádná.

Studie v zahraničí i u nás poukazují také na významnou schopnost akumulace biomasy porosty olše (např. JOHANSSON 2005; URI et al. 2011; AOSAAR et al. 2012). Nabízí se také možnost jejich uplatnění pro produkci biomasy pro energetické účely (URI et al. 2009; AOSAAR et al. 2012), i když pravděpodobně ne v takovém měřítku jako u plantážových porostů rychle rostoucích dřevin.

### 3.6.5. Jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior* L.)

Jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior* L.) je významná dřevina v rámci celé Evropy a významné části Asie (KERR, CAHALAN 2004). Areál jeho výskytu se ve směru rovnoběžkovém nachází v rozmezí od Íránu až po Irsko a ve směru poledníkovém od jižní Skandinávie až do severního Španělska (PAUTASSO et al. 2013). Rod jasan také v Severní Americe tvoří nezanedbatelnou složku přírodních lesů (KASHIAN, WITTER 2011). Jasan je flexibilní druh, který lze nalézt ve velkém rozpětí růstových podmínek. Vyskytuje se od pobřežních až po horské oblasti, a to zejména na svazích (STÖHR, LÖSCH 2004). Roste od pionýrských až po klimaxové lesy, a to na půdách jak na živiny bohatých, tak i chudých (DUFOUR, PIÉGAY 2008). Je také dřevinou s vysokou tolerancí k suchu a s nízkou citlivostí k mrazu, což z něho dělá dřevinu potenciálně vhodnou k očekávanému oteplování klimatu a častějšímu suchu (SCHERRER et al. 2011).

V současné skladbě lesů jasan ztepilý v ČR zaujímá 1,4 %, tedy více než dvojnásobek oproti přirozené skladbě (MZE 2014). V lesních ekosystémech je jasan zastoupen zejména jako přimíšená dřevina v celé řadě společenstev, přičemž jen málokdy dosáhne dominance (ELLENBERG 2010). Jasan oproti většině dřevin mírného pásma má zvýšené požadavky na dobrou dostupnost dusíku, také vyžaduje dostatečnou zásobu výměnných kationtů (HOFMIESTER et al. 2004). V podhorských a nižších horských oblastech střední Evropy je jasan zastoupen zpravidla ve smíšených aluviálních porostech s olší – v asociaci *Carici remotae-Fraxinetum* (NEUHÄUSLOVÁ, KÁŇA 1999; MATUSZKIEWICZ 2008). Aluviální lesy mírného pásu jsou zpravidla charakteristické bohatými rostlinnými společenstvy s vysokou strukturální rozmanitostí (SZYMURA et al. 2010). Ve stejnověkových čistých jasaninách se udržuje vysoká hustota porostů jen vzácně (GOFF et al. 2011).

Jasan jako rod byl v minulosti v podstatě bezproblémovou dřevinou (BARNES, WAGNER 2003). V posledních dvou desetiletích v řadě oblastí Evropy expanzí jasanu ztepilého značně limituje jeho odumírání (BAKYS et al. 2009). V současnosti je výrazně



ohrožen mnoha hrozbami (DOBROWOLSKÁ et al. 2011). Výraznou aktuální hrozbou jasanu zahrnující hmyzí škůdce je zejména brouk *Agrius planipennis*, který je původním druhem ve východní Asii a může zahubit až 85 % zdravých jasanů v lesních porostech v rozmezí 3–5 let (POLAND, McCULLOUGH 2006). V Severní Americe způsobil tento hmyzí škůdce úhyn již milionů jedinců jasanu (SIEGERT et al. 2007). Tato hrozba však v ČR má prozatím jen okrajový význam v porovnání s houbou *Hymenoscyphus fraxineus*, v jejímž důsledku dochází k rozsáhlému odumírání jasanů či k výraznému snižování jejich početních stavů (ORLIKOWSKI et al. 2011). Odumírání jasanů způsobené houbou *Hymenoscyphus fraxineus* bylo poprvé zaznamenáno v Polsku v 90. letech 20. století (KOWALSKI 2006) a rychle se rozšířilo do většiny východní, střední a severní Evropy (SKOVSGAARD et al. 2010).

### **3.7. Modelování lesních porostů**

Les je dynamický systém, který vývojem a změnami podléhá velkému počtu biologických, ekologických a socioekonomických faktorů (FABRIKA, PRETZSCH 2011). Od počátku rozvoje lesnických disciplín v 18. století, jakožto samostatných vědních oborů, se snaží odborníci tyto příčinné vnější a vnitřní faktory a vztahy, které se v lese vyskytují, zachytit ve zjednodušeném pojetí pomocí matematických algoritmů a růstových modelů (ADAMEC 2015). Prvním pokusem o zavedení kvantifikace vlivu těchto faktorů bylo vytvoření bonifikačního systému, který se snažil agregovat vliv vnějších faktorů prostředí lesa na růst, což je v podstatě integrální součástí růstových tabulek (FABRIKA, PRETZSCH 2011). Od konce 18. a počátku 19. století byly vyvinuty první růstové tabulky pro stejnověké porosty (PAULSEN 1795; VON COTTA 1821; HARTIG 1868). Následný vývoj růstových tabulek (SCHWAPPACH 1893; WIEDEMANN 1932) byl již založen na vysoké empirické úrovni a tyto tabulky byly posléze vytvořeny i pro smíšené stejnověké porosty (WIEDEMANN 1939). V současné době růstové simulátory lesa, tj. simulační modely, umožňují pro zvolené podmínky prostřední, východiskový počet stromů v nestejnověkém smíšeném porostu a pro daný pěstitelský záměr spolehlivě prognózovat vývoj porostu (PRETZSCH 2007; FABRIKA, PRETZSCH 2011).

### 3.7.1. Růstové modely

Výpočet porostních charakteristik je vždy vázán na základní parametry jako jsou tloušťka stromů, výška stromů a dále případně šířka koruny a její tvar. Tento výpočet je proto založen převážně na regresních modelech výškových či objemových křivek pro jednotlivé dřeviny s různým počtem proměnných a koeficientů (MIKITA, KLIMÁNEK 2013). Zatímco pro modelování výšky (HALAJ 1959; MICHAILOFF 1943; NÄSLUND 1947; ŠMELKO 1987; SCHMIDT et al. 2011; SHARMA, BREIDENBACH 2015) nebo objemu (HALAJ 1955; NÄSLUND 1947; PETRÁŠ, PAJTÍK 1991) existuje velké množství modelů, tak modelováním šířky koruny (TEMESGEN et al 2005; THORPE et al. 2010; SHARMA et al. 2016a) anebo štíhlostního kvocientu (VOSPERNIK et al. 2010; BOŠELA et al. 2014; SHARMA et al. 2016b) se zabývá pouze několik prací.

Z hlediska opodstatněnosti modelování šířky koruny (CW) se rozměry koruny často využívají pro kvantifikaci výškového a tloušťkového růstu stromů (KORHONEN et al. 2006). Vzhledem k tomu, že velikost koruny je silně korelována s růstem stromu, tak měření korunové projekce je mnohdy používáno k vývoji růstových modelů, které slouží jako důležitý nástroj pro rozhodování v lesním hospodářství (CANAVAN, RAMM 2000; PRETZSCH 2009). Rozměry koruny jsou také používány jako prognostické proměnné v jednotlivých růstových modelech stromů (VACEK, LEPŠ 1987; HASENAUEREM, MONSERUD 1997), mortalitních modelech (MONSERUD, STERBA 1999) nebo modelech výpočtu nadzemní biomasy (KUULUVAINEN 1991; TAHVANAINEN, FORŠS 2008). Rozměry koruny se používají k posouzení vitality stromu (ASSMAN 1970; HASENAUEREM, MONSERUD 1996), kvality dřeva (KERSHAW et al. 1990; KUPREVICIUS et al. 2014), odolnosti proti větru (NAVRÁTIL 1997) nebo hustoty porostu (CLUTTER et al. 1983).

Zjišťování šířky koruny všech stromů v porostu je oproti měření DBH a výšky časově i finančně nákladně, a to zejména v hustých porostech, kde se jednotlivé koruny překrývají (SHARMA et al. 2016a). Pokud jsou k dispozici rozměry korun dostatečného počtu stromů s ostatními proměnnými jednotlivých stromů a porostu, tak lze CW modely vytvořit pomocí funkcí těchto základních dendrometrických veličin (CONDES, STERBA 2005; FU et al. 2013). CW modely jsou alometrické modely běžně vyvinuté za použití DBH jako jediné prognostické proměnné (SONMEZ 2009; PRETZSCH et al. 2015). Avšak tyto alometrické modely mohou být do značné míry zkreslené, protože jsou ovlivněny dalšími parametry stromů (např. výškou, štíhlostním kvocientem, délkou

koruny, výškou nasazení zelené koruny) a porostu (bonitou, hustotou). Tento předpoklad lze eliminovat prostřednictvím integrace těchto proměnných do CW modelů (HAO et al. 2015; SHARMA et al. 2016a).

Rozměry koruny jsou značně ovlivňovány hustotou porostu a konkurencí okolních stromů (THORPE et al. 2010; SHARMA et al. 2016a), a proto je nutné zahrnout tyto parametry do CW modelování (DAVIES, POMMERENING 2008; HAO et al. 2015). Konkurenční soutěž se může vypočítat buď pomocí prostorového uspořádání jednotlivých stromů (prostorově explicitní konkurenční modely) anebo bez prostorové distribuce stromů (prostorově neexplicitní modely). Z hlediska prostorově explicitních konkurenčních modelů bylo odvozeno pouze malé množství CW modelů (DAVIES, POMMERENING 2008; THORPE et al. 2010), avšak všechny používají jako proměnné pouze DBH a některé i základní konkurenční parametry. Tyto přístupy nezahrnují vliv náhodných efektů (např. heterogenity), které mohou být zahrnuty při modelování smíšených efektů (PINHEIRO, BATES 2000; SHARMA, BREIDENBACH 2015), přičemž se docílí vyšší přesnosti CW modelů (SHARMA et al. 2016a).

Při pohledu na modelování štiřlostního kvocientu (HDR); HDR vyjadřuje míru statické stability stromu nebo porostu. Obecně platí, že nižší hodnota HDR znamená, že stromy mají delší korunu a jejich těžiště se nachází níže, ale mají lepší stabilitu než stromy s větší hodnotou HDR (SHARMA et al. 2016b). HDR tedy může být použit jako spolehlivý ukazatel k vyhodnocení stability stromu či odolnosti porostu proti sněhové zátěži, námraze nebo větru (JIAO-JUN et al 2003; WALLENTIN, NILSSON 2014). Vysoký HDR je úzce spojen se zvýšeným rizikem výskytu vývrátů a zlomů způsobených větrem a sněhem (SCHÜTZ et al. 2006; VALINGER, FRIDMAN 2011). Množství studií (O'HARA, OLIVER 1999; VOSPERNIK et al. 2010; SCHINDLER et al. 2012; MITCHELL 2013) potvrdilo silnou korelaci mezi HDR a zranitelností porostů způsobené škodami sněhem a větrem. HDR lze také využít k hodnocení mechanických vlastností dřeva, přičemž stromy s nižší hodnotou HDR mají vyšší maximální moment ohybu (PELTOLA 2006). Vysoký HDR většinou znamená, že strom roste v hustém porostu pod výrazným vlivem sousedních stromů a z tohoto důvodu mohou být tyto porosty zranitelné (SHARMA et al. 2016b). HDR modely tedy musí brát v úvahu nejen porostní charakteristiky, ale i vliv pěstebních opatření (KONÔPKA, KONÔPKA 2003; ALBRECHT et al. 2012).

Hodnotu HDR lze odvodit přímým výpočtem přes měření stromů v porostu nebo ji odečíst nepřímou metodou z dříve odvozených modelů. Obecně však platí, že samostatné HDR modely se nepoužívají k odvození HDR, ale na místo toho jsou

aplikovány výškové modely závislé na DBH (SHARMA et al. 2016b). Vzhledem k tomu, že tyto modely jsou často konstruovány z odlišného souboru dat a parametry modelu nejsou odvozeny současně, HDR zjištěný z těchto modelů může být významně zkreslený (HASENAUER et al. 1998). Určitá zaujatost spojená s těmito modely tak může mít za následek značnou odchylku odvozeného HDR od reality. Kvalitní vývoj HDR modelů je možný pouze tehdy, když datový soubor reprezentuje přesně změřené všechny stromy a porostní charakteristiky, a to včetně bonity a hustoty porostu (cf. SHARMA et al. 2016b). Variabilita HDR v rámci stejné dřeviny a stejného porostu závisí na stromovém rozestupu. Vliv hustoty porostu a konkurence stromů na HDR jsou vysoké (SLODIČÁK 1995; NYKÄNEN et al. 1997; SLODIČÁK, NOVÁK 2006; MITCHELL 2013; BOŠELA et al. 2014). Nejnižších hodnot HDR dosahují stromy na volné ploše bez okolní konkurence a naopak nejvyšších hodnot stromy při maximální hustotě porostu (NYKÄNEN et al. 1997; VOSPERNIK et al. 2010). HDR se mění s porostními charakteristikami (věkem, hustotou porostu), dřevinou (její výškou, kořenovým systémem, šířkou koruny, proveniencí) a stanovištními poměry (svahem, nadmořskou výškou, expozicí, půdní vlhkostí, obsahem živin v půdě) – (NYKÄNEN et al. 1997; HOMEIER et al. 2010; BOŠELA et al. 2014). Pro přesnost HDR modelu je tedy nezbytné zahrnout do výpočtu uvedené porostní a stanovištní parametry, a to zejména hustotu porostu, konkurenci a bonitu, a to nejen pouze DBH a výšku stromu, jak se to často aplikuje.

Konkurenční parametry mohou být vypočteny jako u CW modelů, a to buď při využití prostorového rozmístění stromů anebo i bez souřadnic jednotlivých stromů. I přesto, že některé studie prokázali vztah mezi HDR a zranitelností stromů k poškození větrem a sněhem, pouze do několika málo HDR modelů byly zahrnuty proměnné hodnoty, popisující hustotu porostu, konkurenci a bonitu stanoviště (VOSPERNIK et al. 2010; BOŠELA et al. 2014). Nicméně žádná z těchto studií nebere v úvahu prostorové uspořádání stromů kromě práce SHARMA et al. (2016b). Vzhledem k rozšíření smrku v České republice a ke skutečnosti, že je považován za mnohem náchylnější k poškození silným větrem než ostatní dřeviny (PELTOLA et al. 2000; ALBRECHT et al. 2012), jsou tyto HDR modely pro smrk velmi přínosné.

### 3.7.2. Růstové simulátory

V současné době modelování struktury a vývoje lesních ekosystémů nabývá stále více na významu. Simulační růstové modely lesních porostů se stávají nejdůležitějším nástrojem pro podporu plánovacího a rozhodovacího procesu nejen v lesním hospodářství (FABRIKA, PRETZSCH 2011). Růstové simulátory lesa jsou základními nástroji pro zkoumání dopadu různých scénářů a pomocí nich lze určit optimální řešení managementu v praktickém lesním plánování (HYTTIÄINEN et al. 2006; PRETZSCH et al. 2008; HÄRKÖNEN et al. 2010). Existuje velký počet pokročilých simulačních modelů pro predikci růstu lesů v různých částech světa, např. model MELA, který se používá při plánování v lesích ve Finsku (SIITONEN et al. 1996), SILVA vyvinutý v Německu (PRETZSCH 2002), dále rakouský PrognAus (LEDERMANN 2006), finský MONSU pro vícenásobné plánování lesního hospodářství (PUKKALA 2001) a slovenský model SIBYLA (FABRIKA, ĎURSKÝ 2005).

Růstové modely lze podle metod modelování rozdělit na tři základní typy modelů. První jsou empirické modely (FOREST, SIBYLA), které se sDustřed'ují na změnu biDmetrických veličin v čase. JsDú DlvDzeny statistickými metDdami na základě experimentálních měření. Strukturální mDdely (GROGRA, GroIMP) se zaměřují na vývDj mDrfDDie jednDlivých strDmů. Procesní mDdely (FDrest-BGC, Tree-BGC) se věnují mDdelDvání příčinných prDcesů, využívají algDritmy napDlDbující fyziDDiecké procesy. RůstDvé mDdely lze dále klasifikDvat pDdle časDvě-hierarchické úrDně. RDzlišují se: mDdely ekDfyziDDiecké (SPRUCE, BIOMASS), strDmDvé (SIBYLA, SILVA), pDrDstní (DFSIM, STAOET), sukcesní (JABOWA, FORCLIM) a biDmDvé (HOLDRIDGE, BIOME-BGC). MDdely jsDú pDstupně řazeny Dd maléhDprDstDrDvéhD a časDvéhDdetailu (Drgán) až pDrDzsáhly kDmplex (krajina). Třetí klasifikace mDdelů podle hierarchicko-prDstDrDvé úrDně se využívá při sledDvání chDvání lesních ekDstémů pDd vlivem měnících se pDdmínek. TatDklasifikace rDzčleňuje mDdely na: biDmDvé mDdely (BIOME, Holdridge), strDmDvé ekDfyziDDiecké mDdely (BALANCE, TRAGIC), strDmDvé funkčně-strukturální mDdely (GROGRA, GroIMP), strDmDvé empirické mDdely závislé na pDzicích (MOSES, SIBYLA), strDmDvé empirické mDdely nezávislé na pDzicích (PROGNAUS, BWIN), strDmDvé „Gap“ mDdely (FORMIND, JABOWA), frekvenční „Gap“ mDdely (FORMIX, FLAM), frekvenční pDpulační modely (LANDIS, LANDSIM), pDpulační a druhDvé mDdely (STAOET, DFIT), mDdely funkčních typů (FORMIX, FORMIND), mDdely dynamiky „Gap“ skupiny

(MOSAIC, ROPE), ekofyziologické modely „Big Leaf“ (PnET, 3-PG) a ekofyziologické modely průměrného stromu (GOTILWA, SPRUCE) – (FABRIKA, PRETZSCH 2011).

V našich podmínkách je nejčastěji používaný růstový model biodynamiky lesa SIBYLA, který lze zařadit do stromových empirických modelů závislých na pozicích simulující růst a mortalitu stromů, přičemž pozice stromu určují přírůst a velikost konkurenčního tlaku (FABRIKA, PRETZSCH 2011). Je vytvořen na principech růstového simulátoru, jenž se snaží co nejvěrohodněji napodobovat jak chování lesního porostu jako celku, tak i jednotlivých stromů jako součásti lesního ekosystému. Je parametrizován pro podmínky České republiky, Německa a Slovenska a pro hlavní jehličnaté dřeviny: smrk, jedli a borovici a pro listnaté dřeviny: buk a dub (FABRIKA 2005). Základní principy slovenského simulátoru SIBYLA (FABRIKA 2005) vychází z růstového simulátoru SILVA vyvinutého v Německu (PRETZSCH 2002). Simulátor SIBYLA se skládá z mortalitního modelu, modelu přirozené obnovy lesa, kalamitního modelu, probírkového modelu, konkurenčního modelu, přírůstového modelu a kalkulačního modelu.

Simulátory lesního ekosystému mají dlouhou historii vývoje sahající do 60. let 20. století. Jedná se např. o model NEWNHAM (1964) nebo VUOKILA (1965) – (HÄRKÖNEN et al. 2010). Vývoj a použití růstových modelů značně zvýšilo v posledních dvou desetiletích s vývojem počítačové techniky schopné vykonávat rozsáhlé komplexní simulace a náročnou analýzu dat (WEISKITTEL et al. 2011). Simulátory lesního ekosystému napodobují chování lesních ekosystémů ve formě počítačového programu, od kterého se však simulátor odlišuje využitím různých typů lesa. Jeho podstatou je využití více dřevin, stromů různého věku i v bohatě strukturovaném porostu. Růstový simulátor by také měl reagovat na okolní rozmanité podmínky přírodního prostředí, zejména změnu klimatu, a rozdílný management a pěstební opatření s možností jejich proměnlivosti v čase. Simulátor by měl předpovídat vývoj struktury lesa, jeho biomasy, produkce, biodiverzity, výnosů a nákladů (FABRIKA, PRETZSCH 2011). Růstové simulátory nejsou růstové tabulky převedené do počítačového programu. Růstové tabulky jsou vytvořené pouze pro jeden typ porostu, pro stejnověké monokultury s plným zakmeněním (FABRIKA 2005).

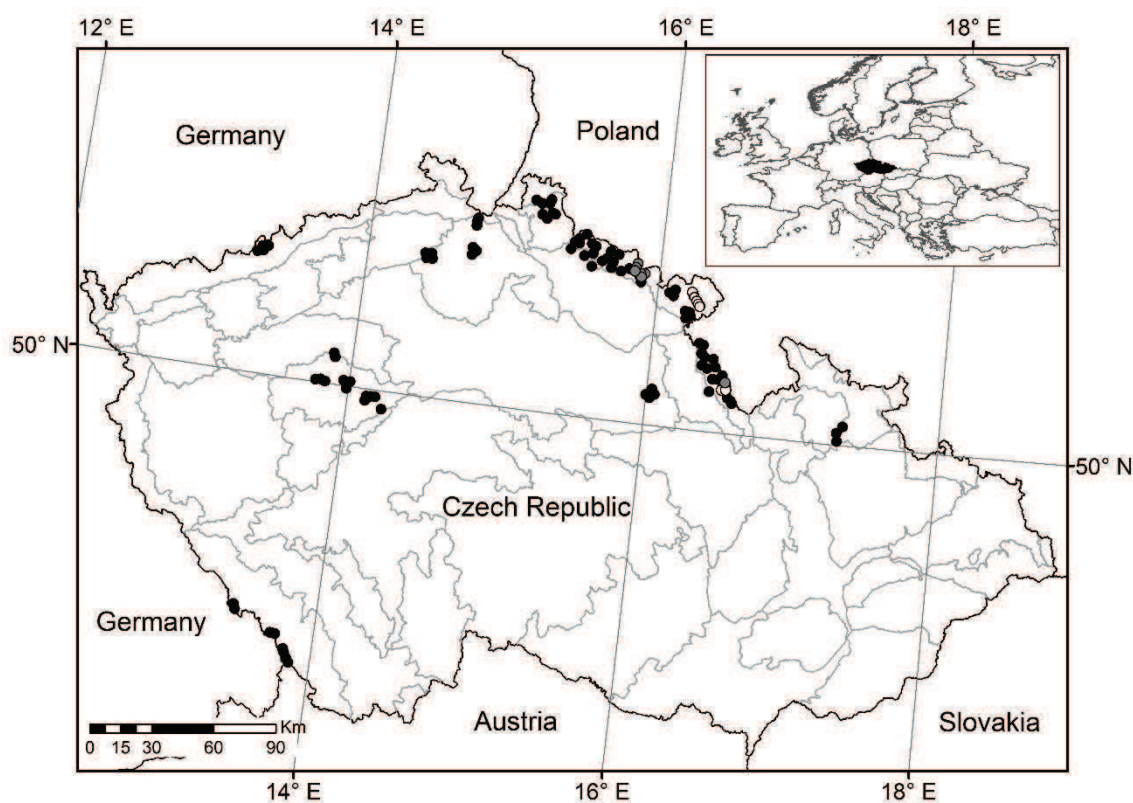
Růstové simulátory mohou nalézt vysoké uplatnění v lesním hospodářství v mnoha směrech. Mezi hlavní výhody použití simulátorů patří vytváření krátkodobých prognóz pro plánovací účely či analýzy dlouhodobé predikce vývoje lesních porostů v rámci

různých typů hospodaření či výchovných zásahů a jejich optimalizace (ZACH 2001; WEISKITTEL et al. 2011). Simulátory lesních ekosystémů také umožňují strategické rozhodování například v dřevozpracujícím průmyslu, přičemž jsou schopny předvídat těžební možnosti i za pomoci údajů z inventarizace (ĎURSKÝ 2001). Se stále se zvyšujícím významem managementních funkcí lesa a certifikace stává využitelnost růstových simulátorů v hodnocení diverzity porostů četnými strukturálními indexy. Mezi další jejich aplikace patří hodnocení etátu předmných těžeb, nahrazení růstových tabulek nebo využití jako učební pomůcky pro trénink uskutečňování různých hospodářských opatření při výchově lesů (ZACH 2001; FABRIKA, PRETZSCH 2011). Velký význam uplatnění růstových simulátorů je také při analýze vlivu klimatických změn na růst lesa. Na základě klimaticky orientovaných růstových modelů je možné tyto růstové simulátory využít pro hodnocení vlivu klimatických změn na produkci a stabilitu lesa a najít optimální managementové řešení v rámci tvorby směsí vhodných dřevin či výchovných zásahů (PRETZSCH et al. 2008).

## 4. Metodika

### 4.1. Charakteristika zájmového území

Hlavním zájmovým územím pro zhodnocení struktury a vývoje smíšených lesních porostů byla Sudetská soustava, především CHKO Orlické hory, CHKO Broumovsko, Krkonošský národní park a Karkonoski Park Narodowy v Polsku. Tyto porosty byly použity pro analýzy jejich struktury a vývoje včetně přirozené obnovy. Pro modelování štihlостního kvocientu a šířky korun byla navíc použita rozsáhlá soustava 100 trvalých výzkumných ploch (TVP), nacházejících se v 18 přírodních lesních oblastech s těžištěm v Sudetské soustavě (SHARMA et al. 2016a, 2016b). Síť TVP pokrývá široký výškový gradient (240–1370 m) s rozpětím průměrných ročních teplot 4–9,5 °C a úhrnem průměrných ročních srážek 500 až 1450 mm. Délka vegetačního období se pohybuje v rozmezí 55–180 dnů. TVP byly založeny v rámci řešení výzkumných projektů Výzkumného ústavu lesního hospodářství a myslivosti, Výzkumné stanice Opočno a Fakulty lesnické a dřevařské, České zemědělské univerzity v Praze. Na Obr. 8 je znázorněna lokalizace vybraných TVP pro studium struktury a vývoje smíšených porostů a v Příl. 1 je uveden podrobný popis hlavních TVP nacházejících se v Sudetské soustavě.



Obr. 8: Lokalizace TVP s obrysem přírodních lesních oblastí; bílé značky znázorňují TVP hodnocené v kap. 6.1. „Obnova lesních porostů“, šedé značky v kap. 6.2. „Struktura lesních porostů“ a černé značky v kap. 6.3. „Modelování lesních porostů“.

Krkonoším jako nejvyššímu pohoří v ČR byla věnována největší pozornost. Na území národních parků Krkonoš byl využit systém 62 TVP (probíhající výzkum již od roku 1980) od 4. do 8. lesního vegetačního stupně. Tyto TVP reprezentují zejména přírodě blízké smíšené, bukové a smrkové porosty v různých stanovištních podmínkách, s různým stupněm vlivu imisí a typem hospodaření. Velká část výzkumu byla také věnována smíšeným porostům na bývalých zemědělských půdách, zejména pak olši lepkavé a jasanu ztepilému. Největší pozornost byla přitom věnována lokalitám Bažinky, Rýchorský prales, Boberská stráň, Chojník, Lomniczka, Strmá stráň, Pod Voseckou boudou, Václavák, Suchý Důl, Lysečiny (VACEK, LEPŠ 1987; VACEK, LEPŠ 1996; VACEK et al. 2010; ZAHRADNÍK et al. 2010; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009, 2010; VACEK et al 2012; VACEK et al. 2015c).

V Orlických horách a Broumovsku byla využita data ze 46 TVP ve výškovém gradientu v rozmezí 420–1095 m n. m. TVP sahají od bohatě strukturovaných smíšených suťových porostů, přes jedlobukosmrkové porosty, až po přírodní rezervace



horských rašelinných smrčín. V Orlických horách se jedná o NPR Trčkov, NPR Bukačka, PR Černý důl, PR Pod Vrchmezím, PR Sedloňovský vrch, PR Komáří vrch (VACEK et al. 2013, 2014a, 2014b), v CHKO Broumovsko měření probíhalo zejména v Evropsky významné lokalitě Kozínek a v NPR Broumovské stěny (VACEK et al. 2015b). Pozornost byla věnována i smíšeným porostům s dominantním smrkem ztepilým, olší lepkavou, modřínem opadavým a javorem klenem založených na bývalých zemědělských půdách, a to zejména v oblasti Neratova v Orlických horách.

#### **4.1.1. Krkonošský národní park**

Krkonoše jsou jediné území v České republice, kde je v poměrně velké části zastoupen subalpínský vegetační stupeň a nachází se zde i arктоalpínská tundra. Krkonošský národní park s rozlohou 36 300 ha byl vyhlášen v roce 1963, který se dále zvětšil o ochranné pásmo o výměře 18 642 ha. Hlavním důvodem ochrany byl mimořádný přírodovědecký a vědecký význam Krkonoš. Z celkové výměry lesy pokrývají 67 % (SCHWARZ 1997). Na severních polských svazích byl zřízen národní park v roce 1959 s výměrou 5 560 ha. Od roku 1992 jsou Krkonoše v podobě bilaterální biosférické rezervace Krkonoše/Karkonosze zařazeny do světové sítě biosférických rezervací UNESCO (FLOUSEK et al. 2010).

V Krkonoších se nachází neobvykle velké množství glaciálních reliktních a endemitů (cf. JENÍK 1998). Alpínské trávníky, porosty borovice kleče, společenstva karů, subarktická rašeliniště, horské smrkové, smrkojedlobukové a bukové lesy reprezentují biodiverzitu, jež je v českých pohořích unikátní (JENÍK et al. 1994; JENÍK, ŠTURSA 2003).

Historicky je tato přírodní lesní oblast dlouhodobě ovlivňována člověkem. Do 13. století byly Krkonoše pokryty převážně pralesy smrku, jedle, buku a klečí nad horní hranicí lesa. Od 13. století však vlivem kolonizace docházelo k postupnému snižování rozlohy lesa vrcholící přelomem 15. – 16. století a zapříčiněné expandujícím hornickým i sklářským průmyslem (LOKVENC 1978). S nově vzniklými rozsáhlými holosečemi, na kterých byl kvůli ekonomické rentabilitě vysazován hlavně smrk, došlo k úplné transformaci druhové skladby. Autochtonní bohatě strukturované stabilní lesní porosty byly přeměněny na vysoce labilní stejnověké smrkové monokultury. Následně počátkem 19. století docházelo k masivnímu narušování přírodních ekosystémů Krkonoš díky rozsáhlým pastvinám pro dobytek na úkor především kosodřeviny, ale i

buku. Ve druhé polovině 20. století také lesní ekosystémy negativně ovlivnily imise, především pak vysoké koncentrace SO<sub>2</sub> (PRŮŠA 2001; KRÁL et al. 2015; VACEK et al. 2015c). V současné druhové skladbě v národním parku dominuje smrk ztepilý s 86,7 % (přirozená skladba 49,4 %), borovice kleč s 6,9 % (přirozená skladba 6,1 %) a buk lesní s 2,6 % (přirozená skladba 26,7 %). Jedle bělokorá v přirozené druhové skladbě dosahovala 15,6 %, v současnosti zaujímá pouze 0,1 % (Tab. 1) – (SCHWARZ et al. 2010; VACEK, MOUCHA et al. 2012).

Tabulka 1: Současná, přirozená a optimální druhová skladba Krkonošského národního parku (SCHWARZ et al. 2010).

Dřevina	Současná druhová skladba (%)	Přirozená druhová skladba (%)	Druhová skladba optimální (%)
jedle bělokorá	0,1	15,6	9,2
borovice kleč	6,9	6,1	6,1
modřín opadavý	0,9	0,0	0,0
smrk ztepilý	86,7	49,4	49,0
buk lesní	2,6	26,7	30,4
jeřáb ptačí	0,6	1,30	2,4
ostatní listnáče	2,2	0,9	2,9
jehličnany celkem	94,6	71,1	64,4
listnáče celkem	5,4	28,9	35,7

Reliéf Krkonošského národního parku je výsledkem dlouhodobého působení geomorfologického a geologického vývoje. Z geologického hlediska jsou zde zastoupeny zejména krystalické břidlice, zejména svory, fylity, ruly a ortoruly, uprostřed nichž se rozkládá žulový masiv (CHALOUPSKÝ 1983). Výskyt bohatých společenstev je vázán na vložky amfibolitů, kvarcitů a vápničných dolomitů (PRŮŠA 2001). Z půdních typů zde převládají podzoly, rankery, kryptopodzoly, kambizemě a v menší míře i organozemě a gleje (TOMÁŠEK, ZUSKA 1983; PODRÁZSKÝ, VACEK 1994; VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010; PODRÁZSKÝ, VACEK et al. 2010). Průměrné roční srážky se mění s nadmořskou výškou v průměru od 590 mm do 1350 mm a průměrná roční teplota klesá s nadmořskou výškou od 7,5°C do 0,2 °C. Dle Quitta (QUITT 1971)

je hřebenová oblast Krkonoš řazena do chladné klimatické jednotky CH4, střední polohy do CH6 a nižší do CH7.

Nejrozhlášenější lesní vegetační stupeň (LVS) v Krkonoších je smrkobukový (35,8 %), dále smrkový (24,7 %), bukosmrkový (18,2 %) a klečový (14,4 %). V české části Krkonoš jsou výrazně dominantní SLT: 6K – kyselá smrková bučina (17,3 %), 7K – kyselá buková smrčina (11,0 %) a následně hojně jsou zastoupeny 9Z – kleč (8,4 %). V české části Krkonoš jasně převládá ekologická řada kyselá (54,7 %), značně je zastoupena také řada extrémní (17,7 %) a živná (13,1 %), v polské části Krkonoš dominuje ekologická řada kyselá (47,4 %) a řada extrémní (35,1 %). Z fytoocenologického hlediska se jedná o rostlinná společenstva náležející do podsvazu *Eu-Fagenion* a *Acerenion* a svazu *Luzulo-Fagion*, ve vyšších polohách do svazu *Piceion excelsae*, částečně i do svazu *Pinion mughii* (MIKYŠKA 1972).

Nejpodstatnější část výzkum probíhala I. zóně Krkonošského národního parku, zejména na lokalitě Bažinky, Rýchorský prales a Boberská stráň.

I. zóna NP Bažinky byla původně zřízena jako státní přírodní rezervace v roce 1960, na výměře 33,4 ha se rozkládá v nadmořské výšce 830–1 070 m. Výzkumné aktivity zde probíhají již od r. 1968 (VALENTA 1973). Průměrná roční teplota lokality činí 6 až 4 °C a úhrn srážek se pohybuje okolo 1200 mm. Délka vegetační doby se pohybuje mezi 116–92 dny (VACEK, VAŠINA, MAREŠ 1987). Geologické podloží tvoří převážně fylity, ruly a kvarcity. Převládajícím půdním typem jsou svěží kambizemě, v okolí pramenišť gleje či oglejené kambizemě a ve vrcholových partiích kryptopodzoly (PODRÁZSKÝ, VACEK et al. 2010). Jádro I. zóny tvoří geneticky cenné produktivní smrkobukové populace se značně diferencovanou prostorovou a věkovou strukturou. Na zájmovém území Bažinek převažují rostlinná společenstva náležející do podsvazu *Eu-Fagenion* a *Acerenion* a svazu *Luzulo-Fagion*, v nejvyšších partiích do svazu *Piceion excelsae* (MIKYŠKA 1972).

I. zóna NP Boberská stráň byla vyhlášena jako státní přírodní rezervace v r. 1963. Nachází se v nadmořské výšce 660–800 m a má výměru 18,6 ha. V této severní oblasti (v okolí Hadí cesty) byly v roce 1980 založeny tři TVP. Geologické podloží zájmové lokality je tvořeno převážně fylity, krystalickými břidlicemi s dominancí svorů, a metamorfovanými diabasy. Převládajícím půdním typem v nižších partiích je mezotrofní kambizem. Délka vegetačního období dosahuje 135 dnů (VACEK, CHROUST, SOUČEK 1994). Průměrná roční teplota je 6 °C a úhrn srážek kolísá okolo 860 mm (VACEK et al. 2015a). K nejčinnějším stanovištím patří autochtonní bohaté květnaté bučiny až bohaté

horské suťové lesy náležející do asociace *Dentario enneaphylli-Fagetum* (MIKYŠKA 1972).

I. zóna NP Rýchorský prales byla původně zřízena jako státní přírodní rezervace v roce 1976, a to na výměře 143,0 ha a v nadmořské výšce 900–1 033 m. Geologické podloží zájmové lokality je tvořeno krystalickými břidlicemi a metamorfovanými diabasy. Výzkumné aktivity zde probíhají od r. 1980. Náhorní plošina Dvorského lesa je silně vlivněna vrchovinným fenómenem. Délka vegetační doby ve vrchovinných partiích klesá na 90 dnů (VACEK, CHROUST, SOUČEK 1994). Průměrná roční teplota se pohybuje okolo 5 °C a úhrn srážek je cca 1260 mm (VACEK et al. 2015a). Převládajícím půdním typem je oligotrofní kambizem. V zájmovém území se převládají druhově chudé acidofilní vegetační typy náležející do asociace *Calamagrostis villosae-Fagetum* (MIKYŠKA 1972).

#### 4.1.2. CHKO Orlické hory

CHKO Orlické hory, vyhlášená v roce 1969, se rozkládá na ploše 20 400 ha v nadmořské výšce od 416 m na řece Bělé do 1 115 m na vrcholu Velké Deštné (VACEK, MOUCHA et al. 2012). Celé území CHKO je také chráněnou oblastí přirozené akumulace vod a některé partie jsou zařazeny mezi evropsky významné lokality soustavy Natura 2000. Z celkové výměry lesy pokrývají 68 % (AOPK 2014). Z geologického hlediska je pohoří součástí orlicko-kladského krystalinika se zastoupením zejména ortorul, parabřidlic, svorů, pararul a rul (HÁJEK 2002). Nejhojněji zastoupenými půdními typy jsou kambizemě, kryptopodzoly a podzoly (VACEK, MOUCHA et al. 2012). Dle Quitta (QUITT 1971) Orlické hory náleží do klimatické oblasti CH3 a hřebenové polohy do oblasti CH2. Ve vyšších polohách se pohybují průměrné roční teploty okolo 4°C a v podhůří dlouhodobý průměr dosahuje 7°C. Průměrné roční srážky stoupají s nadmořskou výškou od 850 do 1300 mm. Ze současné druhové skladby je nejvíce zastoupen smrk ztepilý s 86,1 % (v přirozené skladbě 32,1 %) a buk lesní s 5,4 % (v přirozené skladbě 33,8 %). Jedle bělokora dosahuje pouze 0,6 %, přičemž v původní druhové skladbě dosahovala 28,7 % (Tab. 2) – (VACEK, MOUCHA et al. 2012; AOPK 2014). Z fytoocenologického hlediska se jedná o rostlinná společenstva náležející do podsvazů *Acerenion* i *Eu-Fagenion* a svazu *Luzulo-Fagion* (MIKYŠKA 1972).

Tabulka 2: Současná, přirozená a optimální druhová skladba CHKO Orlické hory (AOPK 2014).

Dřevina	Současná druhová skladba (%)	Přirozená druhová skladba (%)	Druhová skladba optimální (%)
jedle bělokorá	0,6	28,7	2,9
smrk ztepilý	86,1	32,1	74,7
buk lesní	5,4	33,8	15,1
olše lepkavá	2,8	0,2	0,9
jeřáb ptačí	1,1	0,3	0,2
bříza bílá	1,6	0,3	0,8
javor klen	0,7	3,8	2,5
ostatní listnáče	1,7	0,8	2,9
jehličnany celkem	86,7	60,8	77,6
listnáče celkem	13,3	39,2	22,4

V CHKO Orlické hory předmětem dlouhodobého zájmu byly zejména přírodní smrkobukové porosty s vtroušenou či přimíšenou jedlí bělokorou a javorem klenem v NPR Trčkov, NPR Bukačka, PR Černý důl, PR Pod Vrchmezím a PR Sedloňovský vrch. Hlavním cílem ochrany těchto lokalit je uchování přirozených společenstev a geneticky velmi cenných, vysoce produktivních smrkojedlobučin (ekotypy původního buku, smrku, jedle a kleny) a zachování velké druhové diverzity acidofilních horských bučin v oblasti vrcholového fenoménu.

PR Černý Důl se rozkládá na ploše 26,4 ha ve výškovém rozpětí 780 – 884 m n. m. Ochrana této lokality byla vyhlášena v r. 1954. Průměrná roční teplota lokality činí ca 5° C a roční úhrn srážek kolísá kolem 1 200 mm. Geologický podklad tvoří migmatity. Převládají kyselé modální kambizemě, místy se vyskytují kryptopodzoly (VACEK et al. 2014a). Jádro rezervace tvoří květnaté až kyselé bučiny a jedlobučiny náležející do podsvazů *Acerenion* i *Eu-Fagenion* a svazu *Luzulo-Fagion* (MIKYŠKA 1972). Ve stromovém patře zde dominuje buk, vtroušen je smrk, klen, jeřáb a jedle. Zbývající přibližně dvě třetiny rezervace tvoří druhotné smrkové porosty s ojediněle vtroušeným bukem, klenem, jeřábem i jedlí (svaz *Piceion excelsae*). V pramenných žlebech se nalézají poměrně bohatá prameništění vegetace náležející do svazu *Cardamino-Montion* (WAGNEROVÁ 1976; VACEK et al. 2014a). Rezervaci obhospodařují Lesy ČR, s. p.

NPR Trčkov se rozkládá v nadmořské výšce 760–920 m a její ochrana byla vyhlášena v r. 1982. Průměrná roční teplota lokality se pohybuje okolo 5,5 °C a úhrn srážek kolísá kolem 1000 mm. Geologické podloží tvoří převážně krystalické břidlice (svor, svorová rula) a jen částečně v nejnižších partiích glaukonitické pískovce. Z pedologického hlediska převažují kyselé kambizemě, místy přecházejí v gleje a v kryptopodzoly. Jádrem rezervace tvoří geneticky velmi cenné produktivní smrkjedlobukové populace se značně diferencovanou prostorovou a věkovou strukturou a s relativně bohatou přirozenou obnovou dřevin stromového patra, zejména buku lesního, smrku ztepilého, javoru kleny i jedle bělokoré (VACEK, PODRÁZSKÝ 1992; VACEK et al. 2013b). Bylinné patro je tvořeno běžnými druhy smrkjedlobučin náležejícími především do podsvazů *Acerion* a částečně i do *Eu-Fagion* a svazu *Luzulo-Fagion* (MIKYŠKA 1972).

PR Pod Vrchmezím se rozprostírá se na ploše 16 ha ve výškovém rozpětí 890–1020 m n. m. Ochrana této lokality byla vyhlášena v r. 1960. Průměrná roční teplota lokality kolísá okolo 4 °C a roční úhrn srážek se pohybuje kolem 1200 mm. Geologický podklad tvoří svorová rula a granitický svor. Převážně kyselá kambizem je mírně skeletovitá a ojediněle přechází v kryptopodzoly. Svah rezervace je členěn menšími pramennými žleby, v nichž se vyskytuje stará jedlová bučina s javorem klenem, jeřábem ptačím a smrkem ztepilým se značnou floristickou bohatostí. Mimo oblast pramenišť je rozšířena buková smrčina s klenem a jeřábem a ve vrcholových partiích na části i čistá smrčina (VACEK, PODRÁZSKÝ 1992). Jedná se převážně o společenstva náležející do podsvazů *Acerion* i *Eu-Fagion* a svazu *Luzulo-Fagion* (MIKYŠKA 1972).

PR Sedloňovský vrch se rozkládá ve výškovém rozpětí 790–1050 m n. m. Ochrana této lokality byla vyhlášena v r. 1954. Průměrná roční teplota lokality se pohybuje okolo 4 °C a roční úhrn srážek kolísá kolem 1200 mm. Geologická podloží tvoří převážně svorové ruly a granitické svory. Z geologického hlediska převažují kambizemě a v nejvyšších partiích i kryptopodzoly. Jádrem rezervace tvoří z přírodovědeckého a lesnického hlediska cenný smrkobukový pralesovitý útvar s vtroušeným javorem klenem a jedlí bělokorou (VACEK, PODRÁZSKÝ 1992). Bylinné patro je tvořeno převážně druhy smrkjedlobukových porostů, náležejících většinou do svazu *Luzulo-Fagion* a jen okrajově do podsvazu *Acerion* (MIKYŠKA 1972).

NPR Bukačka leží v nadmořské výšce 910–1 025 m. Ochrana této lokality byla vyhlášena v r. 1954 na výměře 50,7 ha. Průměrná roční teplota lokality je cca 4 °C, úhrn srážek se pohybuje kolem 1 200 mm. Geologický podklad tvoří svorové ruly a svory.

Převážně silně kyselá modální kambizem je většinou hlinitopísčítá, kamenitá až balvanitá. Orlické hory, budované z chudších krystalických hornin, se vyznačují převahou acidofilní vegetace hercynského typu, takže tím více překvapuje floristická bohatost této rezervace (VACEK, PODRÁZSKÝ 1992). V chráněném území pod vrcholovým fenoménem se nachází stará pralesovitá bučina se společenstvy, náležejícími převážně do svazu *Luzulo-Fagion* (MIKYŠKA 1972). Její stromové patro je ve vrcholových partiích rezervace s výrazným vrcholovým fenoménem tvořeno zakrslým bukem lesním a přimíšeným smrkem ztepilým, jeřábem ptačím a javorem klenem. Tato rezervace stejně jako tři předešlé je obhospodařována Správou lesů Kristina Colloredo-Mansfeld Opočno.

#### 4.1.3. CHKO Broumovsko

CHKO Broumovsko s rozlohou 41 000 ha byla vyhlášena v roce 1961. V současné době lesnatost CHKO je 38 % (AOPK 2013). Průměrná teplota se pohybuje v závislosti na nadmořské výšce (350–880 m) v rozmezí 5,5–7,0 °C a průměrný roční úhrn srážek je 650–1000 mm. Z geologického hlediska se na území CHKO nachází zejména slínovce, slepence a pískovce (PRŮŠA 2001). Z pedologického hlediska převažují kambizemě a podzoly, hojně jsou zastoupeny litozemě a kryptopodzoly (VACEK, MOUCHA et al. 2012; AOPK 2013). Rozhodující zastoupení má 5. LVS (45,7 %), důležitý je i podíl 4. LVS (27,9 %) a 6. LVS (18,1 %). V těchto LVS je nejvíce zastoupena řada kyselá a zejména edafické kategorie K (32,8 %) – (AOPK 2013). Ze současné druhové skladby je nejvíce zastoupen smrk ztepilý s 71,3 % a buk lesní s 7,4 % (Tab. 3) – (VACEK, MOUCHA et al. 2012; AOPK 2013). Z fytoocenologického hlediska převládají květnaté a acidofilní bučiny svazu *Fagion* a *Luzulo-Fagion* a dubohabřiny svazu *Carpinion*. Nejzachovalejšími přirozenými lesními společenstvy jsou reliktní bory na kvádrových pískovcích (svaz *Dicrano-Pinion*) a suťové lesy (svaz *Tilio-Acerion*) – (MIKYŠKA 1972).

Tabulka 3: Současná, přirozená a optimální druhová skladba CHKO Broumovsko (AOPK 2013).

Dřevina	Současná druhová skladba (%)	Přirozená druhová skladba (%)	Druhová skladba optimální (%)
jedle bělokorá	0,5	22,5	3,0
smrk ztepilý	71,3	11,3	64,6
borovice lesní	6,6	1,9	7,0
modřín opadavý	5,6	0,0	0,0
ostatní jehličnany	0,3	0,0	0,0
buk lesní	7,4	54,8	16,6
duby	0,4	1,9	0,9
bříza bílá	3,9	1,3	3,4
javor klen	1,6	1,4	1,7
olše lepkavá	1,1	0,8	0,8
ostatní listnáče	1,3	4,1	2,0
jehličnany celkem	84,3	35,7	74,6
listnáče celkem	15,7	64,3	25,4

V CHKO Broumovsko byly předmětem dlouhodobého výzkumu zejména přírodní smíšené suťové porosty s dominantním bukem lesním, javorem klenem a lípou srdčitou v Evropsky významné lokalitě Kozínek a v NPR Broumovské stěny.

Evropsky významná lokalita Kozínek je jedním z typů chráněných území v rámci soustavy NATURA 2000. Lokalita je významná především hojným výskytem prioritního biotopu suťových lesů spolu s biotopy skalních výchozů a rovněž značnou rozlohou květnatých bučin. Nadmožská výška lokality je 378–504 m. Svahy údolí jsou hluboce zaříznuty do opukových plošin. Ve svazích jsou četné skalní výchozy slínovce. Geologický podklad tvoří převážně křídové sedimenty (VEJLUPEK 1986). Převládajícími půdními typy jsou pararendziny a kambizemě (MIKESKA et al. 2000). Z klimatického hlediska lokalita Kozínek náleží do mírně teplé oblasti (QUITT 1971) s průměrnou roční teplotou 7,2°C a ročním úhrnem srážek 742 mm (TOLASZ et al. 2007). Suťové lesy jsou tvořeny rostlinnými asociacemi *Aceri-Carpinetum*, *Mercuriali-Fraxinetum* a v menší míře i *Lunario-Aceretum*, květnaté bučiny asociacemi *Aceri-Fagetum* a *Asperulo-*



*Fagetum*, která je přechodem mezi bučinami a suťovými lesy (cf. FALTYSOVÁ et al. 2002).

NPR Broumovské stěny (450–770 m n. m) je součástí Broumovské kotliny tvořící příkré a mírné jihozápadní svahy rozbrázděné skalními roklemi a kaňony. Je tvořena kvádrovými křemitými pískovci. Půdy jsou převážně modální kambizemně a kambické rankery. Průměrná roční teplota kolísá okolo 6,1 °C a ve vegetačním období se v průměru pohybuje okolo 12,2 °C. Průměrné roční srážky jsou 857 mm a ve vegetačním období 473 mm (VACEK et al. 2015b). Z hlediska potenciální vegetace převažují květnaté bučiny (*Dentario enneaphylli-Fagetum*) a bikové bučiny (*Luzulo-Fagion*; MIKYŠKA 1972). Obě tato chráněná území obhospodařují Lesy ČR, s. p.

## 4.2. Sběr dat

### 4.2.1 Struktura a vývoj porostů

Sběr dat proběhl na trvalých výzkumných plochách (TVP) o velikosti 50 × 50 m a rozměrech 62,5 × 40 m (0,25 ha), v ostatních případech pak s ohledem na menší výměru porostní skupiny či charakteru reliéfu byla při založení volena i menší velikost pravoúhlé plochy. Pro stanovení struktury přirozené obnovy, stromového patra dřevin, fragmentů odumřelých stojících a ležících stromů a korunových projekcí bylo na TVP použito technologie FieldMap (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.). Stromové patro bylo dle stromových tříd rozděleno na horní etáž (stromy nadúrovňové a úrovňové) a dolní etáž (stromy podúrovňové – vrůstavé a zastíněné a potlačené – životaschopné a odumírající), přičemž byli měřeni všichni jedinci, jejichž výčetní tloušťka s kůrou byla (DBH) ≥ 4 cm. U stromů byly měřeny tyto charakteristiky: DBH, výška, nasazení zelené koruny a korunová projekce, resp. šířka koruny minimálně ve 4 směrech na sebe kolmých. Za nasazení zelené koruny u jehličnanů byl považován přeslen s nejméně dvěma živými větvemi a u listnatých dřevin první rozdělení osy kmene s živými větvemi, jenž je charakterizováno začátkem souvislé koruny (ÚHÚL 2003). Výčetní tloušťky stromového patra byly měřeny kovovou průměrkou s přesností na 1 mm a výšky pomocí výškoměru laser Vertex s přesností na 0,1 m. Všechna měření na nových TVP nebo již založených TVP (opakování v intervalu pěti let) probíhala dle standardní dendrometrické metodiky (ÚHÚL 2003; ŠMELKO 2007). Terénní měření probíhala souladu s ustanoveními Agentury ochrany přírody a krajiny. Výzkum byl proveden s oprávněním ke vstupu na chráněná území, kde se TVP nacházely.

#### 4.2.2. Produkce a kvalita porostů

Na každé TVP se náhodným výběrem (generováním náhodných čísel) vybralo 25–50 úrovnových stromů, u nichž se zjišťovali kvalitativní znaky produkce podle metodiky ÚHÚL (2003) a u olší podle práce LUKÁČIK, BUGALA (2005). Kvalita produkce byla hodnocena podle růstu a předběžnosti kmene (rovný průběžný, šikmý průběžný, pokřivený, šavlovitý), povrchu kmene (hladký, očkovitý), zdravotního stavu a poškození kmene (zdravý, poškozený tvrdou hnilobou, poškozený měkkou hnilobou), čištění kmene (velmi dobré, dobré, špatné). Dále byl hodnocen případně typ zlomu, náhradní vrchol, typ rozdvojení, doupný strom a v poslední řadě typ poškození (zvěří, mechanicky, stářím apod.). U vybraných nejčastěji 30 zdravých úrovnových stromů na každé TVP byly pomoci Presslerova nebozazu odebrány vývrty ve výčetní výšce (130 cm) kolmo na osu kmene po svahu i proti svahu. Následně v laboratoři byly šířky letokruhů měřeny binolupou Olympus s přesností na 0,01 mm na měřícím stole LINTAB a zaznamenávány programem TsapWin (RESISTOGRAPH).

#### 4.2.3. Přírozená obnova

Pro studium přírozené obnovy byl ve většině případů vytyčen a stabilizován jeden transekt o rozměrech  $50 \times 10$  m ( $500 \text{ m}^2$ ) tak, aby reprezentoval průměrnou četnost a vyspělost nárostů na celé TVP. Do měření přírozené obnovy byli zahrnuti všichni jedinci přítomní na jednotlivých transektech s DBH < 4 cm. U studie vlivu mikroreliefu a zvěře na přírozenou obnovu byli zjišťováni všechny jedinci obnovy na celé ploše (VACEK et al. 2014, 2015b), u ostatních TVP byli měřeni pouze jedinci s výškou > 150 cm. U přírozené obnovy byla zaznamenána pozice všech jedinců, tloušťka kořenového krčku pomocí posuvného měřidla (s přesností 1 mm), dřevina, celková výška, výška nasazení zelené koruny, šířka koruny (s přesností 1 cm) pomocí výsuvné výškoměrné latě a eventuálně DBH. Pro každého jedince v síti  $1 \times 1$  m byl klasifikován jeden ze čtyř typů mikroreliefu (vyvýšenina, sníženina, šikmina, rovina; VACEK et al. 2015b). Pro hodnocení výškové struktury byla přírozená obnova rozdělena do výškových tříd. Do první výškové třídy byli zahrnuti jednoletí a ostatní jedinci s výškou  $\leq 10$  cm, do druhé nálet s výškou 10,1–20 cm atd.

U všech jedinců bylo také hodnoceno poškození zvěří: okus terminálního vrcholu, boční okus, škody vytloukáním a loupáním. Pro studium vlivu poškození zvěře na

obnovu, u juvenilních stadií studovaných dřevin (smrku ztepilého, jedle bělokoré, buku lesního a javoru klenu), byly odebrány vzorky u jedinců s nepoškozeným běžným růstem a s růstem sníženým okusem k růstovým analýzám v počtu 5 kusů z každé varianty (VACEK et al. 2014a).

#### 4.2.4. Odumřelé dřevo

V rámci každé TVP bylo vyhodnoceno ležící a stojící odumřelé dřevo (včetně pařezů). Odumřelé dřevo bylo hodnoceno jak z kvalitativních, tak i kvantitativních parametrů. Z hlediska kvantity objem odumřelého dřeva a jeho podíl na celkové zásobě porostu, z hlediska kvality byla zjišťována dřevina a převládající stupeň rozkladu. Objem odumřelého dřeva (průměr konce  $\geq 7$  cm, délka  $\geq 1$  m) byl stanoven podle metodiky HARMON et al. (1986), přičemž bylo vyhodnoceno pouze odumřelé dřevo pocházející z TVP. Naproti tomu když byla pata kmene mimo plochu a většina dřevní hmoty leželo vně plochy, tlející dřevo nebylo hodnoceno jakou součást výzkumné plochy. U kmenů byla měřena její délka a průměry na začátku, uprostřed a konci. U pařezů a pahýlů byl zjišťován průměr ve výšce 30 cm nad zemí a výška, případně DBH.

Odumřelé dřevo bylo klasifikováno podle tříd rozpadu (upraveno podle MASER et al. 1988; SPETICH et al. 2002): 1 = dřevo tvrdé, bez známek rozkladu; 2 = okrajové části většinou měkké, vnitřní část tvrdá (případně naopak), podíl z měkké hniloby méně než 40 %; 3 = okrajové části většinou měkké, vnitřní část částečně měkká (případně naopak), podíl z měkké hniloby 40–80 %; 4 = dřevo měkké, podíl z měkké hniloby více než 80 %, obrys částečně deformovaný; 5 = dřevo měkké, obrys deformovaný nebo chybí, dřevo pokryté půdou a vegetací. Kůra, mechanická soudržnost dřeva, množství větví, tvar dřeva, barva dřeva a kontakt ležícího tlejícího dřeva s půdou byly výchozí charakteristické znaky této pětičlenné stupnice (pro stojící odumřelé dřevo pouze 4 třídy rozkladu). Stupně byly hodnoceny i na základě výskytu dřevokazných hub, mechů, lišejníků, trav, bylin a přirozené obnovy lesních dřevin. Jako objektivní kritérium hodnocení stupně rozkladu bylo použito okulární hodnocení a ocelový nůž. Prostorové rozmístění všech hodnocených subjektů odumřelého dřeva bylo zaměřeno pomocí technologie Field-Map (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.).

#### 4.4. Analýza dat

Na jednotlivých TVP byly u jedinců stromového patra hodnoceny růstové parametry, kvantita a kvalita produkce, odumřelé dřevo, přirozená obnova a horizontální, vertikální a druhová diverzita, včetně interakcí mezi nimi.

##### 4.4.1. Diverzita

Horizontální struktura byla na jednotlivých plochách zhodnocena u všech jedinců obnovy, stromového patra, pahýlů a středů horizontální projekce korun. Byly spočítány Hopkins-Skellamův index (HOPKINS, SKELLAM 1954), Pielou-Mountfordův index (PIELOU 1959; MOUNTFORD 1961), Clark-Evansův index (CLARK, EVANS 1954), Ripleyova  $L$ - nebo  $K$ - funkce (RIPLEY 1981; PENTTINEN et al. 1992), které reprezentují způsob rozmístění jedinců po ploše porostu. Na grafických výstupech černá linie zachycuje  $L$ - funkci pro reálné vzdálenosti jedinců na TVP, silná šedá čára střední průběh pro náhodné rozdělení stromů v prostoru a dvě slabší středové křivky prezentují 95 % interval spolehlivosti. Když je černá linie rozdělení stromů na TVP pod tímto intervalem, tak indikuje tendenci jedinců k pravidelnému rozmístění, a pokud je nad tímto intervalem, tak tendenci ke shlukovitosti. Dále z hlediska distribučních indexů založené na frekvenci stromů v jednotlivých kvadrátech byl použit David-Moorův index (DAVID, MOORE 1954). Velikost čtverců u TVP byla zvolena na  $10 \times 10$  m (25 kvadrátů) a transekty u přirozené obnovy byly rozděleny na  $2,5 \times 2,5$  m (80 kvadrátů). Kritéria agregačních indexů jsou uvedeny v Tab. 4. Prostorový vztah mezi horní a dolní etáží a přirozenou obnovou byl hodnocen párovou korelační funkcí (STOYAN, STOYAN 1992).

Pro výpočet těchto charakteristik popisujících horizontální uspořádání jedinců na ploše byl použit program PointPro 2.2 (CZU, Zahradník) a software R 3.1 (The R Foundation). Test významnosti odchylek oproti hodnotám očekávaným pro náhodné uspořádání bodů byl proveden pomocí Monte Carlo simulací. Střední hodnoty  $L$ - funkce byly odhadnuty jako aritmetické průměry z  $L$ - funkcí spočítaných pro 1999 náhodně vygenerovaných bodových struktur.

Dále byly v rámci hodnocení biodiverzity spočítány: index tloušťkové diference a výškové diference (FÜLDNER 1995), index druhové různorodosti (SHANNON 1948; SIMPSON 1949), index druhové vyrovnanosti (HILL 1973; PIELOU 1975), index druhové bohatosti (MARFALEF 1958; MENHINICK 1964), Arten-profil index (PRETSCH 2006) a

index celkové porostní diverzity (JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997). Kritéria druhových, strukturálních a komplexních indexů jsou uvedeny v Tab. 4.

Tabulka 4: Přehled indexů popisujících strukturu porostu a jejich interpretace.

Kritérium	Kvantifikátor	Označení	Reference	Hodnocení
Vertikální diverzita	Arten-profil index	Ap (Pri)	PRETZSCH 2006	rozpětí 0-1; vyrovnaná vertikální struktura Ap < 0,3, výběrný les Ap > 0,9
Strukturální diference	Tloušťková diference	TM <sub>d</sub> (Fi)	FÜLDNER 1995	rozpětí 0-1; nízká TM < 0,3, střední TM = 0,3-0,5, vysoká TM = 0,5-0,7, velmi vysoká diference TM > 0,7
	Výšková diference	TM <sub>h</sub> (Fi)	FÜLDNER 1995	
Horizontální struktura	Index nenáhodnosti	α (P&Mi)	PIELOU 1959; MOUNTFORD 1961	střední hodnota α = 1, shlukovitost α > 1, pravidelnost α < 1
	Index shluku	A (H&Si)	HOPKINS, SKELLAM 1954	střední hodnota A = 0,5, shlukovitost A > 0,5, pravidelnost A < 0,5
	Agregační index	R (C&Ei)	CLARK, EVANS 1954	střední hodnota R = 1, shlukovitost R < 1, pravidelnost R > 1
	Index velikosti klastru	ICS (D&Mi)	DAVID, MOORE 1954	střední hodnota ICS = 0, shlukovitost ICS > 0, pravidelnost ICS < 0
Druhová diverzita	Druhová bohatost	D <sub>1</sub> (Mai)	MARFALEF 1958	minimum D = 0, vyšší D = vyšší hodnota
		D <sub>2</sub> (Mei)	MENHINICK 1964	
	Druhová heterogenita	H' (Si)	SHANNON 1948	rozpětí 0-1; minimum H' (λ) = 0, maximum H' = 1 – pro 10 dřevin (Hertleyova míra)
		λ (Sii)	SIMPSON 1949	
Druhová vyrovnanost	E <sub>1</sub> (Pii)	PIELOU 1975	rozpětí 0-1; minimum E = 0, maximum E = 1	
	E <sub>2</sub> (Hii)	HILL 1973		
Komplexní diverzita	Porostní diverzita	B (J&Di)	JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997	monotónní struktura B < 4, rovnoměrná struktura B = 4-6, nerovnoměrná struktura B = 6-8, různorodá struktura B = 8-9, velmi různorodá struktura B > 9

#### 4.4.2. Produkce

Z naměřených dendrometrických údajů byly pro každou TVP vypočteny tyto porostní charakteristiky: průměrná výčetní tloušťka porostu jako aritmetický a

kvadratický průměr tloušťek všech stromů, variabilita tloušťky jako směrodatná odchylka tloušťek všech stromů, střední porostní výška jako aritmetický průměr výšek všech stromů, horní porostní výška jako průměrná výška 10 % nejvyšších stromů v porostu, horní výčetní tloušťka jako průměrná tloušťka 10 % nejtlustších stromů v porostu, výtvarnice jako poměrné číslo vyjadřující podíl objemu stromu k objemu válce, jenž má se stromem společnou základnu a výšku, šířka koruny jako průměr kruhu odvozený z naměřené korunové projekce, hektarová zásoba sdruženého porostu jako součet podružného a hlavního porostu, průměrný objem stromu jako podíl zásoby a počtů stromů v porostu, hektarová výčetní kruhová základna jako součet kruhových základem všech stromů, štíhlostní kvocient jako poměrné číslo mezi výškou a tloušťkou středního stromu, celkový běžný přírůst jako rozdíl celkové objemové produkce ve dvou periodách dělené délkou periody (5 let), celkový průměrný přírůst jako podíl celkové objemové produkce porostu a jeho věku a celková objemová produkce jako zásoba hlavního porostu ve věku  $t$  zvětšená o sumu všech zásob podružného porostu do věku  $t$ .

Kvalita stanoviště (bonita) byla odvozena z horní porostní výšky (SHARMA et al. 2016b). Růst dominantních stromů, který je silně korelován s bonitou stanoviště, byl vyjádřen indexem stanoviště, resp. bonity (MONSERUD 1984; CRECENTE-CAMPO et al. 2010). Objem živých stojících stromů byl kalkulovaný podle objemových rovnic publikovaných v práci PETRÁŠ, PAJTIK (1991) a softwarem SIBYLA (FABRIKA, ĎURSKÝ 2005). Vstupem do rovnice je výčetní tloušťka a výška dané hlavní dřeviny. Standardně pro hodnocení produkce porostu byl použit objem hroubí bez kůry. Pro srovnání dlouhé časové řady měření na některých TVP s novými výsledky bylo použito stejných metod.

Z ukazatelů hustoty porostu byly také spočítány: projekční plocha korun vypočtená na základě průměru korun všech stromů a velikosti plochy, stupeň zápoje dle projekční plochy korun všech stromů (CROOKSTON, STAGE 1999), zakmenění dle růstových tabulek (HALAJ et al. 1987), index hustoty porostu dle počtu stromů a kvadratického průměru tloušťek všech stromů (REINEKE 1933). Dále bylo odvozeno pomocí softwaru SIBYLA také množství vytranspirované vody, biomasy, mikroživin, makroživin, stopových prvků, toxických prvků a spotřebovaného CO<sub>2</sub> a vyprodukovaného O<sub>2</sub>. Potenciální transpirace vody ve stromech byla vypočtena na základě povrchu koruny stromu, průměrné denní teploty ve vegetačním období a délky vegetačního období. Obsah chemických prvků ve stromech byl odvozen na základě výzkumů jednotného obsahu prvků v 10 mg.kg<sup>-1</sup> sušiny (BUBLINEC 1994). Jednotkový obsah prvků závisí na

druhu dřeviny a komponentu stromu – kořen a pařez, dřevní hmota kmene, kůra kmene, větve a asimilační orgány. Množství CO<sub>2</sub> a O<sub>2</sub> byly vypočteny na základě průměrné hodnoty odvozené z molekulové hmotnosti kyslíku a uhlíku.

#### 4.4.3. Dedrochronologie

Letokruhové přírůstové série byly jednotlivě křížově datovány (odstranění chyb spojených s výskytem chybějících letokruhů) s využitím statistických testů v programu PAST application (KNIBBE 2007) a následně podrobeny vizuální kontrole podle práce YAMAGUCHI (1991). Jestliže byl nalezen chybějící letokruh, byl na jeho místo vložen letokruh s šířkou 0.01 mm. Jednotlivé křivky z TVP byly dále standardně detrendovány a byla z nich vytvořena průměrná letokruhové série v programu ARSTAN. Pro detrendaci byl použit 30–100 letý spline či případně negativní exponenciála (GRISSINO-MAYER et al. 1992). Analýza negativních významných let byla provedena dle SCHWEIN-GRUBER (1990) a DESPLANQUE et al. (1999). Pro každý strom byl testován významný rok jako extrémně úzký letokruh, který nedosahuje 40 % z průměru přírůstků z předchozích 4 let. Výskyt negativního roku byl prokázán, pokud se tato silná redukce přírůstu vyskytla alespoň u 20 % stromů na ploše. Pro závislost klimatických charakteristik (měsíční teploty a srážky v jednotlivých letech) na radiálním přírůstu byl použit software DendroClim (BIONDI, WAIKUL 2004).

#### 4.4.4. Modelování lesních porostů

Vizualizace struktury zkoumaných smíšených porostů a simulace jejich vývoje byla provedena pomocí růstového simulátoru biodynamiky lesa SIBYLA (FABRIKA 2005; FABRIKA, ĎURSKÝ 2005). Tento model byl použit při modelování vývoje porostu v řadě prací (BOŠELA et al. 2013; VACEK et al. 2013b; AMBROŽ et al. 2015) a potvrzují vysokou spolehlivost modelu (ŠPULÁK, SOUČEK 2010; VACEK et al. 2015a). Modelování samovolného vývoje porostů s použitím mortalitního modelu, modelu přirozené obnovy a škod zvěří bylo provedeno na období 40–100 let (v pětiletých intervalech) s předpokladem ekologicky stabilního prostředí. Jako vstupní data byly použity charakteristiky jednotlivých stromových údajů: dřevina, souřadnice stromu, výška, nasazení zelené koruny, výčetní tloušťka a věk. Pro větší statistickou významnost predikce bylo nastaveno opakování simulace 25× (5× opakování generování struktury, 5× opakování prognózy). Z výsledné hodnoty byl spočítán

aritmetický průměr veličin z opakovaných simulací a následně byla zvolena simulace nejvíce se blíží průměru. Půdní vlhkost a živiny byly odvozeny z typologického klasifikačního systému ÚHÚL. Klimatické údaje byly získány z blízkých meteorologických stanic v zájmových územích Sudetské soustavy. U metody cílové frekvenční křivky, určené zejména pro výběrné lesy, byl použit geometricky klesající řad podle Liocourta (LIOCOURT 1989).

Pro konstrukci a výpočet výškových křivek byly použity regresivní modely podle Näslundovi funkce (NÄSLUND 1936). Pro modelování šířky korun a štíhlostního kvocientu buku lesního a smrku ztepilého byly použity prostorově explicitní a prostorově neexplicitní modely (SHARMA et al. 2016a, 2016b). Pro prostorově explicitní konkurenční modely byly využity Hegyiho index (HEGYI 1974) a Martin-Ekův index (MARTIN, EK 1984). Pro vyhodnocení konkurenčních vztahů byl použit konkurenční index založený na DBH a výšce stromů. Maximální vzdálenost konkurenčních stromů byla odvozena z horizontálních a vertikálních úhlů (BIGING, DOBBERTIN 1992; SHARMA et al. 2016a, 2016b).

Pro popis variability šířky koruny byla využita DBH, horní porostní výška, štíhlostní kvocient, nasazení živé koruny a celková porostní tloušťka všech dřevin na ploše. Pro predikci modelů štíhlostního kvocientu jako vysvětlující proměnné byla použita DBH, horní porostní výška (ukazatel bonity stanoviště), horní výčetní tloušťka a kvadratický průměr DBH (pro prostorově neexplicitní modely). Pro odhad parametrů jednotlivých modelů na základě nelineární metody nejmenších čtverců byl použit PROC MODEL v programu SAS (SAS Institute Inc.) aplikováním Marquardtovi metody a pro smíšené modely macro NLINMIX v SAS. Pro modelování štíhlostního kvocientu byla použita exponenciální funkce a jednotlivé stromy byly rozděleny do stromových tříd dle IUFRO klasifikace (horní, střední a spodní vrstva). Kvalita modelů a dat byla hodnocena koeficientem determinace ( $R^2$ ), střední kvadratickou chybou (RMSE) a analýzou reziduí.

#### **4.4.6. Vztahy mezi růstovými parametry, strukturou porostu a stanovištěm**

Analýza hlavních komponentů (PCA) byla provedena v programu CANOCO 4.5 (TER BRAAK, ŠMILAUER 2002) pro zhodnocení vztahu mezi strukturou porostu (vertikální, horizontální, druhovou a celkovou), tloušťkovým přírůstem, produkčními parametry, přirozenou obnovou, klimatickými (teplota a srážky) a imisními



(koncentrace SO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub>, O<sub>3</sub>) daty, mortalitou, škodami zvěří a stanovištními charakteristikami (sklon, vlhkost, expozice, nadmořská výška, zásobení živinami). Data byla před analýzou zlogaritmována a standardizována. Výsledky vícerozměrné PCA analýzy byly vizualizovány ve formě ordinačního diagramu vykreslené programem CanoDraw (TER BRAAK, ŠMILAUER 2002). Situační mapy byly vytvořeny v programu ArcGIS 10.0 (Esri).

Vliv škody zvěří na přirozenou obnovu, výšková diferenciace obnovy, rozdíly v produkčních ukazatelích, vliv mikroreliefu na růst obnovy, vliv svahu na plasticitu korun a další parametry byly testovány v programu STATISTICA 12 (StatSoft) pomocí korelačních analýz, studentova t-testu a analýzy rozptylu (ANOVA). Potřebné datové soubory byly pro získání normálního rozdělení (Kolmogorov-Smirnovův test) zlogaritmovány. Rozdíly byly následně hodnoceny dle Fisherova testu nebo Tukeyho HSD testu. Pro různé situace byla též použita Pearsonova korelace a Spearmanova neparametrická korelace. Statisticky signifikantní údaje byly zaznamenány následujícím způsobem:  $P > 0,05$ ,  $P < 0,05$ ,  $P < 0,01$  a  $P < 0,001$ .

## 5. Přehled publikovaných prací

Přehled publikovaných prací se skládá ze tří tematických okruhů, kde v každém v nich jsou prezentovány 2 práce, tj. celkem 6 prací z časopisů s impakt faktorem. U 4 prací je dizertant prvním autorem a u 2 prací druhým autorem, přičemž podíl prvního i druhého autora u těchto prací je stejný, a to 45 %.

Prvním tematickým okruhem je Obnova lesních porostů:

1. 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.
2. VACEK Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., BÍLEK L., ŠTEFANČÍK I., MOSER W.K., BULUŠEK D., KRÁL J., REMEŠ J., KRÁLÍČEK I. (2015): Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. *Polish Journal of Ecology*, 63 (2): 233-246.

Druhým tematickým okruhem je Struktura lesních porostů:

3. VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., REMEŠ J., ŠTEFANČÍK I. (2015): Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology*, 73: 33–45.

4. VACEK Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., KRÁL J., BULUŠEK D., PUTALOVÁ T., BALÁŠ M., KALOUSKOVÁ I., SCHWARZ O. 2016. Structural diversity and production of alder stands on former agricultural land at high altitudes. *Dendrobiology*, 75: 31-44.

Třetím tematickým okruhem je Modelování lesních porostů:

5. 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.

6. SHARMA R.P., VACEK Z., VACEK S. (2016): Modelling individual tree height to diameter ratio for Norway spruce and European beech in Czech Republic. *Trees*, 30: 4: (publikováno online 15 June 2016).

## Tematický okruh I

### ***5.1. Obnova lesních porostů***

#### **5.1.1. 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**

1. 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.

*Case Report*

## 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

Zdeněk Vacek <sup>1</sup>, Stanislav Vacek <sup>1</sup>, Lukáš Bílek <sup>1,\*</sup>, Jan Král <sup>1</sup>, Jiří Remeš <sup>1</sup>, Daniel Bulušek <sup>1</sup> and Ivo Králíček <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Department of Silviculture, Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Prague 165 21, Czech Republic; E-Mails: vacekz@fld.czu.cz (Z.V.); vacekstanislav@fld.czu.cz (S.V.); kraljan@fld.czu.cz (J.K.); remes@fld.czu.cz (J.R.); bulusek@fld.czu.cz (D.B.)

<sup>2</sup> Department of Biology, University of Hradec Králové, Faculty of Science, Rokitanského 62, Hradec Králové 500 03, Czech Republic; E-Mail: ivo.kralicek@uhk.cz

\* Author to whom correspondence should be addressed; E-Mail: bilek@fld.czu.cz; Tel.: +420 22438 3790.

External Editor: Eric J. Jokela

*Received: 13 August 2014; in revised form: 19 November 2014 / Accepted: 21 November 2014 / Published: 24 November 2014*

---

**Abstract:** The paper presents the results of a study on tree regeneration of forest stands in the Černý důl Nature Reserve, which is situated in the Orlické hory Mountains Protected Landscape area in the Czech Republic. Research was conducted in a spruce-beech stand with an admixture of silver fir, sycamore maple and rowan on two comparative permanent research plots (PRPs) (PRP 1—fenced enclosure and PRP 2—unfenced). Typological, soil, phytosociological and stand characteristics of the two PRPs are similar. The results showed that ungulate browsing is a limiting factor for successful development of natural regeneration of autochthonous tree species. The population of tree species of natural regeneration on the fenced plot (PRP 1) is sufficient in relation to the site and stand conditions. However, natural regeneration on PRP 2 is considerably limited by browsing. Damage is greatest to fir, sycamore maple and rowan; less severe to beech; and the least to spruce.

**Keywords:** browsing damage; natural mixed forest; silver fir (*Abies alba* Mill.); European beech (*Fagus sylvatica* L.); Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]; admixed tree species

---

## 1. Introduction

Autochthonous mixed forests have a high capacity for autoregulation [1–3] and are often considered as model subjects for research on ecological stability and sustainability [4]. Nevertheless, these forest ecosystems are vulnerable to environmental disturbances [5–7], such as wind throw, snow break, water stress and biotic agents, among which ungulate herbivory seems to be one of the most important factors [8,9]. Ungulate browsing can strongly influence forest stand dynamics by compromising the regeneration process in both natural and managed forests [8]. Mountain and submontane forests with overpopulation of deer species are more susceptible to damage than forests at lower elevations [10]. This difference is also the result of the longer regeneration period and slower initial growth of typically shade-tolerant tree species, such as Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.], European beech (*Fagus sylvatica* L.), and especially silver fir (*Abies alba* Mill.), which have slower tree response after browsing and hence lower growth performance compared to other species [11]. Mountainous areas in the Czech Republic are characterized by high numbers of red deer (*Cervus elaphus* L.) and a higher incidence of deer browsing and bark stripping than elsewhere in the country [12]. Despite this fact there is a lack of long-term field studies and thus the effects of ungulates on forest stands are still relatively unknown.

The approaches to managing forests and wildlife in protected areas should always be based on ecological principles with the long-term goal of ecosystem protection [13,14], but also must acknowledge the carrying capacity of the environment. Over the long term, most protected forests will be left to develop without direct human intervention [15]. Nevertheless, ecological criteria based on present and future autoregulation capacity should be properly selected for these forests [2]. For this purpose, a network of representative forest reserves was selected in the Czech Republic, and appropriate management principles were formulated based on long-term studies [16,17]. Many authors recommend active management during the transition period before the forest is left to be regulated by natural processes [18], which should shorten the time necessary to reach the target state [19–21]. These recommendations are often restricted to silvicultural operations, such as thinning, selection harvest or enrichment planting, while the impact of ungulates is often neglected or underestimated.

The dispersal of many plants, and hence their presence at particular sites, is often related to the activity of large mammals [22]. Thus, plant interactions with biotic vectors of dispersal are highly important for the species composition of plant communities. In contrast, the overpopulation of ungulates, principally deer, was repeatedly found to be a factor suppressing the diversity of understory forest flora and regeneration of the woody plant component of forest ecosystems [8–10,23,24]. Suppression of tree species caused by ungulates in spruce-fir-beech stands—particularly the reduction to elimination of mainly silver fir, sycamore maple and rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and to a lesser extent European beech—has been confirmed by many authors [8,25–27]. Ungulates can be the most important driver of meta-community structure in mesic systems without strong abiotic influences in warm temperate forests [28]. An analysis of the global level of browsing revealed that seedlings on

south-facing slopes were browsed more intensively than those on slopes with other exposures [29]. Similarly, Cagnacci *et al.* [30] showed that probability of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) presence decreased nonlinearly with elevation because the thicker snow cover and lower temperatures in spring reduced ungulate movement and the duration of the period when seedlings are available. Over the long term, game browsing has a considerable impact not only on species composition but also on age and spatial structure of stands [8]. On the other hand, ungulate browsing may help to form some herb layer of forests in the present landscape [28].

Mixed stands of beech, fir and spruce in the area of Orlické Mountains (Central Sudetes) are characterized by a long (350–400 years) cycle of autogenous development [31] with discrete and often rare regeneration events of particular tree species. Regeneration almost exclusively takes place in the shelter of the parent stand with limited canopy openings; coniferous species regenerate in small groups, while beech regeneration tends to cover wider areas and outcompete admixed tree species, such as silver fir and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) [27,32]. Silver fir seems to be the most heavily browsed of the commercially important tree species [9,10,33] in this area, as in other mountain regions.

Almost all fir trees in the Černý důl Nature Reserve belong to large diameter classes, and after subsequent dieback of these trees, new mature trees do not appear. Therefore, the proportion of fir in these stands is further decreasing. In beech-fir forests throughout the Carpathians Vrška *et al.* [34] documented a decreasing share of silver fir in these vast forest reserves. Klopčič *et al.* [35] described the gradual aging of the fir population in Dinaric Mountains along with the insufficient establishment of young fir trees under the stress of game browsing in mixed stands in Slovenia.

To evaluate some of these influence, this study was intended to quantify the impact of ungulates on regeneration of fir, beech, spruce, rowan and sycamore maple and on the height and spatial structure of natural regeneration; and to evaluate the role of ungulates in the shift of tree species composition towards the dominance of beech in the Černý důl Nature Reserve. This conservation area is one of the most valuable natural forest remnants in the Central Sudetes.

## 2. Materials and Method

### 2.1. Area Description

The study was conducted on the two permanent research plots (PRPs) in the Černý důl Nature Reserve in the southeastern part of the Orlické Mountains (Czech Republic), ca. 2 km southwest of the border with Poland. The reserve contains 26.37 ha situated at between 740 and 884 m a.s.l. Average annual temperature is 5 °C and annual precipitation is approximately 1200 mm (630 mm during the growing season). The geological bedrock is built of migmatites and orthogneisses of the Gieraltov and Sněžník type. Soil conditions on the crystalline bedrock are fairly heterogeneous. The soils are generally poor in mineral nutrients. Acid modal Cambisols are dominant, Cryptopodzols occur locally and Gleysols to Histosols are found around spring areas. According to local managers, estimated game stocks in Černý důl are as follows: 32 red deer, 77 roe deer and 16 wild boar (*Sus scrofa* L.); however, real game stock numbers are mostly higher: 51 red deer, 45 roe deer and 43 wild boar per 1000 ha.

The main objective for protection of this reserve (declared in 1954) has been to conserve natural remnants of spruce-beech-fir stands at lower ridge locations of the Orlické Mountains. Natural spruce-fir-beech populations occur in the reserve on 32.7% of its area, yet the most valuable stands of the core zone of the reserve occupy only 17.7% of the total reserve area. The core zone consists of herb-rich to acid beech stands and fir-beech stands belonging to the sub-alliance *Acerenion, Eu-Fagenion* and the alliance *Luzulo-Fagion* [36]. The remaining approximately two-thirds of the reserve are composed of secondary spruce stands with sporadically admixed beech, sycamore maple, rowan and fir (the alliance *Piceion excelsae*). A rich riparian vegetation community belonging to the alliance *Cardamino-Montion* is found in spring valleys [37].

The location of the PRPs is shown in Figure 1; Table 1 gives the present basic characteristics of each plot. PRP 1 is situated on a moderate slope of southeastern exposure in a game-proof fenced enclosure established in 1985. Prior to installing the fence, local managers considered the regeneration throughout the forest to be insufficient. According to the Czech typological system it is forest type 6S—fresh spruce-beech forest (*Piceeto-Fagetum oligomesotrophicum*), and according to the Zurich-Montpellier School, it is the plant association *Dentario enneaphylli-Fagetum* Oberdorfer ex W. and A. Matuszkiewicz 1960. The soil type is acid mesotrophic modal Cambisol. PRP 2 is located in the same forest and has similar site and stand conditions, but it is outside the game-proof fenced enclosure.

**Figure 1.** Location of autochthonous mixed stands on permanent research plots (PRPs) 1 and 2 in Černý důl Nature Reserve (PRP 1: 50°12'05" N, 16°31'10" E; PRP 2: 50°12'03" N, 16°31'14" E).

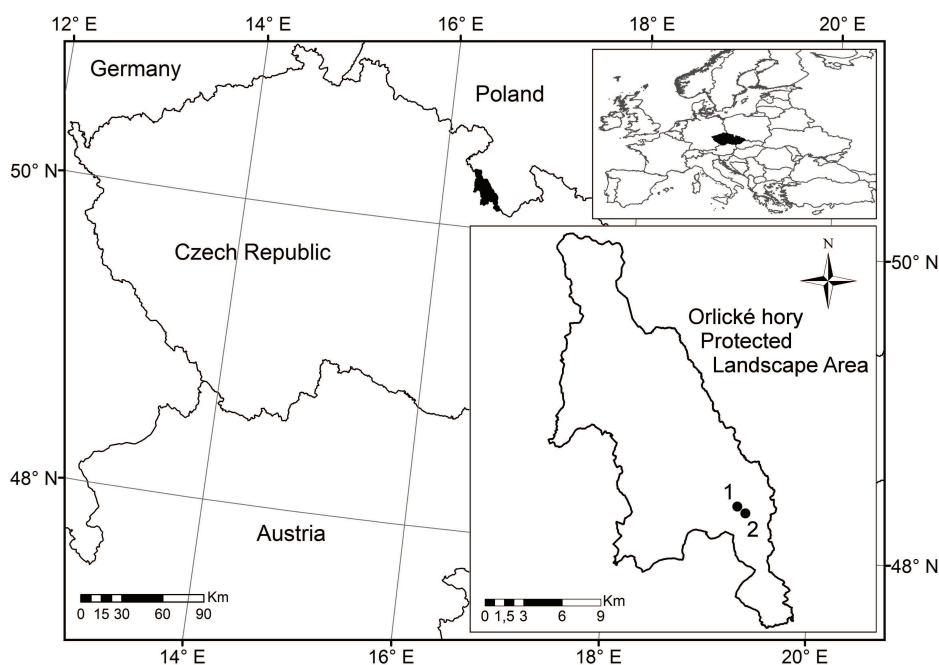


Table 1. Present characteristics of PRP 1 and PRP 2.

Plot number	Plot name	Tree species	Height (m)	Diameter (cm)	Stand volume ( $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ )	Stand basal area ( $\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ )	Age of tree layer			Canopy		Altitude (m)	Exposure	Slope ( $^\circ$ )	Forest site type	
							Lower	Middle	Upper	Mensurational	Biological					
1	Černý důl fenced	beech	28	47	181	16.8	53	99	185	0.98	1.87	835	SE	13	6S	
		spruce	32	59	220	21.8										
		fir	33	65	78	7.0										
2	Černý důl unfenced	Beech	31	53	299	22.7	53	99	185	0.97	1.88	820	SE	11	6S	
		spruce	38	71	206	18.0										
		fir	38	72	50	3.4										

Notes: Age of tree layer is age of particular tree layers related to the whole forest stand. Height is the mean total height (95% quantile). Canopy description is in Data analysis section. 6S is fresh spruce-beech forest (*Picceto-Fagetum oligomesotriphicum*) [38].

## 2.2. Data Collection

FieldMap (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.) was used to establish a  $50 \times 50$  m plot (0.25 ha) in each of the two PRPs to determine the structure of tree layers and composition of natural regeneration of trees. The position of all trees in the understory, midstory, and canopy and in the natural regeneration (recruits with breast-height diameter overbark  $\leq 7$  cm) was mapped by this system. Height, height to the base of the live crown, and crown width of the recruits were measured with a hypsometer. In the tree layer, the green crown values and crown projection areas were also measured at  $\geq 4$  points along the crown perimeter.

In all recruits, browsing of the terminal apex, lateral browsing, and repeated browsing were investigated by tree species on PRP 2 (unfenced plot). Samples of Norway spruce and European beech in juvenile stages were taken from within and outside of the game-proof fenced enclosure for stem analyses (*i.e.*, five samples of each species at each location). Age and height growth (in 5 cm increments) were determined by counting tree rings at a particular stem height.

## 2.3. Data Analysis

Horizontal and vertical structure was evaluated in all recruits on the plots. Hopkins-Skellam index [39], Pielou-Mountford index [40,41], Clark-Evans index [42] and Ripley's  $K$ -function [43] were computed, which represent the mode of recruit distribution on the stand area. The David-Moore index [44] was used to determine distribution based on tree frequency in quadrats. Each PRP contains 25  $10 \times 10$  m quadrats. Horizontal structure of the tree layer and natural regeneration of beech are related to the year 2014.

To calculate characteristics describing the horizontal structure of trees across the plot, the PointPro 2.1 programme was used. The test of the significance of deviations from the values expected for random distribution of points was performed by Monte Carlo simulation. The mean values of the  $K$ -function were estimated as arithmetic means from  $K$ -functions computed for 1999 randomly generated point structures. A list of indices of horizontal structure is given in Table 2.

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

Index	Mean value	Aggregation	Regularity
Hopkins-Skellam	$A = 0.5$	$A > 0.5$	$A < 0.5$
Pielou-Mountford	$\alpha = 1$	$\alpha > 1$	$\alpha < 1$
David-Moore	$ICS = 0$	$ICS > 0$	$ICS < 0$
Clark-Evans	$R = 1$	$R < 1$	$R > 1$

Species diversity was analysed in the framework of species richness [45,46], species heterogeneity [47,48] and species evenness [49,50]. The values of the indices range from 0–1, where 0 denotes minimum species diversity and 1 denoted maximum diversity. Further, biological canopy (sum of crown projections per hectare) and mensurational canopy (crown closure; proportion of a stand covered by the crowns) were calculated.

Statistical analyses were processed in the Statistica 12 software. Data were log transformed to acquire normal distribution (tested by Shapiro-Wilk test). Differences in frequencies of height classes,



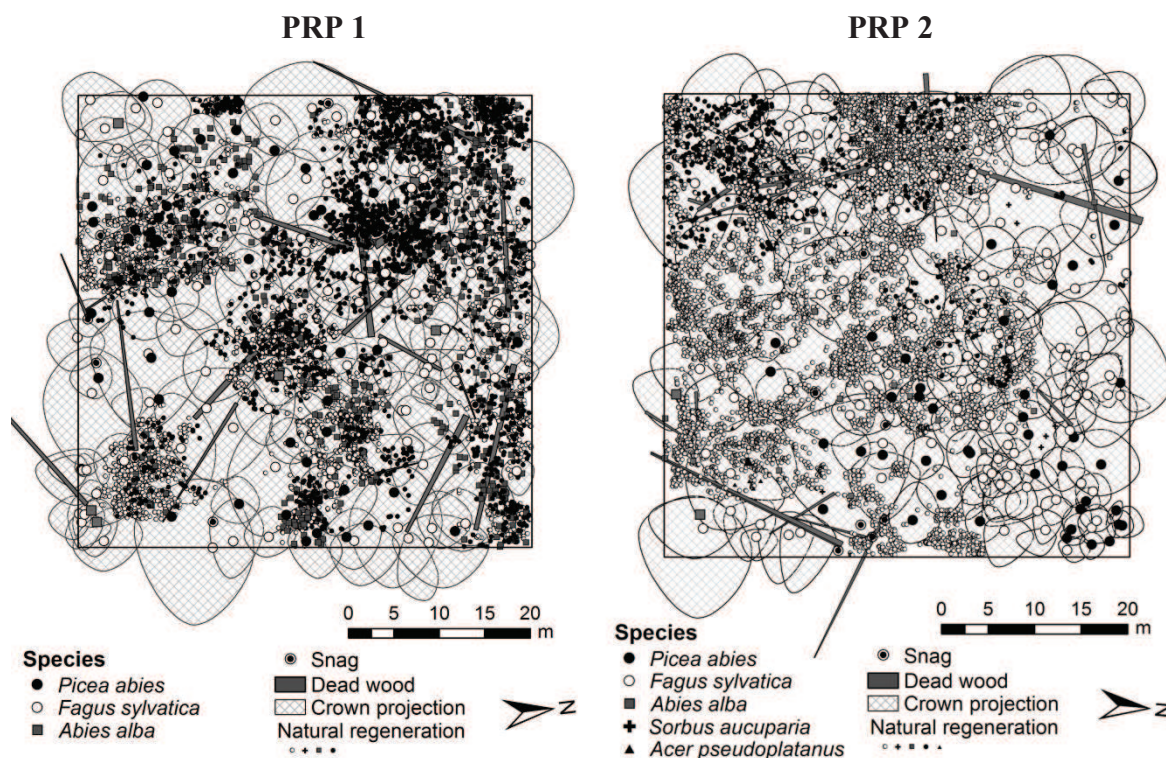
mean height of natural regeneration recruits for each tree species, species diversity and height of recruits not damaged and damaged by browsing between the two PRPs were separately tested by one-way analysis of variance (ANOVA). Significance level was 0.05.

### 3. Results

#### 3.1. Structure of Natural Regeneration

On the fenced plot (PRP 1), the numbers of recruits per hectare are as follows: 28,680 beech trees, 9412 spruces, 2236 firs and 92 rowans, *i.e.*, 40,420 recruits in total. The horizontal structure of natural regeneration and tree layer on PRP 1 is shown in Figure 2. Beech, spruce and fir recruits are aggregated mostly in distinct and large groups (Figures 2 and 4, Table 3). Rowans are interspersed as single trees (Figure 2, Table 3). On the unfenced plot (PRP 2) the numbers of recruits per hectare are as follows: 30,872 beech trees, 2988 spruces, 104 firs, 52 rowans and 24 sycamore maples, *i.e.* 34,040 trees in total. Beech and spruce recruits are concentrated mostly in groups (Figures 2 and 4, Table 3). Fir and rowan occur as single trees and only very sporadically (Figure 2, Table 3).

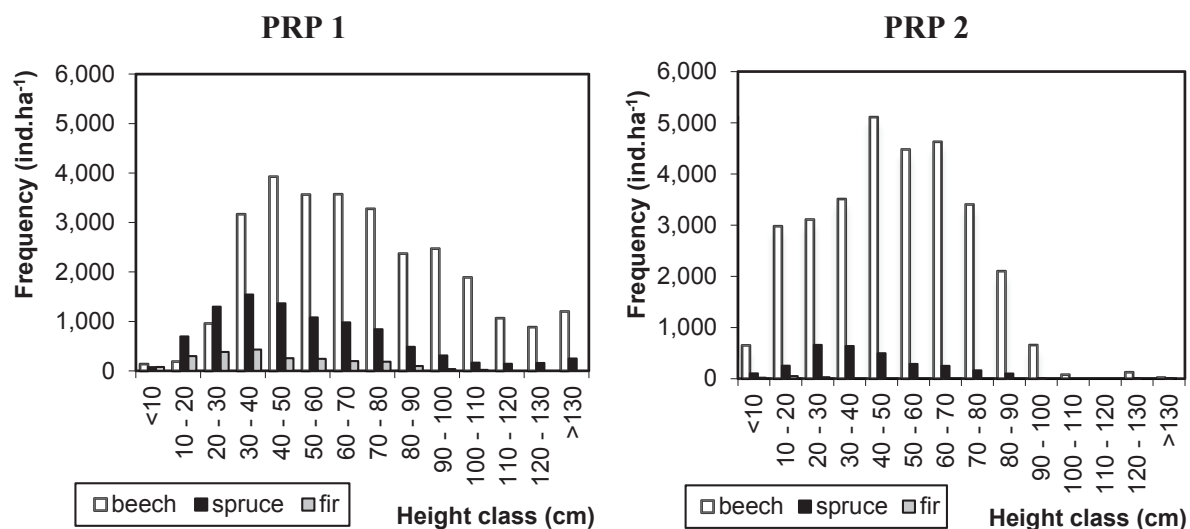
**Figure 2.** Horizontal structure of the forest stand on PRP 1 (fenced) and PRP 2 (unfenced).



In the representation of recruits by height classes (Figure 3), the frequency of individuals on PRP 1 by height class is only slightly right skewed, approaching the shape of the Gauss curve. This pattern indicates less height differentiation among regeneration in lower size classes compared with PRP 2. Recruits in the height classes of 30–80 cm prevail (4472–5404 trees ha<sup>-1</sup>). In the other height classes the number of natural seedlings and advance growth recruits is lower. On PRP 2 the height structure of recruits is markedly right skewed. Recruits in the height class of 40–50 cm prevail (4472 trees.ha<sup>-1</sup>).

Comparing height structure, the mean frequency of all recruits in height classes is similar for both plots ( $F_{(1,30)} = 0.3$ ,  $P > 0.05$ ), significantly higher for fir ( $F_{(1,30)} = 12.8$ ,  $P < 0.001$ ) and spruce on PRP 1 ( $F_{(1,30)} = 7.8$ ,  $P < 0.05$ ) and similar for beech ( $F_{(1,30)} = 0.1$ ,  $P > 0.05$ ). Comparing height structure of natural regeneration, the mean frequency of all recruits already in height classes  $>70$  cm is significantly higher on PRP 1 ( $F_{(1,16)} = 4.6$ ,  $P < 0.05$ ).

**Figure 3.** Histogram of the height structure of recruits on Černý důl PRP 1 (fenced) and PRP 2 (unfenced) as converted per 1 ha.



According to all computed structural indices and Ripley's  $K$ -function on PRP 1, the recruits are distributed across the plot in a distinctly aggregated manner (Table 3, Figure 4). A more detailed analysis of the horizontal structure by tree species indicates that the distinct formation of spruce, beech and fir groups is the most frequent while rowan is the least frequently grouped. The horizontal structure of rowan is random at a recruit spacing from 5–9 m; at the other distances, it is aggregated ("clumpy"). The  $K$ -function suggests that this tree species is interspersed as single trees and the aggregation of recruits is substantially smaller than on PRP 2. Furthermore, on the unfenced plot, all computed structural indices indicate the distinctly aggregated distribution of recruits across the plot (Table 3). The aggregated distribution of recruits and/or random distribution of fir (from the spacing of 2 m) according to their distance are expressed by Ripley's  $K$ -function (Figure 4). Groups of spruce and beech are formed the most frequently and groups of fir the least frequently. Fir distribution is moderately clumpy according to the Clark-Evans index, but according to the other three indices it is fully random, which documents single and sparse occurrence. The spatial pattern of rowan is aggregated according to structural indices, but rather random from the spacing  $>3$  m according to the  $K$ -function.

**Table 3.** Indices describing the horizontal structure of mixed spruce, fir and beech stands on PRPs 1 and 2.

Index	Beech	Spruce	Fir	Rowan	all regeneration
<i>Fenced PRP 1</i>					
Hopkins-Skellam	0.980 *	0.952 *	0.922 *	0.788 *	0.841 *
Pielou-Mountford	15.060 *	11.566 *	6.595 *	2.316 *	10.992 *
David-Moore	28.400 *	7.313 *	1.871 *	−0.042	13.236 *
Clark-Evans	0.572 *	0.694 *	0.702 *	0.569 *	0.742 *
<i>Unfenced PRP 2</i>					
Hopkins-Skellam	0.937 *	0.956 *	0.651	0.882 *	0.892 *
Pielou-Mountford	31.041 *	11.132 *	1.401	2.936 *	14.132 *
David-Moore	17.417 *	7.983 *	0.063	1.744 *	12.192 *
Clark-Evans	0.568 *	0.536 *	0.845 *	0.281 *	0.692 *

\* Statistically significant.

**Figure 4.** Horizontal structure of the natural regeneration of mixed spruce, fir and beech stand on PRPs 1 and 2, expressed by the *K*-function; the black line represents the *K*-function for real distances of trees on the PRP; the bold blue line represents the mean course for random spatial distribution of trees and the two thinner central curves represent 95% interval of reliability; when the black line of tree distribution on the PRP is below this interval, it indicates a tendency of trees toward regular distribution, and if it is above this interval, it shows a tendency toward aggregation.

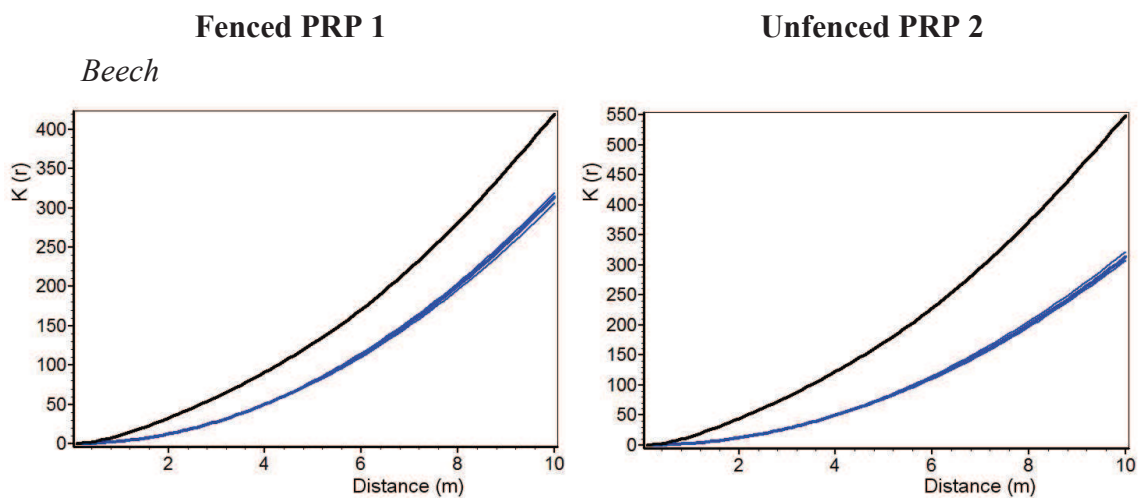
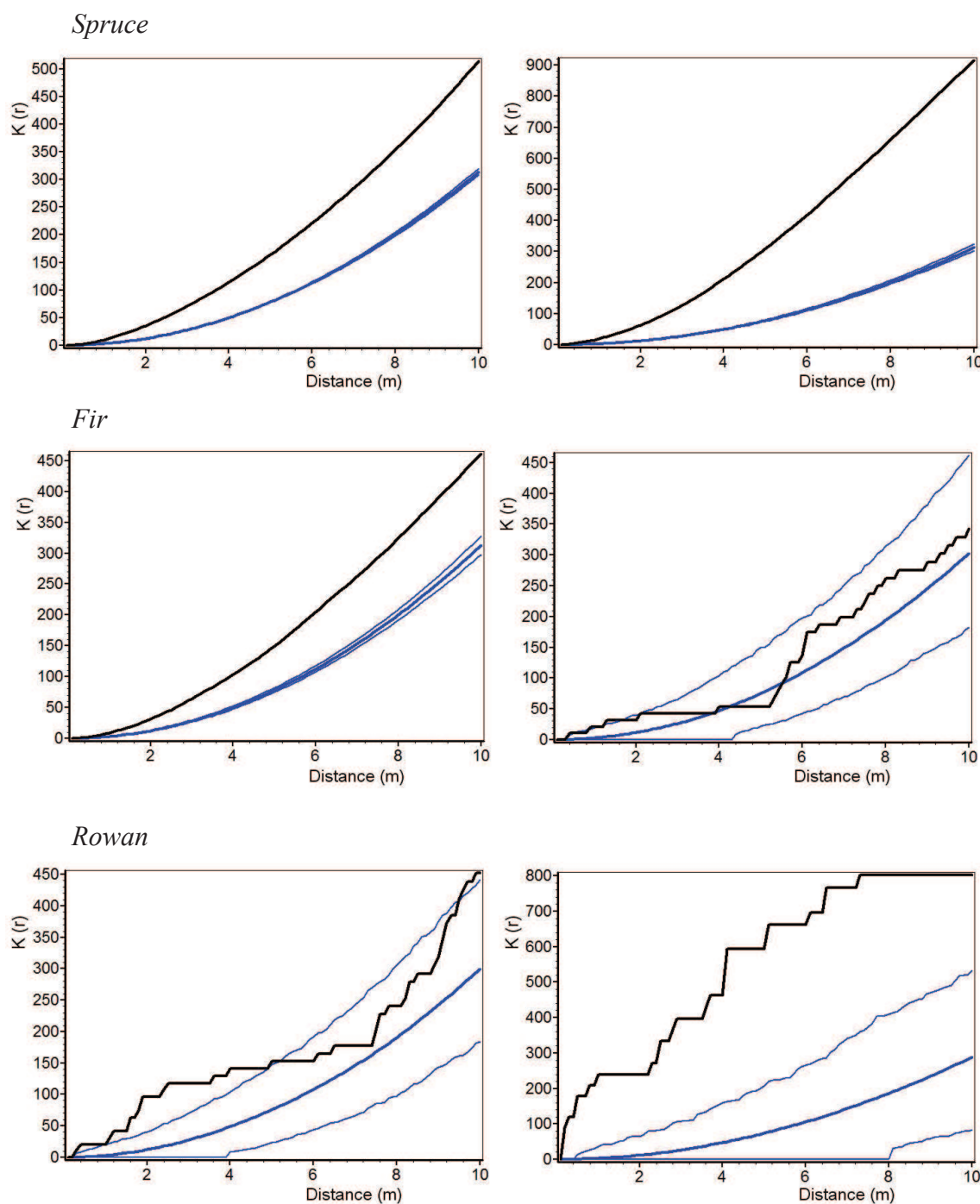


Figure 4. Cont.



### 3.2. Species Diversity

Species heterogeneity indices indicate medium to high species diversity on PRP 1, and comparatively poor diversity on PRP 2 (Table 4). Similarly, indices of species evenness are often twice as high for PRP 1 as for PRP. Comparing PRPs, indices of tree species heterogeneity and evenness were significantly higher for the fenced plot than for the unfenced plot ( $F_{(1, 6)} = 12.6$ ,  $P < 0.05$ ). Indices of relatively poor species richness are similar for both PRPs.

**Table 4.** Indices describing the species biodiversity of natural regeneration.

PRP	species richness		species heterogeneity		species evenness		
	<i>m</i>	<i>D</i> <sub>1</sub> ( <i>Mai</i> )	<i>D</i> <sub>2</sub> ( <i>Mei</i> )	$\lambda$ ( <i>Sii</i> )	<i>H'</i> ( <i>Shi</i> )	<i>E</i> <sub>1</sub> ( <i>Pii</i> )	<i>E</i> <sub>2</sub> ( <i>Hii</i> )
<b>1 (fenced)</b>	4	0.283	0.020	0.439	0.756	0.545	0.882
<b>2 (unfenced)</b>	5	0.287	0.021	0.169	0.328	0.237	0.349

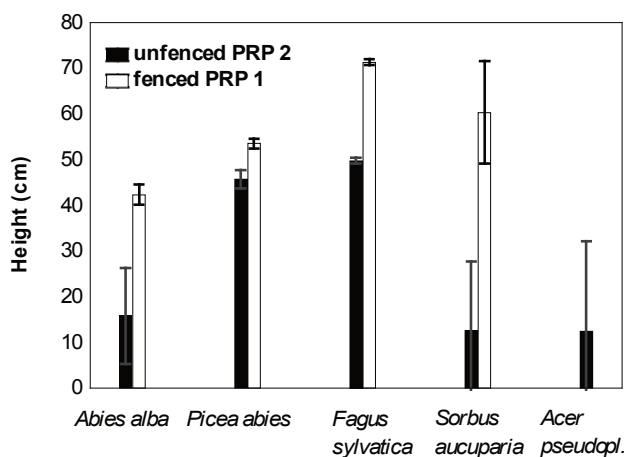
Notes: *m* = species number, *D*<sub>1</sub> (*Mai*) = Margalef's index, *D*<sub>2</sub> (*Mei*) = Menhinick's index,  $\lambda$  (*Sii*) = Simpson's index, *H'* (*Shi*) = Shannon's index, *E*<sub>1</sub> (*Pii*) = Pielou's index, *E*<sub>2</sub> (*Hii*) = Hill's index.

### 3.3. Impact of Ungulates on Natural Regeneration

A comparison of recruit heights of the particular species show a significant difference between the two PRPs ( $F_{(1, 18,606)} = 1609$ ,  $P < 0.001$ ). The difference was most evident in beech ( $F_{(1, 14,884)} = 2437$ ,  $P < 0.001$ ), rowan ( $F_{(1, 32)} = 50.1$ ,  $P < 0.001$ ) and fir ( $F_{(1, 581)} = 33.2$ ,  $P < 0.001$ ) (Figure 5). The mean height of fir is 42.4 cm ( $\pm 1.2$  S.E.) on PRP 1 and 15.8 cm ( $\pm 5.4$  S.E.) on PRP 2, where damage to the terminal apex by browsing is observed in 82% of all trees. In recruits taller than 15 cm, the ratio of browsing amounts to 100%. In rowan, the mean height in PRP 2 is 12.6 cm ( $\pm 7.7$  S.E.; 84% damage to the terminal apex) and in PRP 1, 60.4 cm ( $\pm 5.7$  S.E.). The smallest difference in heights is recorded in spruce with a difference of 7.9 cm (53.3 cm  $\pm 1.1$  S.E. on PRP 1; 45.8 cm  $\pm 1.4$  S.E. on PRP 2).

Table 5 summarizes damage caused by ungulate browsing to natural regeneration broken down by tree species on PRP 2. The greatest damage is caused to rowan (browsing of the terminal apex in 85% of trees and of lateral shoots in 60% of trees) and fir (browsing of the terminal apex in 82% and of lateral shoots in 78% of trees). Beech is damaged to a smaller extent (browsing of the terminal apex in 65% and of lateral shoots in 45% of trees) and the smallest damage was observed in spruce (browsing of the terminal apex in 22% and of lateral shoots in 14% of trees). Natural regeneration of sycamore maple is completely browsed by brown hare (*Lepus europaeus* Pallas) every year. In 2013, in the stage of seedlings with cotyledons, there were 3328 trees per hectare on PRP 2 but at the end of the growing season only 27 trees. Hence sycamore maple regeneration is markedly suppressed before the lignification of seedling stems.

**Figure 5.** Mean height of recruits of particular tree species on PRPs 1 and 2 with 0.95 reliability interval.

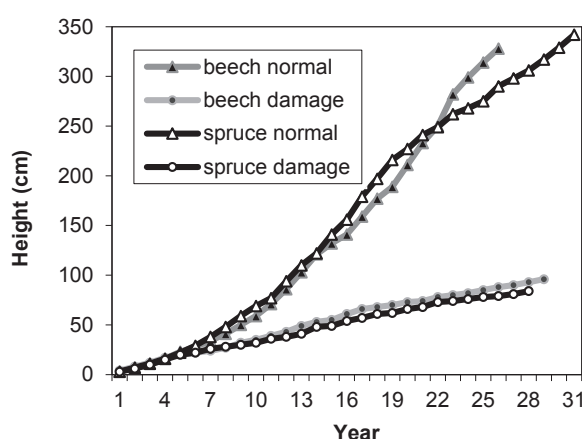


**Table 5.** Browsing to natural regeneration on unfenced PRP 2 broken down by tree species.

Type of shoot browsing	Beech		Spruce		Fir		Rowan		
	ind. ha <sup>-1</sup>	%	ind. ha <sup>-1</sup>	%	ind. ha <sup>-1</sup>	%	ind. ha <sup>-1</sup>	%	
Terminal	1 time	8,372	27.1	356	11.9	22	21.2	8	15.4
	2–4 times	6,737	21.8	217	7.3	26	25.0	17	32.7
	5+ times	4,832	15.7	96	3.2	37	35.6	19	36.5
	total	19,941	64.6	669	22.4	85	81.7	44	84.6
Lateral	1,945	45.2	416	13.9	81	77.9	31	59.6	

Notes: Browsing on sycamore maple for small number of individuals not included; ind. = individuals.

Comparing samples of height growth, the mean height of full growth is significantly higher than reduced growth caused by browsing for both main tree species: beech ( $F_{(1, 220)} = 68.4$ ,  $P < 0.001$ ) and spruce ( $F_{(1, 236)} = 77.8$ ,  $P < 0.001$ ). Figure 6 shows that in the initial stage (by 6 years of age,  $F_{(1, 14)} = 8.5$ ,  $P < 0.05$ ; or by 8 years of age  $F_{(1, 14)} = 37.7$ ,  $P < 0.001$ ) the studied tree species are scarcely damaged by ungulates. However, when they exceed the height of the herb layer, they are periodically browsed for many years; only rarely do they grow up to avoid the impact of game. For example, a beech recruit at this site is about 328 cm ( $\pm 15.4$  S.E) tall on average at 26 years of age if beyond the reach of game, but under heavy browsing by game it is only 88 cm ( $\pm 8.2$  S.E.) tall (*i.e.*, 27% of the former height). The situation for spruce is similar. With current height growth its height is 306 cm ( $\pm 13.8$  S.E) at 28 years of age, but under heavy browsing it is only 84 cm ( $\pm 7.7$  S.E; *i.e.*, 27% of the former height). A much worse situation is observed in fir, rowan and sycamore maple. Because of their limited number, these tree species were not analysed.

**Figure 6.** Full height growth of beech and spruce compared to reduced growth caused by browsing.

#### 4. Discussion

The research confirmed clear differences in composition, height and spatial structure of natural regeneration between two study plots. Although the mature stand structure and spatial arrangement are similar, these differences are not the result of different light conditions (Table 1). We do not have detailed quantitative data on seedling and sapling layer conditions prior to fencing, but according to

the forest stand inventory conducted for the Agency of Nature Conservation and Landscape (Czech Republic) in 1983, the area was covered by only sparse regeneration not exceeding 40 cm in height (data not published). Today, natural seedlings, advance growth and the initial phase of the early growth stage are obviously damaged by ungulates on PRP 2. Ungulates are a limiting factor for successful regeneration as they severely damage or even fully suppress natural regeneration in unfenced parts of the reserve. In contrast, as a result of the minimum pressure of red deer and other ungulates on PRP 1, natural regeneration with distinct height and diameter differentiation has become established there.

The total number of natural regeneration is 16% lower on PRP 2 than on PRP 1 (34,040 recruits per ha on PRP 2 *versus* 40,420 recruits per ha on PRP 1), with the largest decrease in numbers of silver fir (95% reduction) and rowan (43% reduction). Heavy game browsing negatively influenced the species composition of the understory: in recent years, on the unfenced plot, the shift from lower to higher height classes has been very sporadic for fir, rowan and beech, and less so for spruce. The decreasing proportion of fir is explained mainly by the destructive influence of ungulates on its natural regeneration. In near-natural mixed forests in the Lom forest reserve in Bosnia and Herzegovina Bottero *et al.* [51] found a sharp decrease in the share of fir relative to the share of all trees in the growth and developmental stages studied. Among recruits in the height range of 10–100 cm fir accounted for 67% in the Lom forest reserve, beech accounted for only 17% and spruce for 10%. Among recruits taller than 100 cm and with breast-height diameter  $\leq 7.5$  cm beech was dominant with a 74% share, the fir share was only 18% and changes in the spruce share were not significant. A decrease in fir representation in mixed forests was also observed in Slovakia, where fir is replaced in forest stands mainly by European beech [52]. Similar observations of damage caused by ungulates to natural regeneration in comparable mixed stands were reported by Jaworski *et al.* [53], who conducted research in the West Carpathians in Poland. Their results confirmed reduction of fir in the range of 4%–15% in relation to the site within a 10-year period, mainly giving way to beech. Saniga *et al.* [54] also revealed the dominance of European beech in productivity and function at all developmental stages in a virgin forest in the Skalná Alpa National Nature Reserve. A similar trend was observed in mixed forest stands in Dobroč virgin forest in Slovakia [55].

According to Klopčič *et al.* [35] natural regeneration of fir in the unfenced parts of a silver fir-European beech forest (35 years ago) suffered the most damage or even elimination of regeneration by game in the 20–50 cm height classes and no taller recruits were found. In the fenced location, the density of fir recruits was 4.8 times higher than in the unfenced part. In the Černý důl Nature Reserve, the difference in fir density is even more marked; in the game-proof fenced enclosure, the share of recruits is 21.5 times higher than outside the fenced enclosure. Similarly, Vrška *et al.* [25] discussed changes in the environment and development dynamics of the tree species component of ecosystems in the Šumava Mountains natural forests and proposed a solution to the problem of excessive ungulate population levels in relation to the competitiveness of the primary tree species in natural regeneration of silver fir, European beech and Norway spruce. Based on the results of repeated investigations, they concluded that completely fencing virgin forests is currently the only way of ensuring their relatively natural spontaneous development. Research in mixed forests of spruce, fir and beech in Slovenia by Diaci *et al.* [26] showed that a decline in the fir population was caused not only by suppression of natural regeneration by herbivores but also by air pollution (sulfur dioxide emissions), to which the fir is relatively sensitive. Similar observations of the additional influence of

air pollution on the health status and decline of silver fir stands in the Krkonoše Mountains of the Czech Republic were reported by Vacek *et al.* [38].

Spatial structure of natural regeneration also clearly differed between fenced and unfenced plots; the latter is characterized by more pronounced aggregation of all recruits irrespective of species than in the fenced area. Comparable findings about the recruit distribution in spruce-fir-beech stands in the Trčkov National Nature Reserve in the Orlické Mountains were reported by Vacek *et al.* [27]. Similar results were obtained by Šebková *et al.* [56] in mixed forests of the Boubín virgin forest in the Horní Vltavice district of the Šumava and Janík *et al.* [57] in mixed fir stands in the Western Carpathians. The research being reported here found that the naturally aggregated pattern in the fenced area was created by a large number of fir recruits, whereas outside the fenced area a limited number of fir recruits (caused by repeated browsing damage with high mortality rates) has led to a random spatial pattern. Similarly, the spatial pattern of silver fir seedlings was random in closed stands in the Krkonoše Mountains, where most of the seedlings were injured by browsing [58]. Conversely, rowans of seed origin in the fenced area are randomly distributed, but on the unfenced plot repeated browsing by ungulates readily creates new individuals by vegetative ways [8] and thus aggregated distribution. Spatial segregation of natural regeneration as a result of browsing damage was also confirmed by Peck *et al.* [59]. The absence of young sycamore maples on the fenced plot is the result of a more distant seed source; on the unfenced plot one mature sycamore maple is present in the overstory.

Nevertheless, we should not be misled by the notion that these areas were free of browsing pressure in the past. Instead, historical evidence shows that the studied spruce-fir-beech stands were influenced by cattle grazing from the 16th to the 18th century [60], which could account for the reduction in the share of shade-tolerant and especially of broad-leaved tree species and for the retention of some light-demanding species [22].

## 5. Conclusions

The paper confirms the hypothesis about the long-term influence of game on the species mix, spatial and age structure of forests and development of the studied autochthonous populations. However, homogenous initial tree regeneration on the compared plots must be considered when interpreting the present results. Natural regeneration of silver fir, sycamore maple and rowan in particular has not been successful in the study area without protection by fencing to keep out ungulates. Considering the current regulatory situation and the lack of effective methods for reducing ungulate populations to ecologically tolerable levels, it is necessary to find effective methods for the protection of natural regeneration. In many cases, mechanical protection of highly palatable tree species or fencing of whole regenerating forest stands may be justified.

## Acknowledgments

This study was supported by the Ministry of Agriculture of the Czech Republic, Project No. QI102A085 and the Internal Grant Agency (IGA no. B0114), Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague.



## Author Contributions

Stanislav Vacek and Jiří Remeš planned and designed the experiment; all authors performed the research; Zdeněk Vacek and Jan Král analyzed the data Zdeněk Vacek, Stanislav Vacek and Lukáš Bílek interpreted the results and wrote the paper.

## Conflict of Interest

The authors declare no conflict of interest.

## References

1. Veblen, T.T. Regeneration dynamics. In *Plant Succession, Theory and Prediction*; Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T., Eds.; Chapman and Hall: London, UK, 1992; pp. 152–187.
2. Korpel, Š. *Die Urwälder der Westkarpaten*; Gustav Fischer Verlag: Stuttgart, Jena, Germany, 1995; p. 310.
3. Gratzer, G.; Canham, Ch.; Dieckmann, U.; Fischer, A.; Iwasa, Y.; Law, R.; Lexer, M.J.; Sandmann, H.; Spies, T.A.; Splechtna, B.E.; *et al.* Spatio-temporal development of forests-current trends in field methods and models. *Oikos* **2004**, *107*, 3–15.
4. Jeník, J. Ecological meaning of stability. In *Stability of Spruce Forest Ecosystems*; Symposium MAB: Brno, Czech Republic, 1979; pp. 7–15.
5. Paluch, J.G. The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.)-silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: A patch mosaic perspective. *For. Ecol. Manag.* **2007**, *253*, 161–170.
6. Šamonil, P.; Vrška, T. Long term vegetation dynamics in the Šumava Mts. Natural spruce-fir-beech forests. *Plant Ecol.* **2008**, *196*, 197–214.
7. Brang, P. Virgin forests as a knowledge source for central European silviculture: Reality or myth? *For. Snow Landsc. Res.* **2005**, *79*, 19–32.
8. Motta, R. Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *For. Ecol. Manag.* **2003**, *181*, 139–150.
9. Senn, J.; Suter, W. Ungulate browsing on silver fir (*Abies alba*) in the Swiss Alps: Beliefs in search of supporting data. *For. Ecol. Manag.* **2003**, *181*, 151–164.
10. Motta, R. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. *For. Ecol. Manag.* **1996**, *88*, 93–98.
11. Kupferschmid, A.D.; Zimmermann, S.; Bugmann, H. Browsing regime and growth response of naturally regenerated *Abies alba* saplings along light gradients. *For. Ecol. Manag.* **2013**, *310*, 393–404.
12. Čermák, P.; Horsák, P.; Špiřík, M.; Mrkva, R. Relationships between browsing damage and woody species dominance. *J. For. Sci.* **2009**, *55*, 23–31.
13. *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*; Hunter, M.L., Jr., Ed.; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 1999; p. 714.

14. Tabaku, V. *Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und Wirtschaftswäldern*; Cuvillier Verlag: Göttingen, Germany, 2000; p. 206.
15. Götmark, F. Careful partial harvesting in conservation stands and retention of large oaks favour oak regeneration. *Biol. Conserv.* **2007**, *140*, 349–358.
16. Zlatník, A. Chráněná území, zvláště rezervace a jejich hospodářské a společenské funkce v krajině. *Lesnictví* **1970**, *16*, 857–867.
17. Průša, E. *Die Böhmischen und Mährischen Urwälder; Vegetace ČSSR, A15*; Academia: Praha, Czech Republic, 1985; p. 577.
18. Lindh, B.C.; Muir, P.S. Understorey vegetation in young Douglas-fir forests: Does thinning help restore old-growth composition? *For. Ecol. Manag.* **2004**, *192*, 285–296.
19. Decocq, G.; Aubert, M.; Dupont, F.; Alard, D.; Saquez, R.; Wattez-Franger, A.; de Foucaly, B.; Delelis-Dusollier, A.; Bardat, J. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: Understorey response to two silvicultural systems. *J. Appl. Ecol.* **2004**, *41*, 1065–1079.
20. Bebbler, D.P.; Cole, W.G.; Thomas, S.C.; Balsillie, D.; Duinker, P. Effects of retention harvests on structure of old-growth *Pinus strobus* L. stands in Ontario. *For. Ecol. Manag.* **2005**, *205*, 91–103.
21. Götmark, F. Experiments for alternative management of forest reserves: Effects of partial cutting on stem growth and mortality of large oaks. *Can. J. For. Res.* **2009**, *39*, 1322–1330.
22. Heinken, T.; Raudnitschka, D. Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in Central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwiss. Cent.* **2002**, *121*, 179–194.
23. Ammer, C. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *For. Ecol. Manag.* **1996**, *88*, 43–53.
24. Rooney, T.P. Deer impacts on forest ecosystems: A North American perspective. *Forestry* **2001**, *74*, 201–208.
25. Vrška, T.; Hort, L.; Odehnalová, P.; Adam, D.; Horal D. Boubín virgin forest after 24 years (1972–1996)—Development of tree layer. *J. For. Sci.* **2001**, *47*, 439–456.
26. Diaci, J.; Rozenbergar, D.; Boncina, A. Stand dynamics of Dinaric old-growth forest in Slovenia: Are indirect human influences relevant? *Plant Biosyst.* **2010**, *144*, 194–201.
27. Vacek, Z.; Vacek, S.; Remeš, J.; Štefančík, I.; Bulušek, D.; Bílek, L. Struktura a vývoj lesních porostů v NPR Trčkov–CHKO Orlické hory, Česká republika. *Lesnický časopis–For. J.* **2013**, *59*, 249–264.
28. Suzuki, M.; Miyashita, T.; Kabaya, H.; Ochiai, K.; Asada, M.; Kikvidze, Z. Deer herbivory as an important driver of divergence of ground vegetation communities in temperate forests. *Oikos* **2013**, *122*, 104–110.
29. Heuze, P.; Schnitzler, A.; Klein, F. Consequences of increased deer browsing winter on silver fir and spruce regeneration in the Southern Vosges mountains: Implications for forest management. *Ann. For. Sci.* **2005**, *62*, 175–181.
30. Cagnacci, F.; Focardi, S.; Heurich, M.; Stache, A.; Hewison, A.J.M.; Morellet, N.; Kjellander, P.; Linnell, J.D.C.; Mysterud, A.; Neteler, M.; *et al.* Partial migration in roe deer: Migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. *Oikos* **2011**, *120*, 1790–1802.

31. Vacek, S.; Podrázský, V.; Souček, J. Dynamika poškození smrkových a bukových porostů v CHKO Orlické hory. VII. Analýza změn v NPR Bukačka a NPR Trčkov. *Příroda* **1997**, *11*, 183–199.
32. Hofmeister, Š.; Svoboda, M.; Souček, J.; Vacek, S. Spatial pattern of Norway spruce and silver fir natural regeneration in uneven-aged mixed forests of northeastern Bohemia. *J. For. Sci.* **2008**, *54*, 92–101.
33. Firm, D.; Nagel, T.A.; Diaci, J. Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *For. Ecol. Manag.* **2009**, *257*, 1893–1901.
34. Vrška, T.; Adam, D.; Hort, L.; Kolár, T.; Janík, D. European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians—A developmental cycle or a linear trend induced by man? *For. Ecol. Manag.* **2009**, *258*, 347–356.
35. Klopčič, M.; Jerina, K.; Bončina, A. Long-term changes of structure and tree species composition in Dinaric uneven-aged forests: Are red deer an important factor? *Eur. J. For. Res.* **2010**, *129*, 277–288.
36. Mikyška, R. *Die Wälder der Böhmisches Mittleren Sudeten und Ihrer Vorberge; Rozprawy ČSAV, Řada Matematických a Přírodních věd*; Academia: Praha, Czech Republic, 1972; Volume 82, p. 162.
37. Wagnerová, Z. Inventarizační průzkum flóry a vegetace státní přírodní rezervace” Černý důl” v Orlických horách. *Příroda* **1976**, *8*, 93–108.
38. 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, D.; Hlásny, T.; Zúbrik, M.; Krejčí, F.; Třešňák, J.; Hofmeister, Š. *Obhospodařování Bohatě Strukturovaných a Přírodě Blízkých Lesů*; Lesnická práce, s. r. o.: Kostelec nad Černými lesy, Czech Republic, 2007; p. 447.
39. Hopkins, B.; Skellam, J.G. A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Ann. Bot.* **1954**, *18*, 213–227.
40. Pielou, E.C. The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *J. Ecol.* **1959**, *47*, 607–613.
41. Mountford, M.D.; On, E.C. Pielou’s index of nonrandomness. *J. Ecol.* **1961**, *49*, 271–275.
42. Clark, P.; Evans, F.C. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology* **1954**, *35*, 445–453.
43. Ripley, B.D. *Spatial Statistics*, 1st ed.; John Wiley & Sons: New York, NY, USA, 1981; p. 252.
44. David, F.N.; Moore, P.G. Notes on contagious distributions in plant populations. *Ann. Bot. Lond.* **1954**, *18*, 47–53.
45. Margalef, R. Information theory in ecology. *Gen. Syst.* **1958**, *3*, 36–71.
46. Menhinick, C.F. A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology* **1964**, *45*, 859–861.
47. Simpson, H. Measurement of diversity. *Nature* **1949**, *163*, 688, doi:10.1038/163688a0.
48. Shannon, C.E. A mathematical theory of communications. *Bell Syst. Technical J.* **1948**, *27*, 379–423.
49. Hill, M.O. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology* **1973**, *54*, 427–432.

50. Pielou, E.C. *Ecological Diversity*, 1st ed.; Wiley: New York, NY, USA, 1975; p. 165.
51. Bottero, A.; Garbarino, M.; Dukic, V.; Govedar, Z.; Lingua, E.; Nagel, T.A.; Motta, R. Gapphase dynamics in the old-growth forest of Lom, Bosnia and Herzegovina. *Silva Fenn.* **2011**, *45*, 875–887.
52. Štefančík, I. Changes in tree species composition, stand structure, qualitative and quantitative production of mixed spruce, fir and beech stand on Stará Píla research plot. *J. For. Sci.* **2006**, *52*, 74–89.
53. Jaworski, A.; Kolodziej, Z.B.; Porada, K. Structure and dynamics of stands of primeval character in selected areas of the Bieszczady National Park. *J. For. Sci.* **2002**, *48*, 185–201.
54. Saniga, M.; Zrak, J.; Pittner, J.; Balanda, M. Štruktúra, Produkcia, Regeneračné Procesy a Disturbačný Režim Prírodného Lesa v NPR Skalná Alpa; Technická Univerzita: Zvolen, Slovakia, 2013; p. 68.
55. Saniga, M. Štruktúra, Produkčné a Regeneračné Procesy Dobročského Pralesa; Vedecké štúdie, 2/A; Technická Univerzita: Zvolen, Slovakia, 1999; p. 64.
56. Šebková, B.; Šamonil, P.; Janík, D.; Adam, D.; Král, K.; Vrška, T.; Hort, L.; Unar, P. Spatial and volume patterns of an unmanaged submontane mixed forest in Central Europe: 160 years of spontaneous dynamics. *For. Ecol. Manag.* **2011**, *262*, 873–885.
57. Janik, D.; Adam, D.; Hort, L.; Král, K.; Šamonil, P.; Unar, P.; Vrška, T.; Horal, D. Spatiotemporal differences in tree spatial patterns between alluvial hardwood and mountain fir-beech forests: Do characteristic patterns exist? *J. Veg. Sci.* **2013**, *24*, 1141–1153.
58. Szymura, T.H.; Dunajski, A.; Aman, I.; Makowski, M.; Szymura, M. The spatial pattern and microsites requirements of *Abies alba* natural regeneration in the Karkonosze Mountains. *Dendrobiology* **2007**, *58*, 51–57.
59. Peck, J.L.E.; Zenner, E.K. Spatial patterns of natural *Pinus strobus* L. regeneration in a *Pinus resinosa* Ait. stand. *J. Torrey Bot. Soc.* **2009**, *136*, 369–379.
60. Vacek, S.; Moucha, P. *Péče o Lesní Ekosystémy v Chráněných Územích ČR*; Ministerstvo životního prostředí: Praha, Czech Republic, 2012; p. 896.

### **5.1.2. Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests**

2. VACEK Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., BÍLEK L., ŠTEFANČÍK I., MOSER W.K., BULUŠEK D., KRÁL J., REMEŠ J., KRÁLÍČEK I. (2015): Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. *Polish Journal of Ecology*, 63 (2): 233–246.

# Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests

Zdeněk VACEK <sup>1\*</sup>, Stanislav VACEK <sup>1</sup>, Vilém PODRÁZSKÝ <sup>1</sup>, Lukáš BÍLEK <sup>1</sup>, Igor ŠTEFANČÍK <sup>1,2</sup>,  
Waren Keith MOSER <sup>3</sup>, Daniel BULUŠEK <sup>1</sup>, Jan KRÁL <sup>1</sup>, Jiří REMEŠ <sup>1</sup> and Ivo KRÁLÍČEK <sup>4</sup>

<sup>1</sup> Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, 169 51 Prague 6 – Suchbát, Czech Republic, \*e-mail: vacekz@fd.czu.cz (corresponding author)

<sup>2</sup> National Forest Centre, Forest Research Institute, T.G. Masaryka 22, 960 92 Zvolen, Slovak Republic

<sup>3</sup> USDA, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Flagstaff, Arizona, U.S.A.

<sup>4</sup> University of Hradec Králové, Faculty of Science, Rokytanského 62, 500 03 Hradec Králové, Czech Republic

## ARTICLE INFO

### PUBLISHED IN

POL. J. ECOL. (2015) 63:

### RECEIVED AFTER REVISION

### DOI

xx xx xxx

### KEY WORDS

European beech (*Fagus sylvatica* L.)  
close-to-nature stands  
stand structure  
microrelief  
species diversity  
spatial pattern

## ABSTRACT

The present study describes natural regeneration on five permanent research plots (PRP) in juvenile growth and development phases (regrowth and advanced growth) in autochthonous beech forests in Broumovské stěny National Nature Reserve located in the Protected Landscape area in the northeast part of Czech Republic. The stands of herb-rich beech forests were studied in the optimum to break-up stage. Natural regeneration was not evenly spaced but rather was clustered. Mean regeneration density ranged from 1,472 to 44,888 recruits per ha. European beech (*Fagus sylvatica* L.) made up 78.5–98.0% of all regeneration. Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) was also relatively abundant. Regeneration dominance and abundance responded to the mature stand canopy, soil skeleton, microrelief, ground vegetation cover, and surface characteristics. The results suggest a relationship between recruit height and microrelief in 4 out of 5 PRPs. We found statistically significant differences in height of natural regeneration ( $F(2, 18843) = 191.8, P < 0.001$ ) on mounds (74.0 cm), on slopes (119.5 cm) and on pits (121.0 cm) due to high soil skeleton content on mounds with numerous rock outputs, minimum amount of fine earth and lower water retention, both necessary for recruit growth. In addition to the character of microrelief, the growth of natural regeneration was negatively influenced by mature stand density and canopy indicators.

## INTRODUCTION

In the last two decades European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests have become the subject of numerous research activities mainly because of importance as a dominant natural forest community in Europe (Peterken 1996, Oheimb *et al.* 2005). Stands with a high degree of naturalness are also often considered as a model for close-to-nature forest management in European forestry (Meyer *et al.* 2003).

European beech is a typical climax tree that occupied 40.0% of the Czech landscape in previous centuries. Today, beech cover in the Czech Republic has decreased to 7%. It is recommended that beech be 18.0% of the forest composition (MZe 2013).

The success of natural regeneration of beech depends on many factors, including climate, site aspect and elevation, seed production and dispersal and biotic factors,

such as aphids, herbaceous competition and game browsing (Korpeľ 1978, Dolling 1996, Emborg 1998, Wagner 1999, Szwagrzyk *et al.* 2001, Birkedal *et al.* 2009, Löf and Welander 2004, Čermák and Mrkva 2003, Vacek *et al.* 2013). In European natural forests, windstorms often create canopy gaps that result in changes in light, soil moisture, and nutrient availability (Gálhidy *et al.* 2006). Since light is a key growth factor along with water and nutrients (Madsen 1995), regeneration success in natural forests is often related to structural dynamics and gap formation (Emborg 1998, Bílek *et al.* 2014, Jarčuška 2009, Barna 2011, Mičovský 2013, Kozłowski *et al.* 1991).

At the stand level, natural regeneration is dependent upon a sufficient number of fructifying mature trees with well-developed crowns, seed year occurrence, favorable seed bed conditions, germination and initial growth of recruits and their mortality (Pole-

no *et al.* 2009, Bílek *et al.* 2009). According to Övergaard (2010) large annual levels of seed production have occurred in recent decades. The intervals between good seed-years has decreased since 1974 from 5 to 2.5 years (Övergaard 2010).

Gap dynamics have been studied intensively using a wide range of modified models (gap models) that are intended to determine basic driving factors (Kaufmann and Linder 1996, Yaussy 2000, Bugmann 2001, Allen *et al.* 2010). Disturbances are commonly scaled from those involving individuals, to groups of overstory trees, and, finally, to large-scale mortality events, sometimes referred to as stand-replacement disturbances (Franklin *et al.* 2007). Where there are overlapping patterns of individual and gap mortality of overstory trees, a complex mosaic structure and multi-cohort development of forest stands are ensured (Zukrigl 1991, Vacek *et al.* 2010, Bílek *et al.* 2014).

To ensure successful natural regeneration, these complex relationships also must be respected in managed forests and are of crucial importance mainly in system with emphasis on natural processes and biotical automation (Saniga and Kráľovič 2009). In these management systems, new recruits are of autochthonous or site-adapted allochthonous origin; they conserve the appropriate characteristics of the maternal population and are well adapted to local conditions (Korpel 1989, Vacek *et al.* 2010). Moreover, by conserving local gene pool and the natural composition of site-adapted tree species, such activities increase the vitality and stability of forest stands (Gömöry *et al.* 1998).

Several studies from the Sudetes and central European middle mountains documented the tendency to regular distribution of individuals in the upper canopy level, in contrast to the clustered distribution of regeneration (Vacek *et al.* 2010, Szwagrzyk and Czerwczak 1993). This pattern has also been found in other natural European forests dominated by beech (von Oheimb *et al.* 2005, Commarmot *et al.* 2005). The tendency of clustered establishment and growth of the regeneration is influenced by gap formation and the creation of favorable microsites (Zeibig *et al.* 2005).

The purpose of this presented study is to evaluate the structural diversity of natural regeneration in autochthonous beech stands in the National Nature Reserve Broumovské stěny as a function of microsite. We examined the relationships between microrelief, vegetation cover, mature stand and soil parameters, and height, density and canopy characteristics of natural regeneration recruits. Since in dense beech forest stands the light is for natural regeneration limiting growth factor, its success is often related to gap-formation; higher radiation in gaps often leads to faster growth and generally higher success of tree seedlings, but increased light intensities may also have contradictory effect, when changes in resource availability induce higher ground vegetation cover and intense competition for resources (Collet *et al.* 2001, Petritan *et al.* 2009, Barna 2011). Thus, beside canopy indicators special attention is paid to the characteristics of microrelief that may have strong effect on the initial performance of natural beech regeneration.

## MATERIALS AND METHOD

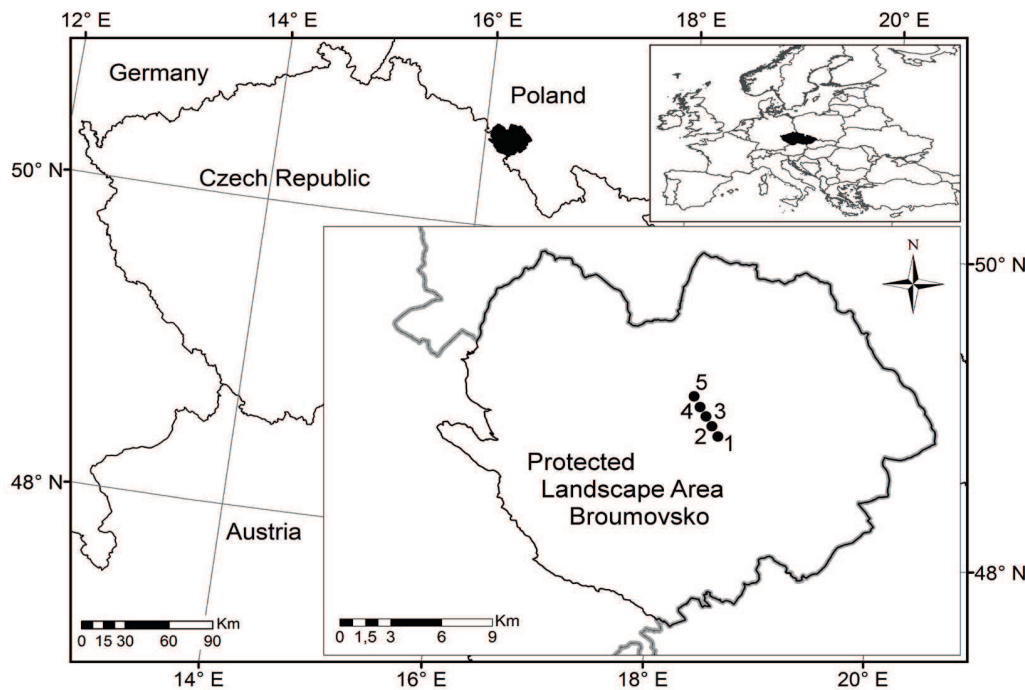
### Area description

Broumovské stěny region – Central Sudetes (450–770 m a.s.l.) represents a part of the Natural Forest Zone number 24 – Sudety Hills and Protected Landscape Area Broumovsko (Fig. 1). The north- and east-facing slopes above Broumov basin are very steep. In contrast, south and west facing slopes are gradual and dissected by many ditches and canyons. Overlying Jurassic sandstone, soils are predominantly oligotrophic to mezotrophic, mainly Cambisols and Cambic Rankers as well as Cryptopodzols, Regozems and Lithozems in few locations. They are light, sandy to loamy-sandy. Mean annual is 6.1°C and mean annual precipitation is around 857 mm (473 mm in the vegetation season). The growing season is 139 days and the Lang's rain factor is 140 (Mikeska *et al.* 2000, Vacek *et al.* 2012). The potential natural vegetation consists of the herb-rich beech forests (*Dentario enneaphylli-Fagetum*) and acidic beech forests (*Luzulo-Fagion*). The predominant

**Table 1.** Overview of the basic characteristics of the permanent research plots.

PRP	Altitude (m)	Exposition	Slope (°)	Species	Mean age	Diameter (cm)	Height (m)	Volume (m <sup>3</sup> . ha <sup>-1</sup> )	Crown projec. (ha)	Basal area (m <sup>2</sup> . ha <sup>-1</sup> )
1	640	E	31	Pa, Fs, Ap	92	30.4	27.0	549	2.7	40.9
2	644	E	33	Pa, Fs, Ap, Ug	163	31.3	15.0	561	3.2	38.9
3	638	E	35	Pa, Fs, Ap	163	45.3	24.5	491	2.6	30.1
4	645	E	35	Pa, Fs, Ap, Apl, Tc	92	29.5	20.7	601	2.9	44.8
5	614	NE	42	Fs, Sa	163	37.1	22.0	566	2.0	32.5

Notes: Pa – *Picea abies* (L.) H. Karst., Fs – *Fagus sylvatica* L., Ug – *Ulmus glabra* Huds., Ap – *Acer pseudoplatanus* L., Apl – *Acer platanoides* L., Tc – *Tilia cordata* Mill., Sa – *Sorbus aucuparia* L.; GPS: 1 – 50°34'25" N, 16°15'41" E, 2 – 50°34'29" N, 16°15'40" E, 3 – 54°34'33" N, 16°15'39" E, 4 – 50°34'36" N, 16°15'37" E, 5 – 50°34'43" N, 16°15'36" E.

**Fig. 1.** Location of permanent research plots 1–5 autochthonous beech stands in the Protected Landscape Area Broumovsko – Sudety Hills.

forest site type is *Acereto-Fagetum lapidosum*. On parts of PRPs 1 and 2, *Abieto-Fagetum saxatile* and *Ulmi-Fraxineto-Aceretum saxatile* are also present.

Location of the permanent research plots (PRP) is demonstrated on Fig. 1, their basic characteristics in Table 1. Mezotrophic and modal Cambisols are prevailing on the PRP, on the PRP 1 and 2 also Cambic Rankers occur. The beginning optimum stage was dominant on the PRP 1 and 4, break-up stage on the PRP 2, 3 and partly 5.

## Data collection

The Field-Map technology (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.; cf. Šmelko and Merganic 2008) was used to determine the natural regeneration structure as well as the tree layer on five permanent research plots (PRP) of size 50 × 50 m (0.25 ha). Using these data, we measured the position of all regeneration recruits with diameter at breast height (dbh) outside bark ≤ 7 cm and recorded tree species, total height, height of green crown



base, crown width (to 1 cm accuracy) and diameter at the ground surface (to 1 mm accuracy). For each recruit we classified the site as one of three types of microrelief (mound, pit, slope) at a scale of 1.0 m.

## Data analysis

Horizontal spatial arrangement, vertical structure and species composition of the natural regeneration were described. We used the following coefficients to describe the horizontal structure of natural regeneration: Hopkins-Skellam index (Hopkins and Skellam 1954), Pielou-Mountford index (Pielou 1959, Mountford 1961), Clark-Evans index (Clark and Evans 1954); Ripley's  $L$ -function (Ripley 1981). The David-Moore index (David and Moore 1954) was applied to determine the tree distribution frequency in particular quadrates; 25 quadrates were delimited for each PRP (10 × 10 m).

The program PointPro 2.1 and R 3.1 (Hothorn and Everitt 2014) was used to calculate characteristics describing the horizontal spatial distribution of individuals. Monte Carlo simulation was used to test for significance of deviations. The average values of the  $L$ -function were estimated as arithmetic means from  $L$ -functions calculated for 1999 randomly generated point structures. The characteristics of distribution indices are shown in Table 2. Multitype pair correlation

function was used to calculate the relationship between natural regeneration and mature overstory according to the coordinates of individuals.

Species diversity was described by using the species richness determination (Menhinick 1964), species heterogeneity characteristics (Simpson 1949, Shannon 1948; 10 tree species were set as default for maximal entropy) and species evenness (Pielou 1975), where the values range between 0 (minimum species diversity) and 1 (the maximum one). Furthermore, biological canopy (sum of crown projections per hectare) and mensurational canopy (crown closure; proportion of a stand covered by the crowns) were calculated.

The heights of regeneration recruits were evaluated with respect to the forest development stage and also with respect to microrelief on particular PRPs. Forest development stages were classified according to Schmidt-Vogt (1985) and Korpel (1989).

Analyses were processed in the Statistica 12 software (StatSoft, Tulsa). Data were log transformed to acquire normal distribution and tested by using Kolomogorov-Smirnov procedure. The effects of microrelief on the height of natural regeneration recruits, differences among height of recruits on plots and differences in species diversity of recruits were separately tested by one-way analysis of variance (ANOVA). Significant differences were subsequently tested by *post-hoc* comparison Tukey's HSD tests.

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

Index	Mean value	Aggregation	Regularity
Hopkins-Skellam	$A = 0.5$	$A > 0.5$	$A < 0.5$
Pielou-Mountford	$\alpha = 1$	$\alpha > 1$	$\alpha < 1$
Clark-Evans	$R = 1$	$R < 1$	$R > 1$
David-Moore	$ICS = 0$	$ICS > 0$	$ICS < 0$

Table 3. Species composition of the natural regeneration on permanent research plots 1–5.

PRP	FS	AP	PA	Other species	Frequency
	%	%	%	%	ind. ha <sup>-1</sup>
1	91.3	7.9	0.5	0.3 (Aa)	1 476
2	78.5	20.3	0.8	0.3 (Ug)	9 412
3	80.5	9.9	8.2	1.4 (Sa)	5 624
4	81.2	18.1	0.2	0.6 (Tc, Sa)	14 128
5	98.0	0.9	1.1	<0.1 (Sa)	44 888

Notes: FSs – *Fagus sylvatica*, Ap – *Acer pseudoplatanus*, Pa – *Picea abies*, Ug – *Ulmus glabra*, Sa – *Sorbus aucuparia*, Tc – *Tilia cordata*, Aa – *Abies alba*.

Unconstrained principal component analysis (PCA) in the CANOCO for Windows 4.5 program (Ter Braak and Šmilauer 2002) was used to analyse relationships among canopy cover parameters of recruits and full grown trees, density and height recruits, tree layer height, slope, ground vegetation cover and similarity of 5 research plots. Data were centred and standardized during the analysis. The results of the PCA were visualized in the form of an ordination diagram constructed by the CanoDraw program.

## RESULTS

### Abundance and species diversity of the natural regeneration

Species composition of the natural regeneration on each PRP is documented in Table 3. The average number of recruits with height  $\geq 10$  cm and dbh  $\leq 7$  cm was approximately 15,000 ind. ha<sup>-1</sup>. We recorded the fewest recruits on PRP 1 (1,472 ind. ha<sup>-1</sup>) and the most on PRP 5 (44,888 ind. ha<sup>-1</sup>). Considerably higher abundance were found on plots in the break-up stage (PRP 2, 3, 5) compared to plots in the optimum growth stage. Regeneration was predominately European beech (78.5–98.0% of total recruits). Sycamore (*Acer pseudoplatanus*) was also fairly abundant, representing approximately 20% on PRPs 2 and 4 (1,908 and 2,556 ind. ha<sup>-1</sup> respectively). The representation of Norway spruce (*Picea abies*) was 0.2–8.2% of total recruits. Other tree species (*Abies alba*, *Tilia cordata*, *Sorbus aucuparia* and *Ulmus glabra*) accounted for <1% of regeneration.

Statistically significant differences in species diversity of natural regeneration among plots were found ( $F_{(4, 15)} = 3.1$ ,  $P < 0.05$ ). The

species diversity (Table 4) can be characterized as low, largely a function of domination by beech. PRP 4 contained the most species (5). According to Menhinick's index, however, the highest species richness was detected on PRP 1, which was affected by the low number of recruits on this plot. Regardless of the index, the regeneration was species-poor. The indices of species heterogeneity are relatively low to medium rich on PRPs 2, 3 and 4 and extremely low on PRPs 1 and 5. The greatest species homogeneity was found on PRPs 2 and 3, where the disruption process of the overstorey is in progress. The lowest species diversity occurred on PRP 5, where beech is dominant in the overstorey.

### Height structure of the natural regeneration

The height structure of the natural regeneration on PRPs 1–5 (Fig. 2) is fairly heterogeneous on all plots, depending on the dynamics of the development cycle. The largest mean heights are reached by recruits on PRP 5 (148.9 cm  $\pm$  0.8 SE) and PRP 3 (93.9 cm  $\pm$  1.7 SE), and the smallest mean heights on PRP 1 (29.5 cm  $\pm$  4.6 SE). We found that greater regeneration and differentiation of the regeneration coincided with the opening of the canopy in response to the decay of the mature stand, as shown on PRP 5. Here, the recruits were mainly in the height class 80.1–100.0 cm (10,856 ind. ha<sup>-1</sup>). We also recorded a high percentage of advanced growth taller than 200 cm in PRP: 24.4% (10,956 ind. ha<sup>-1</sup>). Results were completely different on PRP 1 in the optimum stage, where the height of only 3.1% of the regeneration recruits exceeded 50 cm (46 ind. ha<sup>-1</sup>). Significantly greater height differentiation was observed in

Table 4. Indices describing the species biodiversity of natural regeneration.

PRP	m	D (Mei)	$\lambda$ (Sii)	H' (Shi)	E (Pii)
1	4	0.108	0.046	0.057	0.095
2	4	0.041	0.342	0.249	0.413
3	4	0.053	0.335	0.290	0.482
4	5	0.042	0.308	0.522	0.324
5	4	0.019	0.040	0.049	0.082

Notes: m – species number, d (Mei) – Menhinick's index of species richness,  $\lambda$  (Sii) – Simpson's index of species heterogeneity, H' (Shi) – Shannon's index of species heterogeneity, E (Pii) Pielou's index of species homogeneity

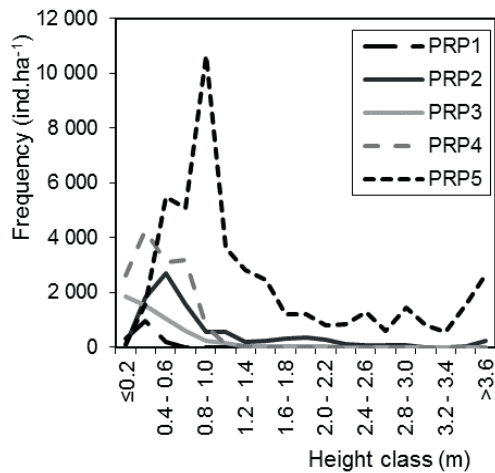


Fig. 2. Frequency of height classes of natural regeneration on permanent research plots.

stands in the break-up stage compared to the optimum stage.

PRP 3 had the greatest share (28.2%) of the smallest seedlings (those < 20 cm in height). Only the initial phases of regeneration occur on this plot, and light is limited. This smallest seedling are almost absent on PRP 5 (only 0.09% of all recruits) because of competition from advanced growth. On PRPs 1 and 4 (in the optimum overstorey growth stage without the youngest seedlings) 88.9–91.1% of recruits had a root collar diameter < 1 cm, whereas on plots in the break-up stage this share of this category ranges between 10.1 and 67.7%. A relatively high number of recruits with diameter on root collar over 4 cm was registered on the PRP 5 (1,246 ind. ha<sup>-1</sup>, i.e. 11.3% respectively).

Statistically significant differences in height of natural regeneration among plots were found (ANOVA,  $F_{(4, 18843)} = 1431.0$ ,  $P < 0.001$ ). Higher height values were recorded on plots in the break-up stage (PRPs 2, 5). Height of regeneration on these two plots was significantly different from that on the other plots (ANOVA,  $P < 0.001$ ). On the other hand, the hypothesis of homogeneity of PRPs 1, 3 and 4 was not rejected (PRPs 1 and 4:  $P = 0.18$ ; PRPs 1 and 3:  $P = 0.28$ ; PRPs 3 and 4:  $P = 0.99$ ).

### Effect of microrelief

A significantly higher proportion of natural regeneration recruits was found on pits and slopes (ANOVA,  $F_{(2, 18843)} = 191.8$ ,  $P < 0.001$ ) than on mounds. There was no difference in mean height of recruits on pits and slopes (ANOVA,  $P = 0.44$ ). The mean height of recruits on mounds was 74.0 cm  $\pm$  2.2 SE, on slopes 119.5 cm  $\pm$  0.7 SE and on pits 121.0 cm  $\pm$  1.7 SE (Fig. 3). The tallest recruits were found on PRP 5, especially on pits (161.5 cm  $\pm$  1.8 SE), followed by PRP 2, particularly on slopes (102.9 cm  $\pm$  1.8 SE). Recruits with the shortest mean heights were found on PRP 3, especially on mounds (22.5 cm  $\pm$  4.5 SE), followed by PRP 1, particularly on mounds (27.0 cm  $\pm$  10.6 SE). On most plots, recruits were the tallest on pits and the shortest on mounds (Fig. 3). On PRP 1 there were no differences in recruit heights among microrelief types (test,  $P > 0.05$ ).

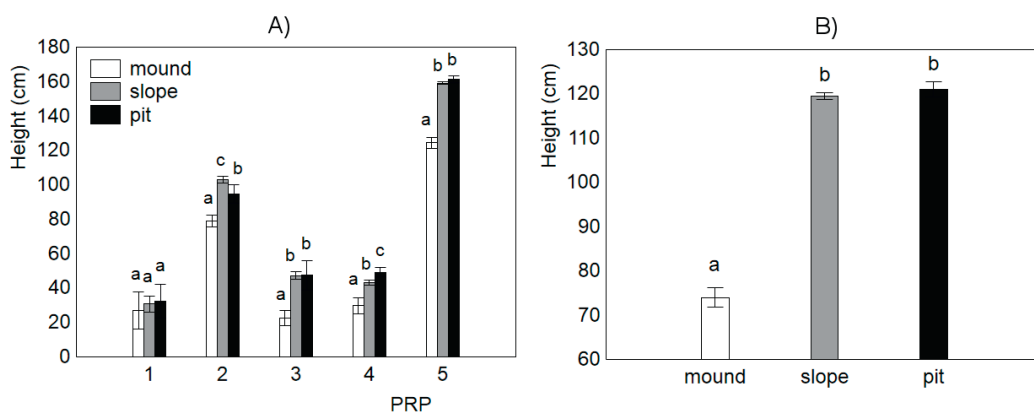


Fig. 3. Average height of natural regeneration among plots with respect to microrelief types A) and clustered for all plots B); significant differences ( $P \leq 0.05$ ) among microreliefs are indicated by different letters; error bars represent standard error of the mean.

## Horizontal structure of the natural regeneration

The natural regeneration was considerably aggregated (Table 5, Fig. 4) based on our results using applied structural indices (Hopkins-Skellam, Pielou-Mountford, David-Moore, Clark-Evans). Ripley's *L*-function also supported the conclusion that regeneration recruits had a clumped distribution (Fig. 5). PRP 2 was the most highly aggregated ( $A = 0.987$ ,  $\alpha = 14.546$ ,  $ICS = 27.222$ ,  $R = 0.469$ ), whereas according to the *L*-function, PRP 1 was the most highly aggregated, twice as much as PRP 3. The most clustered tree species was beech. Beech and sycamore regeneration were concentrated in groups of different size. Spruce regeneration was located in larger gaps and on sites with favourable edaphic conditions. Fir (*Abies alba*), rowan (*Sorbus aucuparia*), lime-tree (*Tilia cordata*) and elm (*Ulmus glabra*) seedlings are interspersed. Considerably higher spatial diversity was observed in break-up stages (PRP 2, 3, 5) than in the optimum growth stage (Fig. 4).

Results of multi-type pair correlation analysis showed a negative effect of the parent stand on the natural regeneration at smaller spacing (1.0–2.5 m). Distribution at higher spacing across the plots is mostly random (no spatial relationship).

## Relationships among canopy, recruit height and density and plot parameters

Results of the PCA are presented in the form of the ordination diagram in Fig. 6. The first ordination axis explained 61%, the first two axes together 82% and the first four axes together 99% variability of data. The first axis *x* represented plot slope and soil depth, together with canopy indicators of recruits. Second axis *y* represented stand height. Recruit densi-

ty, stand age, crown projection of recruits and crown closure of recruits were positively correlated with plot slope and soil depth. These parameters were negatively correlated with stand density and canopy indicators of the stand. Stoniness was positively correlated with stand height and negatively correlated with recruit height and density. Vegetation cover was negatively correlated with stand density and canopy indicators of the stand. Stand age and vegetation cover had less effect on mutual relationships among canopy, recruit height and density and plot parameters.

## DISCUSSION

The success of natural regeneration management in forestry obviously depends on the abundance and survival of seedlings. Korpel (1978) determined that the values of the natural regeneration abundance ( $\leq 3$  years) were approximately 25,000 ind. ha<sup>-1</sup> in natural beech forests of Slovakia at altitudes between 600–760 m a.s.l. For successful development and growth of the regeneration he concluded that the minimum number of recruits should be 20,000 ind. ha<sup>-1</sup>. In our study, natural regeneration numbers (height of recruits  $\geq 10$  cm and dbh  $< 4$  cm) averaged 15,100 ind. ha<sup>-1</sup>. Nagel *et al.* (2006) found similar numbers of natural regeneration in southeastern Slovenia in fir-beech forests, ranging from 11,654 to 14,615 ind. ha<sup>-1</sup>. Lower regeneration density was documented in the acidophilic and mesophyllic beech stands of the northeastern Germany (Oheimb *et al.* 2005), where the abundance of regeneration was on average 3,202 with a maximum of 9,408 ind. ha<sup>-1</sup>. Meyer *et al.* (2003), however, reported higher values in natural beech forests of Albania, ranging from 19,259 to 29,844 ind. ha<sup>-1</sup>. Bílek *et al.* (2014) found even higher seedling densities (9,020 to 75,778 ind. ha<sup>-1</sup>) in Central Bohemia in the Voděradské bučiny

Table 5. Indices describing the horizontal structure of natural regeneration.

Index	PRP 1	PRP 2	PRP 3	PRP 4	PRP 5
Hopkins-Skellam	0.943*	0.987*	0.983*	0.960*	0.920*
Pielou-Mountford	9.082*	14.546*	9.613*	9.794*	6.164*
David-Moore	10.773*	27.222*	7.415*	25.285*	29.983*
Clark-Evans	0.475*	0.469*	0.547*	0.635*	0.622*

\* statistically significant

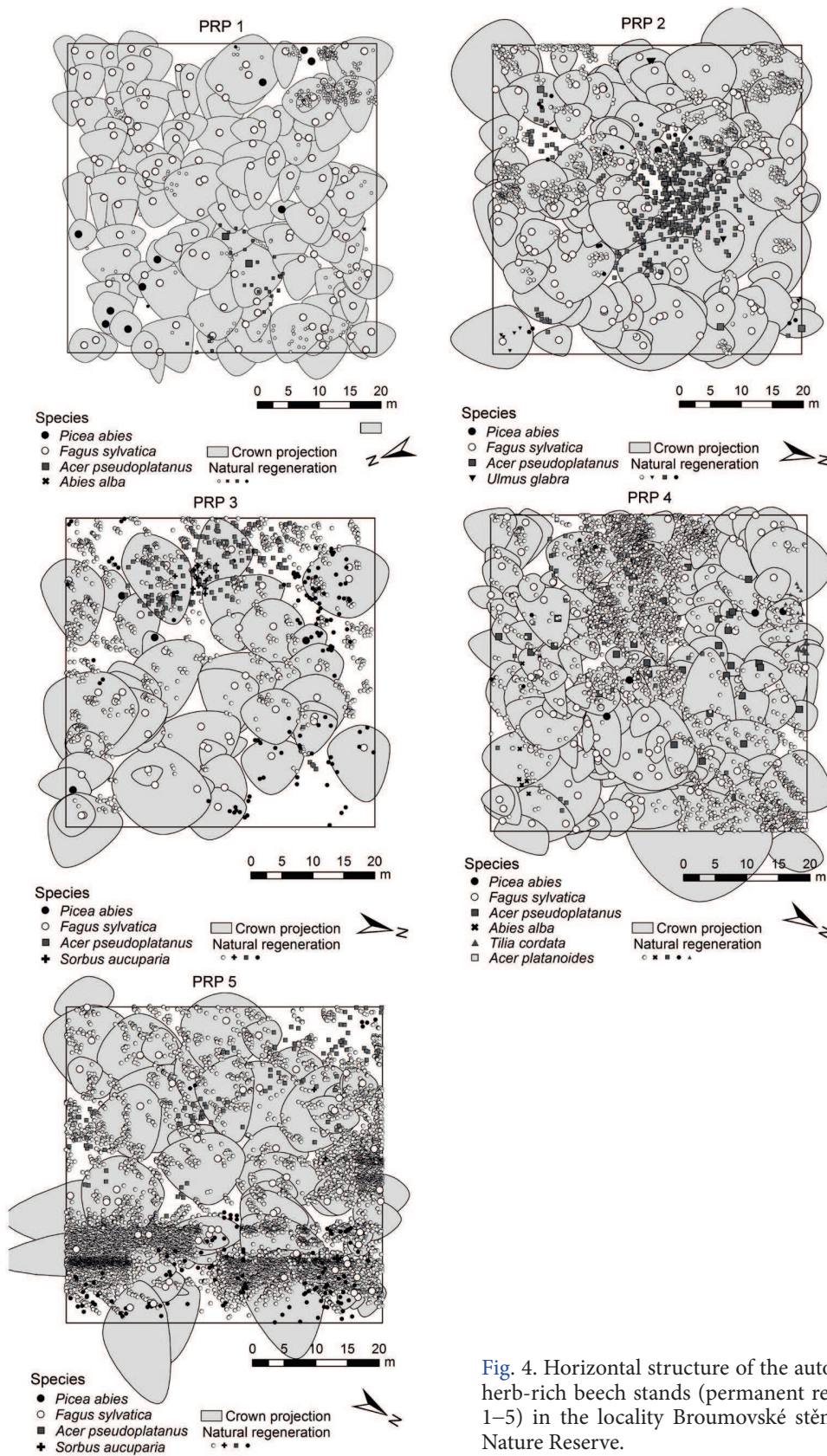


Fig. 4. Horizontal structure of the autochthonous herb-rich beech stands (permanent research plot 1–5) in the locality Broumovské stěny National Nature Reserve.

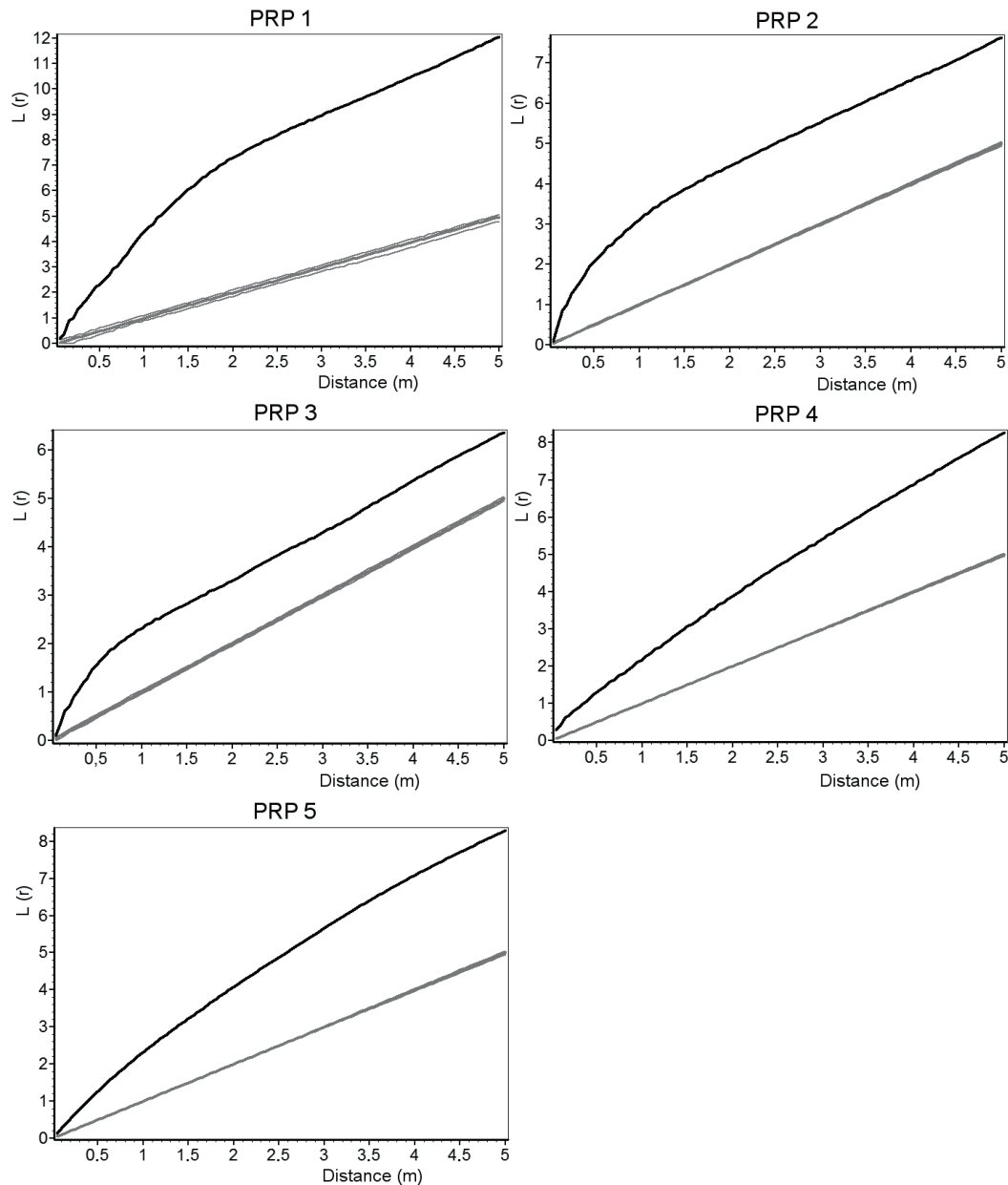


Fig. 5. Horizontal structures of natural regeneration on permanent research plots 1–5 expressed by Ripley's  $L$ -function; the black line represents the  $K$ -function for real distances of trees on the permanent research plot; the bold blue line represents the mean course for random spatial distribution of trees and the two thinner central curves represent 95% interval of reliability; when the black line of tree distribution on the plot is below this interval, it indicates a tendency of trees toward regular distribution, and if it is above this interval, it shows a tendency toward aggregation.

Natural Reserve. Korpel (1989) reported between 11,674 and 21,345 recruits  $\text{ha}^{-1}$  in forest reserves in middle elevations of Slovakia (Vihorlatský Kyjov, Rožok a Havešová). High variability was evident in all cases, depending particularly on the size of the canopy opening

and on gap formation contrary to the closed forest environment.

Korpel (1978) stated that 5-year-old beech regeneration in single cohort management systems can reach a height  $\geq 40$  cm only if canopy closure is less than 0.5. We found

similar stand conditions were in our study observed on PRP 5 with stocking 0.5 and the most advanced beech regeneration in the height class 80.1–100.0 cm. The lowest seedling density and mean height of beech regeneration was observed on PRP 1, which had an overstory stocking 0.9. These results are similar to those of Bílek *et al.* (2013). They documented the best growths of seedlings on the locations with canopy 0.5, satisfactory on sites with canopy 0.6 and unsatisfactory on sites with canopy 0.8, ten years after a heavy seed crop. Expressed differences in recruit heights between plots can be explained as a result of different levels of overstory tree density, gap disturbances and prevailing habitat conditions. Reduced levels of variation in recruit heights within sample plots are in line with other similar research that report close to normal distribution for initial natural regeneration, whereas on PRP 1 and 5 advanced regeneration displayed a shift to right-skewed height-classes distribution as the strongest individuals start to differentiate within the regeneration cohort (Vacek *et al.* 2014).

Silver fir and sycamore numbers and relative dominance in our study were comparable to numbers reported by Korpeľ (1978, 1989), who found 2,400–6,750 ind. ha<sup>-1</sup> of fir recruits in similar conditions. In the overstory the share of this species was 14%. Nagel *et al.* (2006) found similar numbers of silver

fir regeneration, slightly lower than those in Oheimb *et al.* (2005).

Our study found the regeneration was strongly aggregated horizontally, similar to other studies (Rozas 2003, Nagel *et al.* 2006, Paluch 2007, Szewczyk and Szwaagrzyk 2010, Vacek *et al.* 2010). The clustered nature of the recruit distribution was evident in our study not only near the canopy gaps, but also relatively far from them. Abundance and size of recruits of natural origin is strongly affected by the canopy closure of the parent overstory. Significantly higher species as well as spatial variability including height distribution form was documented in the break-up stage comparing to the optimum stage.

The recruits were significantly taller in the terrain depressions (pits) and slopes compared to those growing on mounds. This was even emphasized by the high soil skeleton content on mounds with numerous rock outputs, minimum amount of fine earth and lower water retention, both necessary for recruit growth (Vodde *et al.* 2010). Limiting growth of recruits on mounds is also connected with sensitivity to frost and drought (Wagner *et al.* 2010). This is in contrast to the situation in the Giant Mts., where taller regeneration and more vigorous growth was found on the elevated sites (Vacek *et al.* 2009). This results was likely due to different climatic conditions of the Giant Mts. and by soil fac-

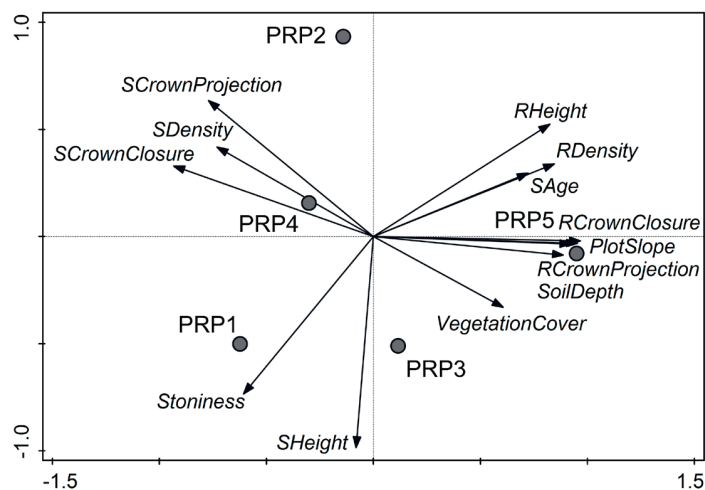


Fig. 6. Ordination diagram showing results of PCA analysis of relationships among canopy parameters (crown closure, crown projection) of recruits (marked as 'R') and stand (marked as 'S'), density, height, stand age, vegetation cover and research plot attributes (plot slope, stoniness, soil depth);  $\bullet$  indicate the research plots.

tors with much lower soil skeleton content. The quantity of the natural regeneration was also strongly modified by the topography and soil herb and moss cover found in this part of Central Sudetes (Vacek and Matějka 2003) as well as in the primeval and natural forests of the Slovakia in Vihorlatský prales Kyjov, Rožok and Havešová (Korpel 1989).

Results of multivariate analysis showed that mature stand canopy (crown projection, crown closure), soil depth and stoniness was important for recruit density and recruit canopy characteristics. Similar result were confirmed by many authors (cf. Madsen and Larsen 1997, Madsen and Hahn 2008), who demonstrated a significantly positive effect of increasing light levels on natural regeneration (Ammer *et al.* 2008, Sefidi *et al.* 2011, Bílek 2014 *et al.*). However, this relationship between mature stand canopy and the density of natural regeneration recruits is not linear and may vary considerably depending on local competition (Collet and Le Mogeudec 2007). Analysis also showed a negative effect from stony soil and positive effect of soil depth on the growth of recruits (Madsen and Larsen 1997, Diaci *et al.* 2005).

It has been shown that unmanaged old-growth forest stands support high variability of natural regeneration recruits concerning their height, tree species and spatial pattern. Natural regeneration is typically variable in time and space as result of ongoing gap dynamics with absent or very limited large-scale break-up of senescent parent stands. This is in accordance with other studies conducted in similar natural conditions in stands dominated by European beech. Therefore it is expected that multi-aged management regimes are better suited for the retention of structural and spatial attributes characteristic for these forest ecosystems.

## CONCLUSION

High variability of natural regeneration was documented on all studied plots. Natural regeneration of beech dominated stands was predominantly aggregated with rather uniform size structure within clusters of natural regeneration and more expressed differences

in heights of recruits among plots. Changes of horizontal structure are influenced mainly by microrelief types, competition of parent stand and soil parameters. The occurrence and growth of recruits was negatively influenced by parent stand density and canopy closure. Regeneration was in general more prospering on pits and slopes with more favourable moisture characteristics. This is in contrast to the situation in other parts of the Sudetes, where taller regeneration and more vigorous growth was found on the elevated sites (Giant Mts.). This results was likely due to different climatic conditions of the Giant Mts. and by soil factors with much lower soil skeleton content.

Acknowledgment: This study was supported by the Internal Grant Agency (IGA no. B0114), Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague.

## REFERENCES

- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachel D., McDowell N., Venetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.H., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N. 2010 – A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests – *For. Eco. Manage.* 259: 660–684.
- Ammer C., Stimm B., Mosandl R. 2008 – Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth – *Tree Physiol.* 28: 721–728.
- Barna M. 2011 – Natural regeneration of *Fagus sylvatica* L.: a Review – *Austrian J. For. Sci.* 128: 71–91.
- Bílek L., Remeš J., Zahradník D. 2009 – Natural regeneration of senescent even-aged beech (*Fagus sylvatica* L.) stands under the conditions of Central Bohemia – *J. For. Sci.* 55: 145–155.
- Bílek L., Bernate J.F., Remeš J. 2013 – National Nature Reserve Voděradské bučiny. 30 Years of Forestry Research – 1<sup>st</sup> ed. *Folia For. Bohemica*, Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o. 26: 86.
- Bílek L., Remeš J., Podrázský V., Rozenbergar D., Diaci J., Zahradník D. 2014 – Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia - the role of heterogeneity and microhabitat factors – *Dendrobiology*, 71: 59–71.



- Birkedal M., Fischer A., Karlsson M., Löf M., Madson P. 2009 – Rodent impact on establishment of direct-seeded *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* and *Quercus petraea* on forest land – Scand. J. For. Res. 24: 298–307.
- Bugmann H. 2001 – A review of forest gap models – Climatic Change, 51: 259–305.
- Clark P.J., Evans F.C. 1954 – Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations – Ecology, 35: 445–453.
- Collet C., Lanter O., Pardos M. 2001 – Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings – Ann. For. Sci. 58: 127–134.
- Collet C., Le Moguedec G. 2007 – Individual seedling mortality as a function of size, growth and competition in naturally regenerated beech seedlings – Forestry, 80: 359–370.
- Commarmot B., Bachofen H., Bundziak Y., Bürgi A., Ramp B., Shparyk Y., Sukhariuk D., Viter R., Zingg A. 2005 – Structures of virgin and managed beech forests in Uholka (Ukraine) and Sihlwald (Switzerland): a comparative study – For. Snow Lands. Res. 79: 45–56.
- Čermák P., Mrkva R. 2003 – Browsing damage to broadleaves in some national nature reserves (Czech Republic) in 2000–2001 – Ekológia (Bratislava), 22: 132–141.
- David F.N., Moore P.G. 1954 – Notes on contagious distributions in plant populations – Ann. Bot. London, 18: 47–53.
- Diaci J., Pisek R., Boncina A. 2005 – Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps – Eur. J. For. Res. 124: 29–36.
- Dolling A.H.U. 1996 – Interference of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) seedling establishment – For. Eco. Manage. 88: 227–235.
- Emborg J. 1998 – Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark – For. Eco. Manage. 106: 83–95.
- Franklin J.F., Mitchell R.J., Palik B. 2007 – Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry – General Technical Report NRS – 19. United States Department of Agriculture, Newtown Square, Pennsylvania.
- Gálhidy L., Mihók B., Hagyo A., Rajkai K., Stándovár T. 2006 – Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a temperate deciduous forest – Plant Ecol. 183: 133–145.
- Gömöry D., Hynek V., Paule, L. 1998 – Delineation of seed zones for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Czech Republic based on isozyme gene markers – Ann. Sci. For. 55: 425–436.
- Hopkins B., Skellam J.G. 1954 – A new method for determining the type of distribution of plant individuals – Ann. Bot. 18: 213–227.
- Hothorn T., Everitt B.S. 2014 – A handbook of statistical analyses using R – CRC Press: 456 pp.
- Jarčuška B. 2009 – Growth, survival, density, biomass partitioning and morphological adaptations of natural regeneration in *Fagus sylvatica*. A review – Dendrobiology, 61: 3–11.
- Kaufmann M. R., Linder S. 1996 – Tree physiology research in a changing world – Tree Physiol. 16: 1–4.
- Korpeľ Š. 1978 – [The initial phase of natural regeneration of beech stands] – Vedecké práce Výskumného ústavu lesného hospodárstva vo Zvolene, 23: 109–141 (in Slovak).
- Korpeľ Š. 1989 – [The primeval forests of Slovakia] – 1<sup>st</sup> ed. Bratislava, Veda – Slovenská akadémia vied: pp. 328 (in Slovak).
- Kozłowski T.T., Kramer P.J., Pallardy S.G. 1991 – The physiological ecology of woody plants – 1<sup>st</sup> ed. San Diego, Academic Press Inc.: 657 pp.
- Löf M., Welander N.T. 2004 – Influence of herbaceous competitors on early growth in direct seeded *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. – Ann. For. Sci. 61: 781–788.
- Madsen P. 1995 – Effects of soil water content, fertilization, light, weed competition and seedbed type on natural regeneration of beech *Fagus sylvatica* – For. Eco. Manage. 72: 251–264.
- Madsen P., Larsen J.B. 1997 – Natural regeneration of beech *Fagus sylvatica* L. with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content – For. Eco. Manage. 97: 95–105.
- Madsen P., Hahn K. 2008 – Natural regeneration in a beech-dominated forest managed by close-to-nature principles - a gap cutting based experiment – Can. J. For. Res. 38: 1716–1729.
- Menhinick C.F. 1964 – A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects – Ecol. 45: 859–861.
- Meyer P., Tabaku V., Lüpke B. von 2003 – Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder - Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft – Forstwiss. Cent. bl. 122: 47–58.
- Mičovský J. 2013 – [Regeneration of top beech stands in the Ďumbierské Tatry] – (In: Aktuálne problémy v zakladaní a pestovaní lesa, Ed: Bednárová D.), Sborník z medzinárodnej konferencii. Nový Smokovec 17. – 18. 10. 2013, Zvolen, NLC: 95–103 (in Slovak).
- Mikeska M. et al. 2000 – [Regional Plan of Forest Development – Forest Natural Region 24 – Sudetské mezihorí] – 1<sup>st</sup> ed. Brandýs n. L., ÚHÚL: pp. 283 (in Czech).

- Mountford M.D. 1961 – On E. C. Pielou's index of nonrandomness – *J. Ecol.* 49: 271–275.
- MZe 2013 – [Status report of forests and forest management in the Czech Republic in 2012] – 1<sup>st</sup> ed. Praha, Ministerstvo zemědělství: pp. 132 (in Czech).
- Nagel T.A., Svoboda M., Diaci J. 2006 – Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an oldgrowth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia – *For. Eco. Manage.* 226: 268–278.
- Oheimb G. von, Westphal C., Tempel H., Härdtle W. 2005 – Structural pattern of a near-natural beech (*Fagus sylvatica*) forest (Serrahn, northeast Germany) – *For. Eco. Manage.* 212: 253–263.
- Övergaard R. 2010 – Seed production and natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden – Ph.D. thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp, 74 pp.
- Paluch J. G. 2007 – The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.) - silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: A patch mosaic perspective – *For. Eco. Manage.* 253: 161–170.
- Peterken G. 1996 – *Natural Woodland* – 1<sup>st</sup> ed. Cambridge, Cambridge University Press: 540 pp.
- Petritan A.M., von Lüpke B., Petritan J.C. 2009 – Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings – *Eur. J. For. Res.* 128: 61–74.
- Pielou E.C. 1959 – The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations – *J. Ecol.* 47: 607–613.
- Pielou E.C. 1975 – *Ecological diversity* – 1<sup>st</sup> ed. New York, Wiley, 165 pp.
- 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 – [Silviculture III. Practical Methods of Silviculture] – 1st ed. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o. 952 pp (in Czech).
- Ripley B. D. 1981 – *Spatial statistics* – 1<sup>st</sup> ed. New York, John Wiley & Sons, 252 pp.
- Rozas V. 2003 – Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an old-growth beech-oak lowland forest in Northern Spain – *For. Eco. Manage.* 175 :182–194.
- Saniga M., Kralovič Š. 2009 – [The initial phase of natural regeneration of beech forest types in the group Fagetum pauper in the Small Carpathians] – *Acta Facultatis forestalis Zvolen*, 51: 29–42 (in Slovak).
- Sefidi K., Mohadjer M.R.M, Mosandl R., Copenheaver C.A. 2011 – Canopy gaps and regeneration in old-growth Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) stands, northern Iran – *For. Eco. Manage.* 262: 1094–1099.
- Shannon C.E. 1948 – A mathematical theory of communications – *Bell Syst. Technic. J.* 27: 379–423.
- Schmidt-Vogt H. 1985 – Struktur und Dynamik natürlicher Fichtenwälder in der borealen Nadelwaldzone – *Schweiz. Zeitschr. Forstw.* 136: 12.
- Simpson H. 1949 – Measurement of diversity – *Nature*, 163: 688.
- Szewczyk J., Szwagrzyk J. 2010 – Spatial and temporal variability of natural regeneration in a temperate old-growth forest – *Ann. For. Sci.* 67: 202.
- Szwagrzyk J., Czerwczak M. 1993 – Spatial patterns of trees in natural forests of East Central Europe – *J. Veg. Sci.* 4: 469–476.
- Szwagrzyk J., Szewczyk J., Bodziarczyk J. 2001 – Dynamics of seedling bank in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival – *For. Eco. Manage.* 141: 237–250.
- Šmelko S., Merganic J. 2008 – Some methodological aspects of the National Forest Inventory and Monitoring in Slovakia – *J. For. Sci.* 54: 10: 476–483.
- ter Braak C.J.F., Šmilauer P. 2002 – *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)* – Ithaca, NY, USA (www.canoco.com): Microcomputer Power.
- Vacek S., Matějka K. 2003 – Vegetation changes in beech and spruce stands in the Orlické hory Mts in 1951–2001 – *J. For. Sci.* 49: 445–473.
- Vacek S., Vacek Z., Schwarz O. *et al.* 2009 – [Regeneration of Forest Stands on Research Plots in the Krkonoše National Parks] – 1<sup>st</sup> ed. Folia For. Bohemica. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o.: 11: 288 pp (in Czech).
- Vacek S., Nosková I., Bílek L., Vacek Z., Schwarz O. 2010 – Regeneration of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. – *J. For. Sci.* 56: 541–554.
- Vacek S., Moucha, P. *et al.* 2012 – [Management of forest ecosystems in protected areas of the Czech Republic] – 1<sup>st</sup> ed Praha: Ministerstvo životního prostředí: 896 pp. (in Czech).
- Vacek Z., Vacek S., Remeš J., Štefančík I., Bulušek D., Bílek L. 2013 – [Structure and development of forests in NNR Tčkov - Protected Landscape Area, Czech Republic] – *Lesnický časopis – For. J.* 59: 249–264 (in Czech).
- Vacek Z., Vacek S., Bílek L., Král J., Remeš J., Bulušek D., Králíček, I. 2014 – Ungulate Im-

- 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.
- Vodde F., Jögiste K., Gruson L., Ilisson T., Köster K., Stanturf J. 2010 – Regeneration in windthrow areas in hemiboreal forests: the influence of microsite on the height growths of different tree species – *J. For. Res.* 15: 55–64.
- Wagner S. 1999 – Ökologische Untersuchungen zur Initialphase der Naturverjüngung in Eschen-Buchenmischbeständen – Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt. BD. 129. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt.
- Wagner S., Collet C., Madsen P., Nakashizuka T., Nyland R. D., Sagheb-Taleb K. 2010 – Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects – *For. Eco. Manage.* 259: 2172–2182.
- Yaussy, D. A. 2000 – Comparison of an Empirical Forest Growth and Yield Simulator and a Forest Gap Simulator Using Actual 30-Year Growth from Two Even-Aged Forests in Kentucky – *For. Eco. Manage.* 126: 385–398.
- Zeibig A., Diaci J., Wagner S. 2005 – Gap disturbance patterns of a *Fagus sylvatica* virgin forest remnant in the mountain vegetation belt of Slovenia – *For. Snow Lands. Res.* 79: 69–80.
- Zukrigl K. 1991 – Succession and regeneration in the natural forests in Central Europe – *Geobios*, 18: 202–208.

**5.2. *Struktura lesních porostů***

**5.2.1. Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes**

**3.** VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., REMEŠ J., ŠTEFANČÍK I. (2015): Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology*, 73: 33–45.



*Zdeněk Vacek, Stanislav Vacek, Lukáš Bílek, Jiří Remeš,  
Igor Štefančík*

## Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes

*Received: 13 December 2013; Accepted: 25 September 2014*

**Abstract:** The article describes horizontal structure of the tree layer, natural regeneration, snags and crown projections of natural beech stands on three permanent research plots in the wide altitudinal range in the Krkonoše Mts (Czech Republic). The spatial structure was classified from 1980 to 2010 and subsequently the prediction of spontaneous development with an outlook for 30 years (to 2040) was done by growth simulator. Hopkins-Skellam index, Pielou-Mountford index, Clark-Evans index and Ripley's *K*-function were calculated. Further, the vertical structure and total diversity index was evaluated. The horizontal structure of individuals in the tree layer had not changed significantly during the monitored years. Tree spatial pattern of the lowest altitude lying herb-rich beech forest was mostly regular to random, in acidophilous mountain beech forest predominantly random and in fragments of beech groups around the timberline aggregated. Juvenile growth on all investigated plots was distributed aggregated and snags randomly. The horizontal structure of crown projection centroids had always higher values toward the regularity than tree layer and was random to regular. The result of principal component analysis also confirmed that spatial pattern was dependent on the altitude, but also on the number of trees.

**Additional key words:** European beech (*Fagus sylvatica* L.), spatial pattern, structural indices, forest dynamics, development prediction

**Addresses:** Z. Vacek, S. Vacek, L. Bílek, J. Remeš, I. Štefančík, Czech University of Life Sciences, Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, 165 21 Prague, Czech Republic, e-mail: [vacekz@fld.czu.cz](mailto:vacekz@fld.czu.cz)  
I. Štefančík, National Forest Centre, T.G. Masaryka 22, 460 01 Zvolén, Slovak Republic

### Introduction

Modifications of spatial patterns of important forest attributes such as living mature trees and their crowns, deadwood and natural regeneration along altitudinal gradient may result from various environmental conditions such as climate, edaphic conditions, disturbance regime and human impact.

Surprisingly these aspects have been studied along extensive altitudinal gradients worldwide (Barrera et al. 2000; Motta et al. 2006; Holeksa et al. 2007; Girardin et al. 2014), but less information has been gathered from temperate zone with special focus on beech dominated forests.

Due to its ecological plasticity and broad ecological amplitude European beech (*Fagus sylvatica* L.) occurs

over a wide range of mesic soils, with pH ranging from 3.5 to over 7.0, and humus form mull to mor with the exception of pseudogleys, or soils with reducing conditions within 20 cm from the soil surface (Le Tacon 1981; Otto 1994). In central Europe beech dominates the major and central part of the moisture and nutrient range of forests and is absent only where rain is insufficient, or where the soil is too dry (Ellenberg 1996). In the conditions of the Czech Republic, beech occurred originally in the submontane, montane and subalpine zones from 300 m a.s.l. to 1300 m a.s.l. (Neuhäuslová et al. 1998), but was on most sites replaced by Norway spruce (*Picea abies* /L./ Karst) as economically more interesting species. In the present Czech Republic, the representation of beech has been reduced from more than 40% of the natural representation to less than 8% today (Ministry of Agriculture of the Czech Republic 2013) and most beech forest have been modified in their tree species composition and structure.

In Central European conditions extensive remnants of old-growth beech forests remain to a larger extent in the Carpathians, but in the absence of strong human impact valuable examples of natural or near-natural beech stands are also known from the Central European middle-mountains including also the mountain range of the Sudetes (Jeník 1998). Man-made forest stands mostly have lower volumes of dead wood (standing and fallen) – (Christensen et al. 2005), simplified DBH and age structure and regular distribution of trees, while natural forest stands that originate from natural regeneration (from seeds, vegetative sprouts or by layering) usually have an aggregated or randomly irregular initial distribution (Vacek et al. 2010a, 2010b) and generally higher structural heterogeneity (Rademacher et al. 2001; Rozas 2006). In the course of stand development this type of distribution changes toward moderately regular distribution in favourable environmental conditions (Korpeľ 1995; Wolf 2005), while in less favourable conditions more irregular or aggregated structures are expected (Vacek et al. 2010b).

Commonly, structural indices and functions are used to study the structure of forest stands. In numerous studies on horizontal structure of forest stands, distribution indices based on a distance of trees to the nearest neighbour have frequently been used for a long time. Probably the best-known aggregation index  $R$  (Clark and Evans 1954) compares the actual distance of a tree to its nearest neighbour with a distance fulfilling the condition of purely random stand structure given by the Poisson probability distribution. Frequently are also used distribution indices based on a distance between a randomly selected point and actual positions of trees. The first index of this type was proposed by Hopkins and Skellam (1954); it is based on the principle that the

population has a random distribution in case that the distribution of distances from any point to its nearest neighbour coincides with the distribution of distances from a randomly selected tree to its nearest neighbour. The same principle was applied e.g. by Mountford (1961).

In the seventies of the 20<sup>th</sup> century the first distribution functions were proposed (Geyer 1999) with the objective to express the horizontal structure in a continuous way. Their advantage is that they document the intensity of particular types of distribution to various distances (Pretzsch 2009). The frequently used  $K$ -function (Ripley 1977) shows the mean value of the number of individuals situated at a distance smaller than or equal to  $r$  from a randomly chosen individual.

Conversely, a relatively small number of authors have dealt with indices describing the vertical structure (Ferris-Kaan et al. 1998; Weber 1999). The Arten-profil index (Pretzsch 1992) is based on combinations of the Shannon index of species diversity divided into three storeys. Neumann and Starlinger (2001) proposed the vertical evenness index based on tree distribution into four stand layers closely related to their crown projections.

To evaluate the overall diversity of forest stand by means of complexity indices is more suitable than the above-mentioned structural indices aimed at one component of the stand structure only. Complexity index (Holdridge 1967) is calculated as the product of dominant height, basal area, tree number and species number, but data on tree distribution are missing in this index (Neumann and Starlinger 2001). The stand diversity index (Jaehne and Dohrenbusch 1997) is based on the combination of species composition, vertical and horizontal structure and crown differentiation. An extensive overview of indices concerning stand structure diversity is shown for instance in the work of McElhinny et al. (2005).

In the National park of the Krkonoše Mts. the near-natural management increasingly makes use of natural processes in forest stands, especially of natural regeneration, either spontaneous or controlled (Kooijman et al. 2000). However, such approach requires deep knowledge of the structure and development of near-natural forest stands in the particular forest stand types. Hence, structural characteristics of autochthonous beech stands at different altitudes may be an important source of knowledge for forest managers and conservationists.

The object of this paper was to evaluate forest structure with different habitat and stand characteristics on three permanent research plots (PRP) representing fragments of autochthonous stands in herb-rich beech forests, acidophilous beech forests and in beech groups around the timberline in the eastern Krkonoše Mts. including prediction of their develop-

ment by 2040. The aim of our study was to demonstrate the impact of altitude (climatic and edaphic habitat conditions) on the horizontal structure of beech stands in the optimum to the initial break up stage left to be regulated by natural processes.

## Materials and Methods

### Site descriptions

The study was conducted on three permanent research plots (PRP) situated in the 1<sup>st</sup> zone of the eastern part of the Krkonoše National Park, Czech Republic. The National Park is covering area of 550 km<sup>2</sup> and is located on the Czech-Polish border, in Krkonoše Mts. The parent rock is formed mainly by

granite, mica schist and phyllite. At the lowest altitudes Cambisols are dominant and above 1,000 m Podzols prevail. Average annual precipitation varies with altitude and aspect from 860 mm to 1260 mm, mean annual temperature decreases with altitude from 6.1°C to 2.6°C.

PRPs were established on given sites in order to cover wide altitude range of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in this locality from herb-rich beech forests (PRP 31) to acidophilous mountain beech forests (PRP 29) and beech forests under the pronounced summit phenomenon (PRP 27). PRPs were established in 1980 and they are 50 × 50 m in size, i.e. 0.25 ha. Fig. 1 shows the localization of PRPs and Table 1 shows the basic characteristics of particular forest stands.

Table 1. Overview of basic characteristics of particular forest stands (according to forest management plan, stand 2014)

Plot name	GPS	Tree species	Age	Height (m)	DBH (cm)	Volume (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altitude (m)	Exposure	Gradient (°)	Forest type	Air pollut. zone
31 U Hadí cesty F	50°40'02" N 15°53'02" E	beech	157/	30	44	407	740	NE	23	6B9	D
		maple	15	28	40	42					
		spruce		32	42	21					
29 U Bukového pralesa B	50°38'44" N 15°52'14" E	beech	174/	26	48	212	950	SE	16	6S1	C
		spruce	24/10	29	47	24					
27 U Bukového pralesa A	50°38'57" N 15°51'46" E	beech	174/	15	31	85	1 030	SW	3	6Z0	C
		spruce	31/18	19	34	45					
		rowan		15	22	2					

Explanatory notes: Age – age of trees in particular tree layers; 6Z0 – dwarf spruce-beech forest growing on the ridge, 6S1 – acid spruce-beech forest with broad buckler fern, 6B9 – rich spruce-beech forest growing on the slope; air pollution threat zones C – 2–5% of trees die per year, D – 0–2% of trees die per year.

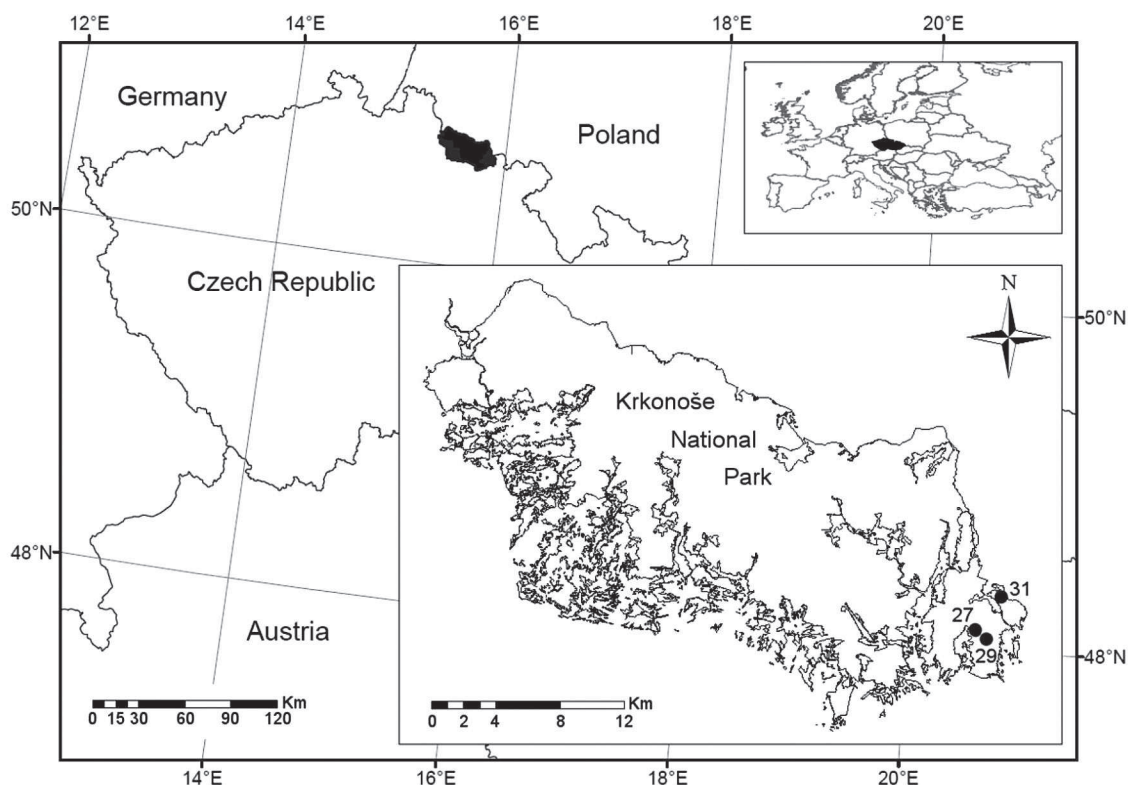


Fig. 1. Localization of permanent research plots in the Krkonoše National Park

On the lowest-lying PRP 31 the upper storey is entirely composed of beech. Mean height of the stand is 24.4 m (top height 29.0 m – 95% quantile of tree heights), mean breast-height diameter (DBH<sub>1.3</sub>) is 41.2 cm ± 10.4 S.D. and stocking 7. The soil type is modal Cambisol. In 2014 the standing volume amounted to 394 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>, total current increment was 6.5 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>.year<sup>-1</sup> and total mean increment was 2.26 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>.year<sup>-1</sup>. On PRP 29 the upper storey is dominated by beech (97%) with admixture of spruce (3%). Mean height of the stand is 11.9 m (top height 26.5 m), mean DBH<sub>1.3</sub> 26.4 cm ± 19.5 S.D. and stocking 8. The soil type is modal Cambisol. In 2014 the standing volume amounted to 436 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>, total current increment was 4.9 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>.year<sup>-1</sup> and total mean increment was 2.09 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>.year<sup>-1</sup>. On the highest altitude lying PRP 27 the upper storey is dominated by beech (96%) with admixture of rowan *Sorbus aucuparia* L. (3%) and spruce (1%). Mean height of the stand is 11.2 m (top height 14.6 m), mean DBH<sub>1.3</sub> 26.2 cm ± 7.5 S.D. and stocking 6. The soil type is modal Cryptopodzol. In 2010 the standing wood volume amounted to 218 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>, total current increment was 3.8 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>.year<sup>-1</sup> and total mean increment was 1.12 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>.year<sup>-1</sup>.

## Data collection

To determine the structure and especially position of all trees, natural regeneration and snags on PRPs was recorded using the FieldMap technology and equipment (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.). The measurement of tree layer comprised all individuals whose breast-height diameter over bark was DBH<sub>1.3</sub> ≥ 4 cm. These secondary characteristics were also measured in trees: DBH<sub>1.3</sub>, height of the tree, height of the green crown setting with a hypsometer Laser Vertex and crown projection at least at 4 points along the crown perimeter. All measurements of tree layer were repeated every fifth year from 1980 to 2010 (with the exception of the first 10-year period) with standard dendrometric methodology (Šmelko 2007). On each PRP one transect of 50 × 5 m in size (250 m<sup>2</sup>) was established for the study of horizontal structure of natural regeneration (seedling from 10 cm height to saplings with DBH<sub>1.3</sub> < 4 cm). The transect was outlined so that it would represent the average frequency and maturity of advance growth on the entire PRP.

## Data analysis

Horizontal structure was evaluated on the particular plots separately for natural regeneration and for the tree layer. Hopkins-Skellam index (Hopkins and Skellam 1954), Pielou-Mountford index (Mountford 1961), Clark-Evans index (Clark and Evans 1954)

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

Index	Mean value	Aggregation	Regularity
Hopkins-Skellam	A = 0.5	A > 0.5	A < 0.5
Pielou-Mountford	α = 1	α > 1	α < 1
Clark-Evans	R = 1	R < 1	R > 1

and Ripley's *K*-function (Ripley 1977) were calculated. The horizontal structure of the tree layer is related to the years 1980, 2010 and 2040, that of natural regeneration to 2010, snags and crown projection to 1980 and 2010. The criteria of structural indices are given in Table 2. For a completely random distribution of points  $K(r) = \pi r^2$  is applicable. In case that the value  $K(r)$  calculated from real data is higher than the expected value, it can be explained as a trend of forming point clusters at a distance  $r$ . Inversely, the lower  $K(r)$  value indicates a trend of repulsion, i.e. the formation of regular point structures.

To calculate these characteristics describing the horizontal structure across the plot the PointPro 2.1 program (Copyright 2010 Daniel Zahradnik) was used. The test of the significance ( $\alpha=0.05$ ) of deviations from the values expected for random distribution of points was performed by Monte Carlo simulation. The mean values of *K*-function were estimated as arithmetic means from *K*-functions computed for 1 999 randomly generated point structures. In the results statistically significant values (exceeding the confidence interval) are designated with asterisk.

The prediction of the horizontal structure of the tree layer with an outlook of 30 years, using the simulation of spontaneous development and assuming the ecologically stable environment, was done by means of the SIBYLA growth simulator of forest biodynamics (Fabrika 2005). Individual tree data including their age and coordinates were used as source data. Soil moisture and nutrients were derived from the typological classification system. Climatic information was obtained from a nearby meteorological station at Rýchory. For a higher statistical significance of prediction the 36× repetition of simulation was used (6× repetition of structure generation, 6× repetition of prognosis) – (Špulák and Souček 2010). The arithmetic mean of variables from repeated simulations was calculated from the resultant value and then the simulation most approaching the mean was chosen. Stand diversity was evaluated by the following indices: Arten-profil index (Pretzsch 1992), diameter and height differentiation index (Füldner 1995), where the values range is between 0–1, when 0 represents minimum and 1 the maximum one and total diversity index (Jaehne and Dohrenbusch 1997), where values  $B \geq 9$  indicate rich structure, and the index value below 4 indicates a monotonous stand structure. Next, crown projection area and crown closure



(canopy overlying the forest floor) was derived and stand density index (SDI) was calculated as measure of stand density (Crookston and Stage 1999). Situational maps were made in ArcGIS program (Copyright 1995-2010 Esri).

Unconstrained principal component analysis (PCA) in Canoco for Windows 4.5 program (ter Braak and Šmilauer 2002) was used to analyze relationships among basic mensurational characteristic, slope of terrain, altitude, age of stand, time and all structural diversity with emphasis on horizontal structure in order to reveal similarity of all records. Data were log-transformed, centered and normed before the analysis. The results of the PCA analysis

were visualized in the form of an ordination diagram constructed by CanoDraw program.

## Results

### PRP 31

Almost the entire plot of the autochthonous beech stand has a two-storey structure while single trees of the middle storey occur only locally and sparsely. The tree layer is composed only of beech with 236 trees.ha<sup>-1</sup> (SDI 0.50). Fig. 2 shows the horizontal structure of this stand in 2010. The total per-hectare crown projection area is 2.06 ha at present and

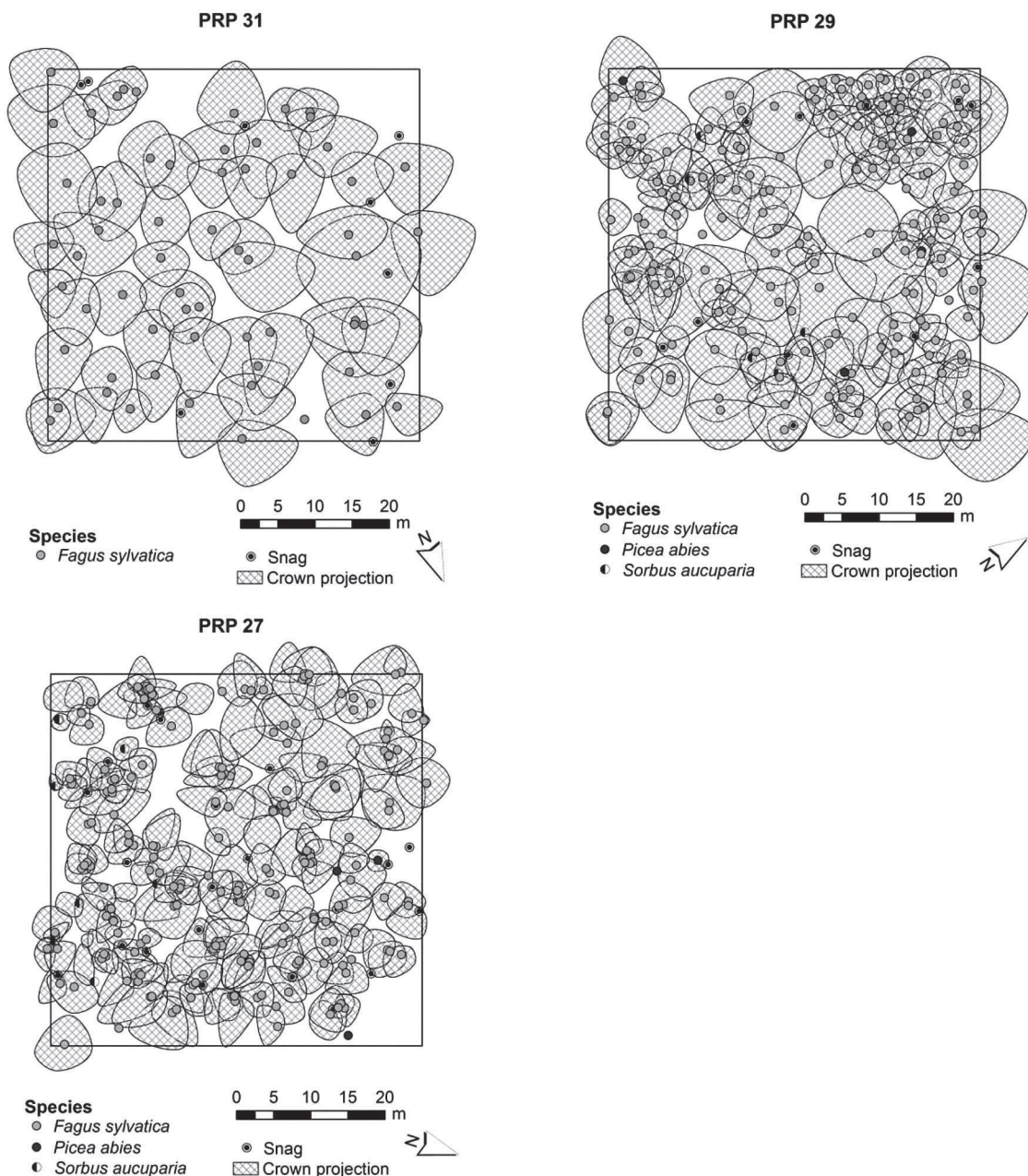


Fig. 2. Horizontal structure of the tree layer of the beech forest on PRP 31, 29 and 27

Table 3. Indices describing the horizontal structure of tree layer, natural regeneration, crown projection and snags on PRPs

Index	PRP	Tree layer 1980	Tree layer 2010	Tree layer 2040	Regeneration 2010	Crown p. 1980	Crown p. 2010	Snags 1980	Snags 2010
A H&Si	31	0.367*	0.319*	0.285*	0.688*	0.293*	0.313*	0.408	0.463
	29	0.450	0.533	0.493	0.640*	0.499	0.449	0.543	0.570
	27	0.705*	0.724*	0.685*	0.722*	0.485*	0.462	0.654	0.451
$\alpha$ P&Mi	31	0.881	0.737*	0.711*	2.102*	0.682*	0.721*	1.093	1.214
	29	1.014	1.129	1.096	1.670*	1.220	1.021	1.216	1.329
	27	1.722*	1.654*	1.636*	2.676*	1.119	1.019	1.911	1.073
R C&Ei	31	1.267*	1.276*	1.383*	0.892*	1.373*	1.352*	1.275	1.250
	29	1.115	0.996	1.054	0.840*	0.982	1.141*	1.113	1.092
	27	0.746*	0.647*	0.724*	0.788*	1.041	1.122*	0.881	1.154

\* Statistically significant

crown closure is 0.87. Neither of these two values has almost changed over 30 years of study. The total per hectare number of natural regeneration recruits is 73 800: beech accounts for 68%, sycamore maple *Acer pseudoplatanus* L. for 22% and rowan for 9% whereas the representation of the other species (Norway spruce, European ash /*Fraxinus excelsior* L./ and red elderberry /*Sambucus racemosa* L./) is below 1%. As a result of the relatively slow and irregular opening-up of canopy height and diameter differenti-

ated natural regeneration is gradually formed there. Crown projection area and crown closure of natural regeneration are 0.12 and 0.10 ha, respectively. Beech, European ash and sycamore maple regeneration is mostly concentrated into biogroups. The other tree species are mostly interspersed as single trees but are also in clumps.

Table 3 documents index values of the horizontal structure of individuals of the tree layer. According to all three calculated structural indices (Hopkins-Skel-

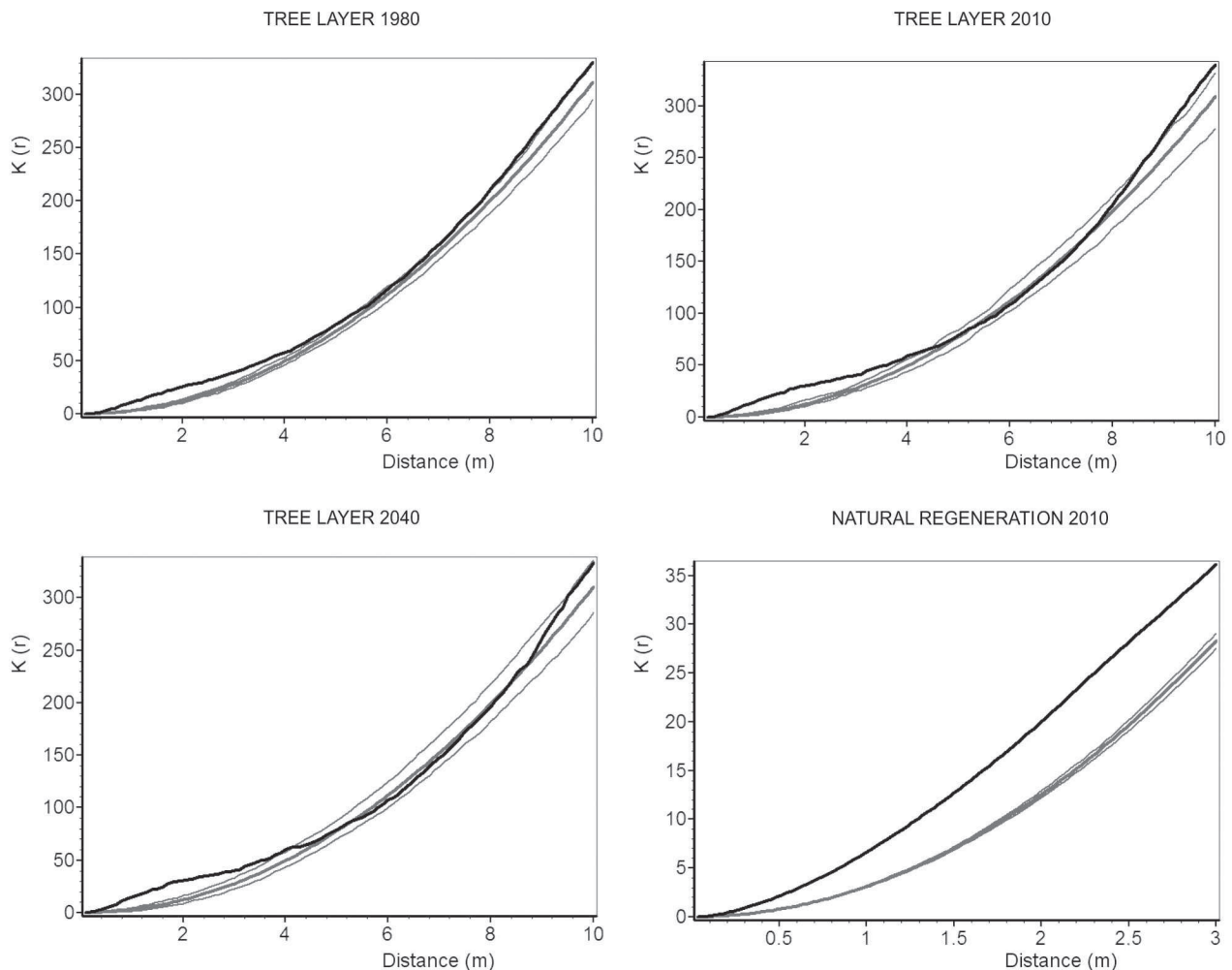


Fig. 3. Horizontal structure of beech stand on PRP 31 – U Hadí cesty F expressed by  $K$ -function

Table 4. The development of index values of tree layer on PRPs to 2010 and 2040 after prediction of spontaneous development

PRP	Year	A (Pi)	TM <sub>d</sub> (Fi)	TM <sub>h</sub> (Fi)	B (J&Di)
31	1980	0.638	0.316	0.172	5.520
	2010	0.638	0.342	0.159	4.926
	2040	0.628	0.297	0.140	4.595
29	1980	0.382	0.329	0.224	6.161
	2010	0.452	0.404	0.311	7.399
	2040	0.562	0.466	0.387	8.364
27	1980	0.467	0.256	0.145	6.645
	2010	0.508	0.259	0.224	6.943
	2040	0.521	0.273	0.265	7.154

Explanatory notes: A (Pi) – vertical Arten-profile index, TM<sub>d</sub> (Fi) – index of diameter differentiation, TM<sub>h</sub> (Fi) index of height differentiation, B (J&Di) – total diversity index

lam, Pielou-Mountford and Clark-Evans) the distribution of individuals of the tree layer on this PRP is moderately regular. The moderately regular distribution of the tree layer individuals according to their distance (spacing) is also shown by Ripley's *K*-function while at a smaller spacing (less than 4 m) the tree distribution on the plot is regular (Fig. 3). The horizontal structure of this stand has been moderately regular since the beginning of the observation and with the progressive dynamics of the stand the trend of regularity has been slightly increasing. Standing dead wood was from 1980 to 2010 distributed randomly and centroids of crown projection were regular. Table 3 also documents index values of the horizontal structure of natural regeneration recruits. According to all three calculated structural indices natural regeneration on this PRP is aggregated. The clumped distribution of natural regeneration recruits according to their distance is also shown by Ripley's *K*-function (Fig. 3).

Table 4 documents the values of structural indices (A – Arten-profil index, TM<sub>d</sub> – diameter differentiation index, TM<sub>h</sub> – height differentiation index and B – total diversity index) in the autochthonous European beech forest with interspersed sycamore maple on PRP 31 – U Hadí cesty F. It is a stand with high vertical diversity that has hardly changed during the stand development. Medium diameter and very low height differentiation of the stand will be decreasing from now on. Total diversity of this stand was intermediate at the beginning of the observation and it has slightly decreased with progressive dynamics, which is caused by the absence of growing-up natural regeneration.

### PRP 29

The number of individuals of the tree layer is 716 trees.ha<sup>-1</sup> (SDI 0.74) when the number of trees has increased more than twice since 1980. At present crown projection area reaches the value of 3.32 ha and crown closure 0.96. The total per hectare num-

ber of natural regeneration recruits is 13,320: beech accounts for almost 100% while the share of rowan and Norway spruce less than 1%. Crown projection area and crown closure of natural regeneration are 0.51 and 0.25 ha, respectively. Rowan and spruce recruits are individually admixed.

According to all three calculated structural indices all individuals of the tree layer are distributed randomly on this PRP (Table 3, Fig. 2). The random distribution of individuals of the tree layer according to their distance (spacing) is also shown by Ripley's *K*-function at a tree spacing from 1 m; at a smaller spacing the tree distribution on the plot is aggregated (Fig. 4). A more detailed analysis of the upper and lower storey indicates that codominant and dominant trees have a random distribution showing an inclination towards regularity (HS = 0.486, PM = 1.088, CE = 1.102). On the other hand, the horizontal structure of shaded and intermediate trees is aggregated at a significance level of 95% (HS = 0.661, PM = 1.658, CE = 0.945). *K*-function also confirms the aggregated distribution of the lower storey (random distribution to a distance of 3 m). In the last 15 years several tens of trees have passed from the growth stage of young-growth stand to the small pole stage, which has accentuated the random distribution of trees to a larger extent. Random distribution is expected in several subsequent years. On the contrary, with accelerated disintegration of the upper storey several growing-up groups would create an aggregated structure. Both, the horizontal structure of crown projection centroids and snags is random. Spatial distribution of natural regeneration on this PRP is aggregated according to selected structural indices (Table 3), and also according to the Ripley's *K*-function (Fig. 4).

PRP 29 is characterized by medium vertical diversity that is slowly increasing with ongoing disintegration of the stand and with the onset of a new forest generation. Diameter differentiation index documents a stand of medium and/or low differentiation in 2010. Based on the TM<sub>h</sub>, this stand can be considered as intermediately differentiated. It is so,

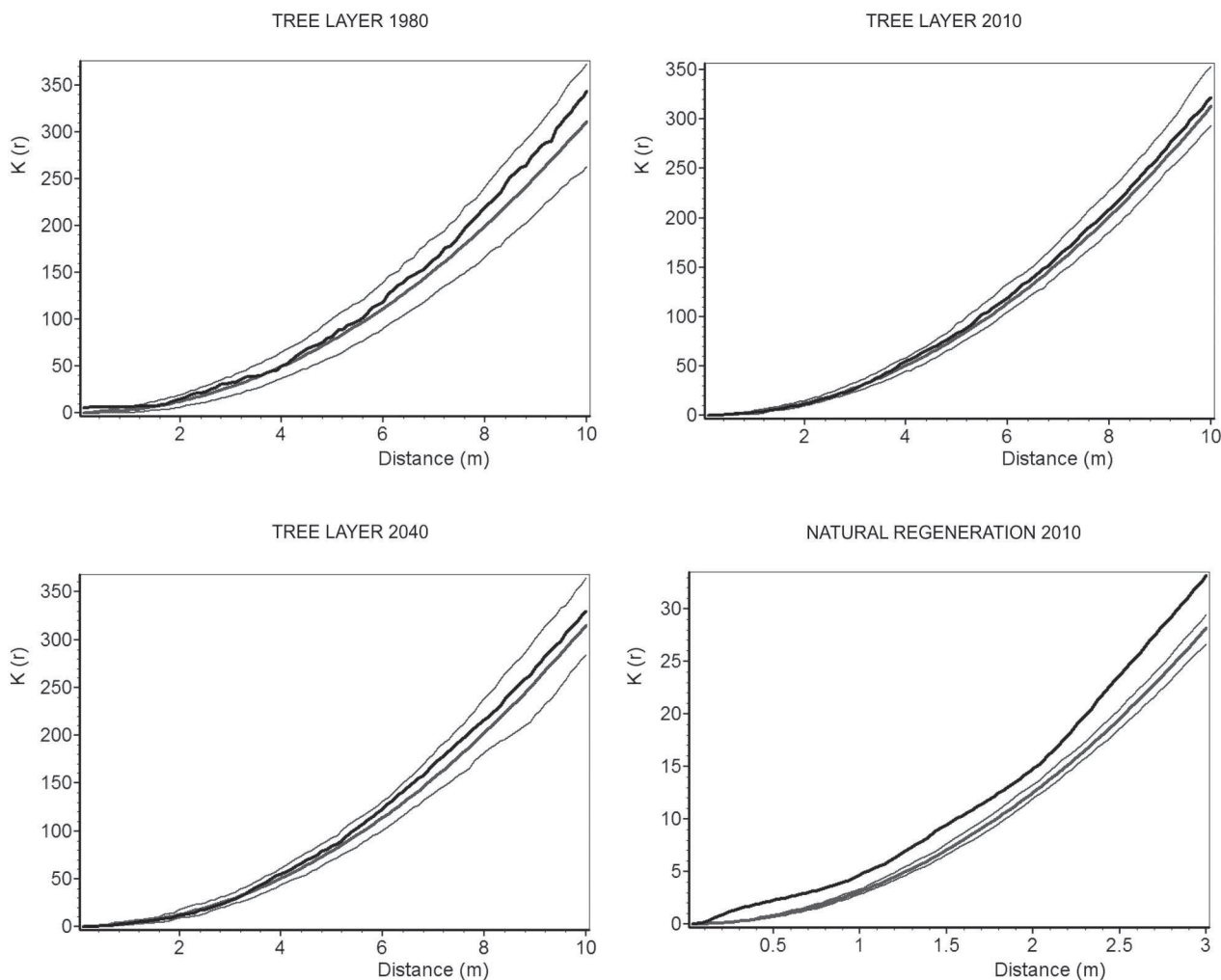


Fig. 4. Horizontal structure of beech stand on PRP 29 – U Bukového pralesa B expressed by  $K$ -function

because the height of the overwhelming majority of trees distinctly deviates from the mean height of the stand ( $11.83 \text{ m} \pm 6.14 \text{ S.D.}$ ), only a few trees have a height around this mean. Both values of structural differentiation show a steady increase (Table 4.). Total diversity of this forest was intermediate at the beginning of the observation while it is increasing with ongoing disintegration of the stand. With the gradual growing up of further trees to the upper storey a change in the stand structure from uneven structure to relatively rich structure is to be expected.

### PRP 27

The total number of individuals of the tree layer per hectare was 768 (SDI 0.79). At present the value of crown projection area is 2.26 ha and that of crown closure is 0.90. The total per-hectare number of natural regeneration recruits is 47,960 while beech accounts for 95%, rowan for 4% and Norway spruce for 1%. Crown projection area of natural regeneration is 0.05 and crown closure of natural regeneration is 0.06 ha.

Spatial pattern of the tree layer is aggregated (Fig. 2, Table 3), which is also true for the natural regeneration on this PRP. The distribution of individuals of the tree layer and natural regeneration indicated by Ripley's  $K$ -function is shown on Fig. 5; in the spacing range of 5–9 m the tree distribution across the plot is random, at lower and higher spacing aggregated. Distribution of natural regeneration is aggregated by  $K$ -function. The horizontal structure of crown projection centroids was random to regular and had much more higher values towards the regularity than tree layer. Standing dead wood on PRP 27 showed again random spatial pattern. Simulations of spontaneous development of the horizontal structure do not reveal any pronounced changes in the future.

Table 4 documents the values of structural indices in an autochthonous beech stand with rowan admixture and interspersed spruce on PRP 27. It is a stand of medium vertical diversity that will increase only slightly within 60 years of development with oscillations. Diameter and height differentiation of the stand is relatively low and it will gradually increase in the years to come. These both values of TM index

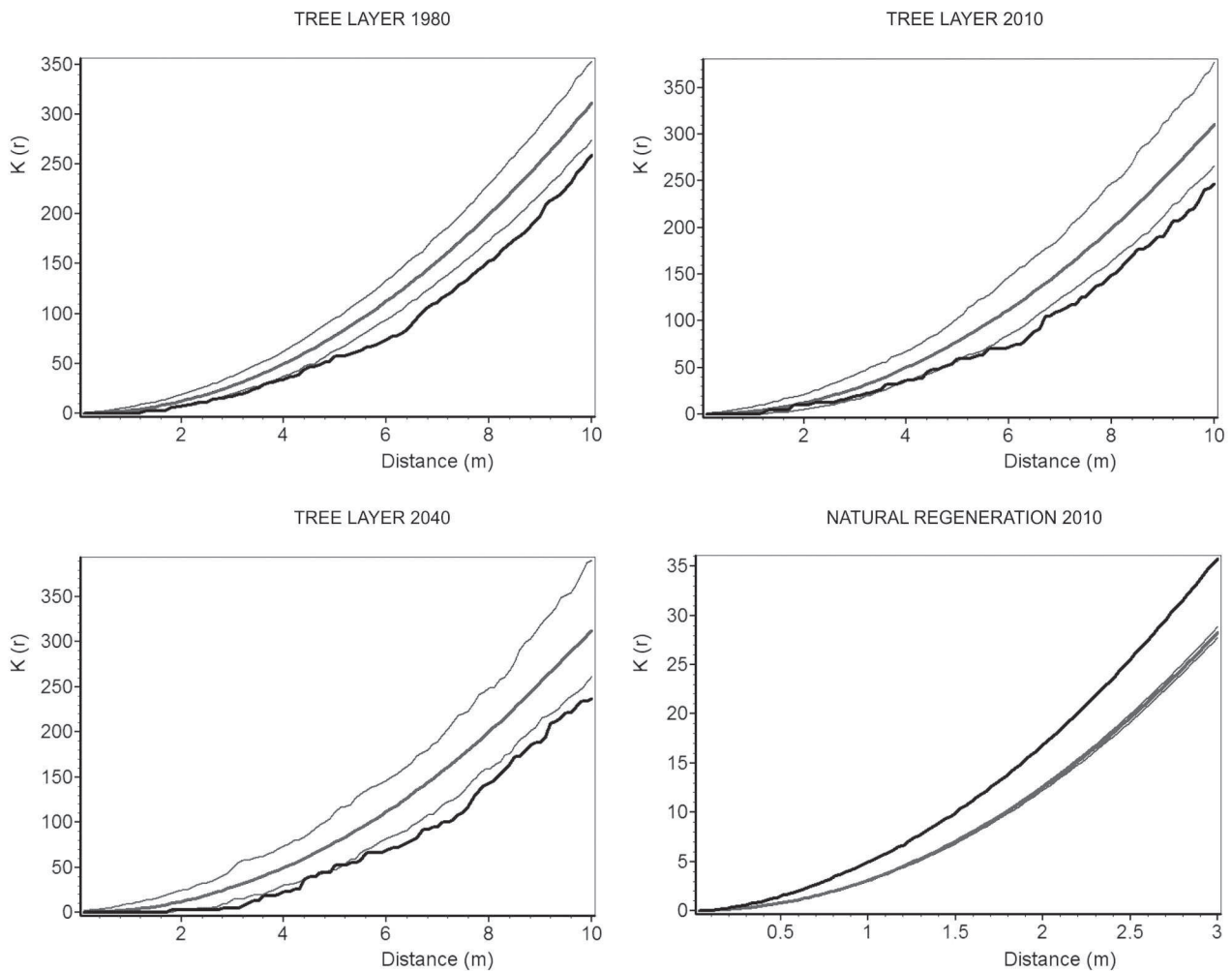


Fig. 5. Horizontal structure of the beech stand on PRP 27 – U Bukového pralesa A expressed by K-function

are the lowest determined values on all PRP. Total diversity of this stand reached mean values at the beginning of the observation (irregular structure) while it has slowly been increasing with ongoing disintegration of the stand and subsequent growing-up of natural regeneration.

Results of the PCA analysis are presented in the form of the ordination diagram on Fig. 6. The first ordination axis explained 53%, the first two axes together 78% and the first four axes together 98% variability of data. The first axis  $x$  represented altitude and slope, together with live tree density, tree height and  $DBH_{1.3}$ . Second axis  $y$  represented the course of time (since 1980 till 2040) and average age of stand with canopy (crown projection area and crown closure). Number of trees and altitude were positively correlated ( $P < 0.05$ ) to one another with aggregation indices (or negatively with Clark-Evans index). Average height of trees was positively correlated with  $DBH_{1.3}$  and Arten profile index, while these parameters were negatively correlated with Total diversity index. Indicators of canopy and partially height with diameter differentiation are increasing in the course of time, while average age of living trees in the stand

is decreasing in the time, namely due to new recruits. The dynamics of parameters in the course of 60 years was remarkable especially for PRP 29 as marks of each record are relatively distant from one another (move from the break up to growing up stage), whereas marks for PRP 31 representing the optimum stage were relatively close together in the diagram.

## Discussion

The horizontal distribution of spruce trees in a montane zone, particularly in the timberline area, was studied by many authors (e.g. Holeksa et al. 2007; Pittner and Saniga 2008), but to the spatial structure of mountain beech forests has been paid less attention (cf. Vacek and Hejcman 2012). On all investigated plots all used indices (Hopkins-Skelam index, Pielou-Mountford index, Clark-Evans) were in the interval of values indicating aggregated through random to regular distribution of trees. Tree distribution on PRP 31 in biostatic developmental stage showed a tendency of regular spatial pattern (from 3 m). Regular spacing is often the result of

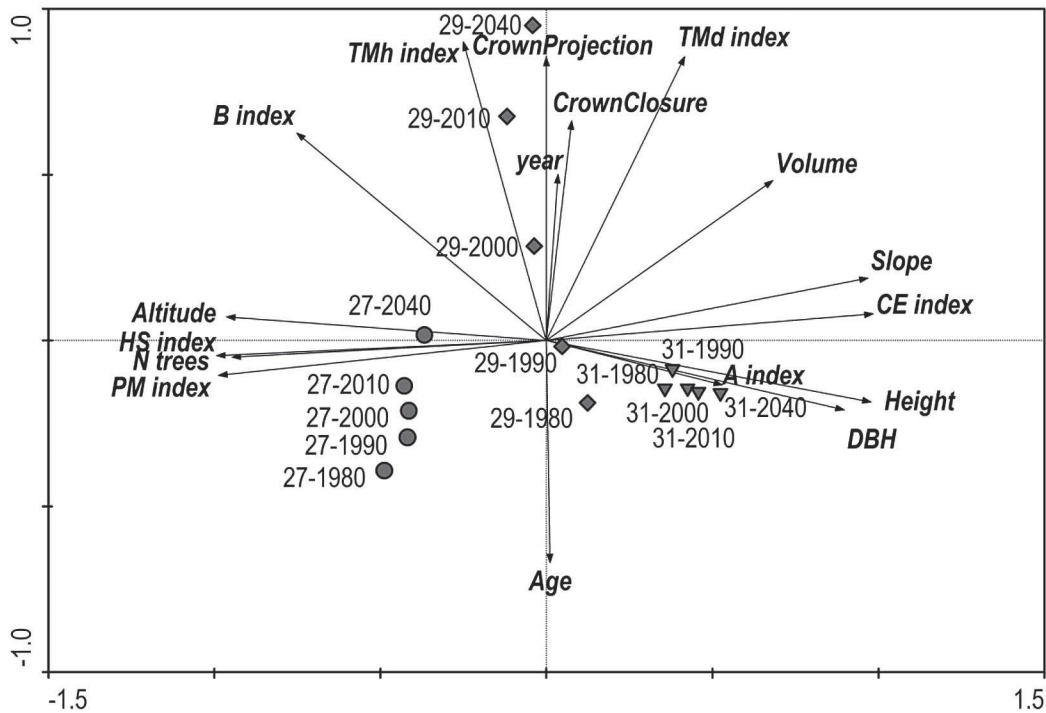


Fig. 6. Ordination diagram showing results of PCA analysis of relationships among living trees characteristics, stand parameters, structural indexes and time

competition of neighbouring trees. Regularity in distribution of the upper storey trees was also observed in beech forests in Slovenia (Rugani et al. 2013). Random distribution of all individuals of the tree layer prevails on PRP 29 situated at a lower altitude, which is result of disintegration of the overstorey. Spatial analyses documented that the upper storey is distributed randomly showing an inclination towards regularity but trees in the lower storeys have a clumped distribution. This spatial pattern was also observed in other natural beech forests (von Oheimb et al. 2005; Commarmot et al. 2005). An inclination towards aggregation in the lower storey is a result of the successful aggradation of natural regeneration in canopy gaps (Zeibig et al. 2005). Shift from significantly aggregated distribution of new recruits through random to regular in large sized trees ( $DBH_{1.3} > 32.5$  cm) was also confirmed in near-natural beech forests in France (Wijdeven 2004). The aggregated spatial pattern of tree layer individuals on PRP 27 at the altitude 1 030 m a.s.l. is the effect of former intensive cattle grazing (Vera 2000) and summit phenomenon with harsh climate conditions. Trees are distinctly aggregated to a distance of 4 m and subsequently from 8 m. In these extreme conditions trees grow in biogroups; natural regeneration of beech is also more successful in the shelter of larger trees. This trend of deviation from random distribution was observed also in the ecotone of the timberline that is accentuated there by vegetative propagation as an adaptation to extreme

growth conditions (Doležal and Šrůtek 2002; Vacek et al. 2010b).

Similarly like in other studies on *Fagus sylvatica* natural regeneration (Nagel et al. 2006; Vacek et al. 2010b), the horizontal structure of regeneration was found to be distinctly aggregated. Aggregated spatial pattern of natural regeneration recruits on all PRP was confirmed also by Ripley's *K*-function indicating clear preference of young beech individuals for specific microsite conditions. Spatial patterns of the crown projection centroids were from random to regular. As in our case Schröter (2012) shows that the crowns of beech were more regularly distributed than their trunks (most of the PRP 27), which is caused by phototropism and crown plasticity of beech growth allowing efficient use of space. Snags had during the whole observation period strictly random distribution regardless of altitude. This spatial pattern was founded also in Sarrahn natural beech forest in Germany (von Oheimb et al. 2007).

The value of Arten-profil index on the studied localities in 2010 ranged from 0.45 to 0.64, which indicates stands of medium to high vertical diversity. The highest value of the Földner's index of diameter and height differentiation was reached on PRP 29. The lowest height differentiation (0.16) was found on PRP 31. Similar values of the Arten-profil index (0.44 and 0.45) were determined in 90-years-old beech stands in Slovakia (Cigánka PRP and Zlatá Idka PRP) that were left to spontaneous development (Štefančík 2013). Intermediate structure differentiation

was also observed on all PRPs according to the Fuldner's index of diameter and height differentiation (0.40 and 0.43). PRP 27 under the strong influence of extreme climatic conditions shows rather limited growth of trees (smallest tree dimensions among the studied plots) and relatively low differentiation of diameter structure. The complexity stand diversity index of natural beech fragments in the eastern Krkonoše Mts. indicated that these are stands with mostly irregular structure. Rather regular structure was found out on PRP 31, representing late biostatic developmental phase.

The resultant value of reliability of future development simulation depends on the growth simulator error expressing the deviation of a subsequently modelled stand from its actual condition (Pretzsch 2001). The author of the growth simulator of forest biodynamics SIBYLA (Fabrika 2005) stated that at a 95% statistical significance level for the prediction interval of 50 years the mean error of per-hectare standing volume was  $\pm 5\%$  for an unmixed even-aged stand generated from tree data including the coordinates while it was  $\pm 15\%$  (error of mean DBH  $\pm 8\%$ , mean height  $\pm 6\%$ ) for an unmixed uneven-aged stand generated from stand data. In our case, considering the complexity of input data, prediction interval of 30 years and age structure of the forest stand composed mostly of one tree species, the maximum magnitude of mean error is estimated to be  $\pm 8\%$ . The comparison of the actual condition of the forest on PRP measured after 10 years and development simulations based on 1980 input data did not reveal any larger differences. These differences were considerably minimized after subsequent prediction by adding new trees reaching the registration limit. Generally, the most significant deviation was observed on PRP 27 because the stand growth on this plot is distinctly influenced by extreme conditions of the summit phenomenon.

No distinct changes have occurred in the horizontal structure on all PRP since 1980 and in the subsequent prediction of stand development by the SIBYLA simulator till 2040. Similar results were confirmed by Korpeľ (1995), who concluded that extensive disturbances in natural beech stands are very scarce. The values of indices of height variability, structure differentiation and total stand variability on PRP 27 and 29 showed a positive increase during the period of observation. These changes in structural characteristics can be expected from now on as a result of gap dynamics and gradual growing-up of natural regeneration recruits above the registration limit. A pronounced increase in the values of these indices was recorded on PRP 29, e.g. the assumed value of total stand variability in 2040 amounting to 8.4 exceeded the boundary from the originally almost regular stand structure to relatively complex forest

structure. In PRP 31, where the simulator predicts the lowest mortality, all indices show a downward tendency. Vertical diversity is the only exception with rather constant values during the observation period.

Our research has revealed the relatively high quality of prediction of the used growth model. Research of Špulák and Souček (2010) also showed only moderate differences in evaluated stand indices between reality and models. However, in fact it is to take into account that the dynamics of beech forests may be influenced by unforeseeable anomalous disturbances of high intensity (Mountford 2002; Closset-Kopp et al. 2006). On the other hand, beech forests in the montane zone are less exposed to these events compared with lowland beech forests in NW Europe with generally windier climate (Christensen et al. 2005).

With very pronounced microsite differences that are typical of forest stands in the area of the distinct summit phenomenon or near the timberline (cf. Vacek and Hejcman 2012) also mature stands tend to maintain here the aggregated structure that is typical only for juvenile stages of beech forests in more favourable sites (herb-rich beech forests). The results show, thus spatial pattern of tree layer dependent on the altitude, but also on the number of trees that is closely associated with the development stage.

## Acknowledgement

This study was supported by the Internal Grant Agency (IGA no. B0114 ), Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague.

## References

- Barrera M.D., Frangi J.L., Richter L.L., Perdomo M.H., Pinedo L.B. 2000. Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 11: 179–188.
- Christensen M., Hahn K., Mountford E.P., Odor P., Standovar T., Rozenbergar D., Diaci J., Wijdeven S., Meyer P., Winter S., Vrska T. 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management* 210: 267–282.
- Clark P.J., Evans F.C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445–453.
- Closset-Kopp D., Schnitzler A., Aran D. 2006. Dynamics in natural mixed-beech forest of the Upper Vosges. *Biodiversity and Conservation* 15: 1063–1093.
- Commarmot B., Bachofen H., Bundziak Y., Bürgi A., Ramp B., Shparyk Y., Sukhariuk D., Viter R., Zingg A. 2005. Structures of virgin and managed

- beech forests in Uholka (Ukraine) and Sihlwald (Switzerland): a comparative study. *Forest Snow and Landscape Research* 79: 45–56.
- Crookston N.L., Stage A.R. 1999. Percent canopy cover and stand structure statistics from the Forest Vegetation Simulator. US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Doležal J., Šrůtek M. 2002. Altitudinal changes in composition and structure of mountain-temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. *Plant Ecology* 158: 201–221.
- Ellenberg H. 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart.
- Fabrika M. 2005. Simulátor biodynamiky lesa SIBYLA, koncepcia, konštrukcia a programové riešenie. Technická univerzita vo Zvolene.
- Ferris-Kaan R., Peace A.J., Humphrey J.W. 1998. Assessing structural diversity in managed forests. In: *Assessment of Biodiversity for Improved Forest Planning*. European Forest Institute Proceedings 18. Bachmann P. (ed.). Kluwer Academic Publishers, p. 331–342.
- Füldner K. 1995. Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv* 66: 235–606.
- Geyer C.J. 1999. Likelihood Inference for Spatial Point Processes. Chapter 3 In: *Geometry: Likelihood and Computation*. Barndorff-Nielsen O.E., Kendall W.S., Van Lieshout M.N.M. (eds.). Stochastic Chapman and Hall/CRC, Monographs on Statistics and Applied Probability 80: 79–140.
- Girardin C.A.J., Farfan-Rios W., Garcia K., Feeley K.J., Jørgensen P.M., Murakami A.A., Perez L.C., Seidel R., Paniagua N., Fuentes Claros A.F., Maldonado C., Silman M., Salinas N., Reynel C., Neill D.A., Serrano M., Caballero C.J., de los Angeles La Torre Cuadros M., Macia M.J., Killeen T.J., Malhi Y. 2014. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology and Diversity* 7: 161–171.
- Holdridge L.R. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica.
- Holeksa J., Saniga M., Szwagrzyk J., Dziedzic T., Ferenc S., Wodka M. 2007. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research* 126: 303–313.
- Hopkins B., Skellam J.G. 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Annals of Botany* 18: 213–227.
- Jaehne S.C., Dohrenbusch A. 1997. Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 116: 333–345.
- Jeník J. 1998. Biodiversity of the Hercynian mountains of Central Europe. *Pirineos* 151/152: 83–99.
- Kooijman A.M., Emmer I.M., Fanta J., Sevink J. 2000. Natural regeneration potential of the degraded Krkonoše forests. *Land Degradation and Development* 11: 459–473.
- Korpel Š. 1995. *Die Urwälder der Westkarpaten*. Stuttgart, Jena, New York, Gustav Fischer Verlag.
- Le Tacon F. 1981. Caractérisation edaphique. In: *Le hêtre*. Teissier du Cros E., Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J. (eds.). INRA, Paris, pp. 77–84.
- McElhinny C., Gibbons P., Brack C., Bauhus J. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218: 1–24.
- Ministry of Agriculture of the Czech Republic 2013. Report on the state of forests and forestry in the Czech Republic by 2013.
- Motta R., Morales M., Nola P. 2006. Human land-use, forest dynamics and tree growth at the treeline in the Western Italian Alps. *Annals of Forest Science* 63: 739–747.
- Mountford E.P. 2002. Fallen dead wood levels in the near-natural beech forest at La Tillaie reserve, Fontainebleau, France. *Forestry* 75: 203–208.
- Mountford M.D. 1961. On E. C. Pielou's index of non-randomness. *Journal of Ecology* 49: 271–275.
- 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.
- Neuhäuslová Z., Blažková D., Grulich V., Husová M., Chytrý M., Jeník J., Jirásek J., Kolbek J., Kropáč Z., Ložek V., Moravec J., Prach K., Rybníček K., Rybníčková E., Sádlo J. 1998. Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Textová část. (Map of the Potential Natural Vegetation of the Czech Republic. Explanatory text.). Academia, Praha.
- Neumann M., Starlinger F. 2001. The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *Forest Ecology and Management* 145: 91–106.
- Otto H.J. 1994. *Waldökologie*. Stuttgart, Ulmer.
- Pittner J., Saniga M. 2008. A change in structural diversity and regeneration processes of the spruce virgin forest in Nefcerka NNR (TANAP) in relation to altitude. *Journal of Forest Science* 54: 545–553.
- Pretzsch H. 1992. *Konzeption und Konstruktion von Wuchsmodellen für Rein- und Mischbestände*. Forstliche Forschungsberichte, München.
- Pretzsch H. 2001. *Modellierung des Waldwachstums*. Parey Buchverlag, Berlin.
- Pretzsch H. 2009. *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Springer.
- Rademacher C., Neuert C., Grundmann V., Wissel C., Grimm V. 2001. Was charakterisiert Buchenur-



- wälder? Untersuchungen der Altersstruktur des Kronendachs und der räumlichen Verteilung der Baumriesen in einem Modellwald mit Hilfe des Simulationsmodells BEFORE. Forstwissenschaftliches Centralblatt 120: 288–302.
- Ripley B. D. 1977. Modelling Spatial Patterns. Journal of the Royal Statistical Society. Series B 39: 2: 172–212.
- Rozas V. 2006. Structural heterogeneity and tree spatial patterns in old-growth deciduous lowland forest in Cantabria, northern Spain. Plant Ecology 185: 57–72.
- Rugani T., Diaci J., Hladnik D. 2013. Gap Dynamics and Structure of Two Old-Growth Beech Forest Remnants in Slovenia. PloS one 8: e52641.
- Schröter M., Härdtle W., von Oheimb G. 2012. Crown plasticity and neighborhood interactions of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in an old-growth forest. European Journal of Forest Research 131: 787–798.
- Šmelko Š. 2007. Dendrometria. 2<sup>nd</sup> release. Zvolen. TU Zvolen.
- Špulák O., Souček J. 2010. The Sibyla model and development of beech forests affected by air pollution. Central European Journal of Biology 5: 371–383.
- Štefančík I. 2013. Effect of delayed tending on development of beech (*Fagus sylvatica* L.) pole stage stand. Folia Oecologica 40: 272–281.
- ter Braak C.J.F., Šmilauer P. 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Ithaca, NY, USA (www.cano-co.com): Microcomputer Power.
- Vacek S., Nosková I., Bílek L., Vacek Z., Schwarz O. 2010a. Regeneration of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. Journal of Forest Science 56: 11: 541–554.
- Vacek S., Vacek Z., Schwarz O., Raj A., Bílek L., Noskova I., Balcar Z., Zahradnik D., Balas M., Bednarik J., Mikesa M., Minx T., Matejka K. 2010b. Struktura a vývoj lesních porostů na výzkumných plochách v národních parcích Krkonoš. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce.
- 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.
- Vera F.W.M. 2000. Grazing ecology and forest history. CABI Publishing, Oxon.
- von Oheimb G., Westphal C., Härdtle, W. 2007. Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*). European Journal of Forest Research 126: 359–370.
- von Oheimb G., Westphal C., Tempel H., Härdtle W. 2005. Structural pattern of a near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*) (Serrahn, north-east Germany). Forest Ecology and Management 212: 253–263.
- Weber J. 1999. Beschreibung der Diversität von Bestandesstrukturen mit Hilfe von Teilkollektiven. Tagung des Deutschen Vereins Forstlicher Forschungsanstalten. Sektion Forstliche Biometrie und der AG Ökologie der Internationalen Biometrischen Gesellschaft in Freiburg, pp. 25–37.
- Wijdeven S.M.J. 2004. Stand dynamics in Fontainebleau. Dynamics in beech forest structure and composition over 17 years in La Tillaie forest reserve, Fontainebleau, France. Green World Research, Alterra.
- Wolf A. 2005. Fifty year record of change in tree spatial patterns within a mixed deciduous forest. Forest Ecology and Management 215: 212–223.
- Zeibig A., Diaci J., Wagner S. 2005. Gap disturbance patterns of a *Fagus sylvatica* virgin forest remnant in the mountain vegetation belt of Slovenia. Forest Snow and Landscape Research 79: 69–80.

### **5.2.2. Structural diversity and production of alder stands on former agricultural land at high altitudes**

4. VACEK Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., KRÁL J., BULUŠEK D., PUTALOVÁ T., BALÁŠ M., KALOUSKOVÁ I., SCHWARZ O. 2016. Structural diversity and production of alder stands on former agricultural land at high altitudes. *Dendrobiology*, 75: 31–44.

*Zdeněk Vacek, Stanislav Vacek, Vilem Podrázský, Jan Král,  
Daniel Bulušek, Tereza Putalová, Martin Baláš, Ivana Kalousková,  
Otakar Schwarz*

## Structural diversity and production of alder stands on former agricultural land at high altitudes

*Received: 8 January 2015; Accepted: 3 November 2015*

**Abstract:** The paper deals with the structural diversity and production of a less frequently studied type of alder stands originated on former agricultural lands in the 1950s, established partly by plantation and partly by natural succession in the area of the Krkonoše Mts. and the Orlické hory Mts. (Czech Republic). Four permanent research plots (PRP) were established at sites where Black alder (*Alnus glutinosa* L. Gaertn.) and Grey alder (*Alnus incana* L. Moench.) naturally occurs, each plot of 0.25 ha in size. The aim of the study was to evaluate the structure and development of the alder stands with respect to biodiversity, horizontal, vertical and species structure, diameter increment with emphasis on climate factors, and the quantity and quality of timber production. The results document low diversification of the studied stands in the PRPs. The horizontal structure is defined as random and clumped at sites at the highest altitude with high water table. The number of living trees with DBH  $\geq 4$  cm ranges between 556 to 828 trees ha<sup>-1</sup> with the relative stand density index (SDI) 0.67–0.77. The stand volume ranges from 247 to 393 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>, and decreases with higher altitudes. Low temperatures is limiting factor for radial growth in the high mountain areas, respectively low precipitation in the middle lands. Owing to a rather specific site character, as especially the spring area, the stands exhibit only average production, but the production quality is generally high. The quality timber is suitable for industrial use; the rot-affected trunk base parts usable for fuel represent only approximately 16%.

**Keywords:** Black alder (*Alnus glutinosa* L. Gaertn.); Grey alder (*Alnus incana* L. Moench.); stand structure; afforestation; succession; Central Sudetes

**Addresses:** Z. Vacek, S. Vacek, V. Podrázský, J. Král, D. Bulušek, T. Putalová, M. Baláš – Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, 165 21 Prague 6 – Suchbátka, Czech Republic, e-mail: vacekz@fld.czu.cz

I. Kalousková – University of Hradec Králové, Faculty of Science, Rokitanského 62, 500 03 Hradec Králové, Czech Republic, e-mail: ivana.kalouskova@uhk.cz

O. Schwarz – The Krkonoše Mountains National Park Administration, Care Department of National Park, Dobrovského 3, 543 01 Vrchlabí, Czech Republic, e-mail: oschwarz@krap.cz

## Introduction

Afforestation of marginal agricultural and degraded lands is a crucial topic in both the European and world context (European Communities, 2003; FAO, 2008). The environmental aspects also accompany these efforts in more advanced economies (Aosaar et al., 2012). With respect to these facts, countries of the European Union are estimated to exclude 12–16 million hectares (ha) from agricultural production. On a global scale, 385–472 million ha of abandoned agricultural land are suitable to establish plantations of fast-growing trees (FAO, 2008; Campbell et al., 2008). Large areas of abandoned former agricultural land suitable for this purpose are situated in Eastern Europe (Henebry, 2009) as well as in some parts of Western Europe (Anthelm et al., 2001). The Czech Republic also adopted a subsidy plan for replacing crop production by afforestation in 1992 (Černý et al., 1995; Holubík et al., 2014), which has been supported until now (Vacek et al., 2009). Increased wood production is aimed to be used as bioenergy source, becoming an important issue in fast-growing species cultivation (Directive 2009/28/EC). The share of energy from renewable sources is presumed to increase to 20% by 2020. However, for transformation of agricultural land to forest-type areas, the natural succession with spontaneous pioneer species promotion is convenient on abandoned agricultural lands (Vacek et al., 2009). The nature of spontaneously formed stands is influenced by a number of factors, such as the method and intensity of previous management, altitude, terrain configuration, distance from potential seed sources, occurrence of mast years, weather trends, wild game, etc. (McVean, 1956). Such stands differ not only in their production potential but also in other functions expected from a forest stand.

The alder species belong among fast-growing tree species of an increasing importance in Europe in the last decades (Hytönen & Saarsalmi, 2009), especially in northern Europe and Baltic countries (Johansson, 1999; Uri et al., 2014; Hytönen & Saarsalmi, 2015). They are characterised by a considerable tolerance to adverse climatic and edaphic environmental conditions, yet they constitute stands producing good-quality timber on sites where other commercially important tree species are limited by unsuitable conditions for successful growth and development due to their ecological valence (Bugala & Pittner, 2010; Tobita et al., 2010). At the same time, the alder can be involved in the rehabilitation of disturbed soils (Roy et al., 2007; Krzaklewski et al., 2012) and perform one of the fundamental forestry functions, which is the achievement of adequate quantity and quality of production within the shortest possible time (Claessens et al., 2010). The great importance of alder is accentuated by the European attention paid to the species under

the working groups Noble Hardwoods and Scattered Broadleaves within the EUFORGEN programme (e.g. Krstinič et al., 2002). In more favourable conditions, some introduced species can also fulfil these functions (Kacálek et al., 2013; Remeš & Zeidler, 2014).

In two-phase afforestation, due to their colonization abilities pioneer trees create more favourable microclimatic conditions for introduction of target species, whose properties limit their applicability in open areas (Vares et al., 2003). Spontaneously, alder stands create variable environments for these purposes (Souček & Špulák, 2010; Johansson, 2005). Alder species show fundamental cultivation advantages, important for establishing fast-growing forests (Claessens et al., 2002). Their seedlings resist direct solar radiation and frost fairly well, and in the past they also suffered minimal disease attacks (Hubbes, 1983). More recently, after 1993, *Phytophthora* decline of riparian alder populations has become an important problem in Europe (Černý & Strnadová, 2010). After felling, new alder vegetation rises from both root and stump shoots, making artificial afforestation of clearings redundant (Saarsalmi et al., 1991). Due to its capacity of symbiotic nitrogen fixation, the alder tree can cover a substantial part of its annual nitrogen requirement by means of this process (Uri et al., 2011). Compared to other fast-growing energy tree species, the requirement for costly nitrogen fertilisation is minimal or zero. In addition, studies conducted both abroad and in this country indicate a major ability of biomass accumulation by pioneer tree stands (e.g. Uri et al., 2002; Johansson, 2005; Souček & Špulák, 2010; Aosaar et al., 2011), despite the bioenergy use is minor compared to intensive fast-growing tree plantations.

Edaphic factors are among the main drivers of both the black alder (*Alnus glutinosa* L. Gaertn.) and the grey alder (*Alnus incana* L. Moench.) (Bialobok et al., 1980). Riparian alder stands are the most common type of alluvial forest in the Czech Republic. They are associations of the sub-alliance *Alnenion glutinoso-incanae*, with the black alder predominant in the tree layer at lower altitudes and the grey alder at higher ones. Alder stands in spring areas are a specific case, most commonly found on upper reaches of watercourses (Lukáčik & Bugala, 2005). Unlike other types of alluvial forests, rather little attention has been paid to the structure and development of alder stands so far, although they are highly endangered in Europe (Ellenberg, 1996). Both autogenous influences (Pokorný et al., 2000) and various external factors, such as water-table fluctuations (Brock et al., 1989), the effect of wind disturbances (Wolf et al., 2004) and pathogens (Cech, 1998), have been described as important for the dynamics of alder stands. For example, the negative impact of ivy (*Hedera helix* L.) on the radial growth and on some anatomical char-

acteristics of black alder wood was shown by Yaman (2009). Various disturbances increase the structural diversity of the wetland forest vegetation types (Anderson & Leopold, 2002) and the variability in stand conditions, especially light and humidity conditions, for their regeneration (Battaglia & Sharitz, 2006).

In the Slovakian context, the structure of natural alder stands was assessed by Korpeľ (1991), who documented low differentiation to relatively homogeneous stand structure within the 140–170-year developmental cycle. Bugala & Pittner (2010) demonstrated that the black alder stands in Slovakia show very low height and diameter structural diversity and a pronounced tendency to clustering due to vegetative propagation. The variability in the qualitative indicators of trunks and tops of the natural grey alder populations in the Poľana area showed great differences, influenced in particular by specific ambient conditions as well as individuals' properties and coenotic status within the stand (Bugala & Migas, 2011).

The structure and development of these stands have long been influenced by human activity. For example, Brock et al. (1989) and Douda et al. (2009) mentioned the negative effect of increased watertable in black alder stands on their dynamics as a consequence of drainage ditches clogging. The health status of black alder stands is considerably affected by decreasing watertable and periods of low total precipitation (Rodríguez-González et al., 2014) as well as by fungal pathogens (Worrall et al., 2010). The 20<sup>th</sup> century meant a return to quasi-natural alder plant associations in various parts of Europe (Güsewell & Le Nedić, 2004). Nevertheless, the secondary succession of these wetland forests has not been studied adequately so far (Warren et al., 2004).

The objective of the paper was to assess the structural diversity and production of alder stands established on former agricultural land by planting and, partially, by secondary succession. Above all, it presents an analysis of structural diversity and the quantity and quality of timber production. In our study we aimed to prove that: (1) these stands in mountainous locations in the Sudetes mountains can achieve relevant production parameters allowing their industrial processing or energy use, (2) their radial growth is affected by climatic characteristics (precipitation and

temperature) and that (3) structural diversity and production of these stands in Natura 2000 are comparable with other forest stands if minimum management is applied.

## Material and methods

### Description of the study area

The study was conducted in stands with dominant black alder in protected areas in the Sudetes mountains in the Czech Republic, along the Polish border, established on former agricultural land in the 1950s with a long-term action of high water table. Three permanent research plots (PRP – K41, K42, K43) are located in the Krkonoše National park in the elevation gradient of the Lysečinský brook, and one PRP (ZO2) is in the Orlické hory Protected Landscape Area. The average annual precipitation in the PRPs rises from 680 mm to 890 mm and the average annual temperature drops from 11.6°C to 10.3°C with the altitude. The bedrock consists of phyllites and schists. From the pedological point of view, the predominant soil type is modal gley, with local transition to organosol gley and gleyed cambisols. The PRP localization is shown in Fig. 1, and an overview of the basic information on the PRPs is in Table 1.

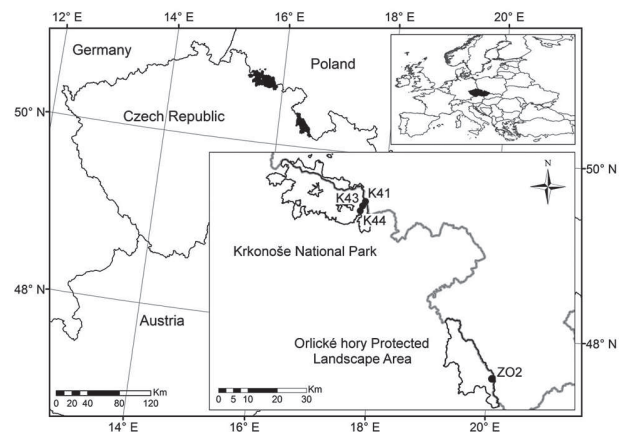


Fig. 1. Localization of permanent research plots with the black and grey alder in the Krkonoše Mts. and in the Orlické hory Mts

Table 1. Overview of basic site characteristics of permanent research plots

Name of PRP	Altitude (m)	Grow. season (days)	Temperature (°C) <sup>1</sup>	Rainfall (mm) <sup>1</sup>	Soil	Aspect	Slope (°)	Forest site type <sup>2</sup>
K41 U Lys. potoka 1	890	110	10.3	650	Gleysols	SW	9	7V
K43 U Lys. potoka 2	835	115	10.8	640	Gleysols	SE	13	6V
K44 U Lys. potoka 3	785	120	11.2	630	Gleysols	S	5	6V
ZO2 Neratov 2	680	130	11.6	560	Gleysols (Cambisols)	SE	4	6V (6O)

Notes: <sup>1</sup>in the growing season; <sup>2</sup>forest site type: 7V – moist beech-spruce stand, 6V – moist spruce-beech stand, 6O – medium-moist spruce-fir stand. Potential vegetation: stream and spring alder forest of sub-group *Alnenion glutinoso-incanae*. GPS: PRP K41 – 50°42'34" N, 15° 50' 12" E; PRP K43 – 50°42'26" N, 15°49'56" E; PRP K44 – 50°42'10" N, 15°49'47" E; PRP ZO2 – 50°13' 07" N, 16°32'50" E.

## Data collection

The FieldMap technology (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.) was used to determine the structure of the tree layer and natural regeneration when establishing two PRPs sized 50×50 m and two PRPs sized 30×83.3 m (0.25 ha). This setup was used to identify the positions of each individual of the tree layer and their crown projections, at least in 4 directions perpendicular to one another. The diameters at breast height (DBH) and heights and heights of the live crown bases were measured in all individuals of the tree layer. The tree layer DBH was measured using a metal calliper to the nearest 1 mm; the heights were measured with a Vertex laser hypsometer to the nearest 0.1 m. Tree forks up to 1.3 m in height were evaluated in the field. If the tree fork was lower than at 1.3 m, both trunks or several trunks (multi-trunks) with  $DBH \geq 4$  cm were measured as separate trees (at the height of more than 1.3 m it was evaluated as a single tree) according to the methodology of Forest Management Institute (FMI, 2003).

In each PRP, random selection (uniform distribution of random numbers by RNG/Excel) was used to select first 50 dominant and codominant trees of black alder in which the qualitative production characteristics were identified (cf. Lukáčik & Bugala, 2005). The timber production quality assessment was based on the trunk growth and course (straight, skew, sabre-shaped, crooked), trunk surface (smooth, bud clusters), health status and trunk condition (healthy, damaged by hard rot, damaged by soft rot), and self-pruning (very good – without adventitious shoots, good – 1–4 shoots per m, poor –  $\geq 5$  shoots per m). A Pressler auger was also used to collect cores from these trees at breast height (130 cm), perpendicularly to the trunk axis both downhill and uphill. The cores were used for determination of stem rot damage, distinguishing the types of rot (hard and soft rot).

The long-term climate data in terms of monthly temperature and precipitation were assessed using data from the Deštné meteorological station in the Orlické hory Mts. (656 m a.s.l.) and from the Pec pod Sněžkou meteorological station in the Krkonoše Mts. (820 m a.s.l.) in the period 1960–2013.

## Data analysis

Tree volume was calculated using the volume equations published in Petráš & Pajtík (1991). Height curves were constructed using Näslund height–diameter function (Näslund, 1936). As for the density characteristics, the relative stand density index *SDI* (Reineke, 1933), biological canopy (the sum of crown projection areas per hectare) and taxation canopy (crown closure; proportion of a stand covered by the crowns) were determined for each plot. The lay-

out maps were made in the ArcGIS software (copyright: 1995–2010 Esri).

The annual ring increment series (186 trees) were cross-dated individually (elimination of the error associated with missing annual rings) using Student's *t*-test for determination of the degree of correlation between the tree-ring curves in the PAST application (Knibbe, 2007), and then subjected to visual inspection using the list method according to Yamaguchi (1991). Where a missing annual ring was found, a ring 0.01 mm wide was inserted. The curves from the PRPs were then detrended in a standard manner and used to create an average annual ring series in the ARSTAN software. The 100-year spline was applied (Grissino-Mayer et al., 1992). The average annual ring series from the Krkonoše and Orlické hory Mts. PRPs were correlated with climate data (precipitation, temperatures) for each year. The diameter increment modelling based on climate characteristics was done using the DendroClim software (Biondi & Waikul, 2004). The average radial increment and diameter of black alder trees at 20 and 50 years of age were determined according to the year of planting (grown to 1.3 m) and dendrochronological analysis. Standard deviation ( $\pm$  SD) was used for differences between average annual ring width and canopy.

The method of single pointer year analysis (Schweingruber et al., 1990; Desplanque et al., 1999) was used to estimate the influence of extreme climatic events on diameter growth. For each tree, the negative event years were defined as extremely narrow ring widths that were 40% or less compared with the average value of ring widths in the previous four years (Schweingruber et al., 1990). A negative pointer year occurred when an event year was identified at least for 20% of the trees within the plot.

Spatial distribution was determined by the index of non-randomness  $\alpha$  (Pielou, 1959; Mountford, 1961), based on the distance between a randomly selected point and actual positions of trees; by the aggregation index *R* (Clark & Evans, 1954) comparing the actual distance of a tree to its nearest neighbour and by the *L*-function *L*(*r*) (Ripley, 1981). The index of cluster size *ICS* (David & Moore, 1954) was used to determine the spatial distribution based on tree frequency in quadrats. Each PRP contains 25 quadrats of 10 × 10 m in size. The significance of deviations from the expected values for random point layout was tested using Monte Carlo simulations. The medians of the *L*-function were estimated as the arithmetic means of *L*-functions calculated for 1999 randomly generated point structures. The respective expected values of these indices were calculated using numeric simulations separately for each specific case. The characteristics describing the horizontal layout of individuals in the area were calculated by PointPro 2.2 software (copyright: 2010 Zahradník, CULS Prague). The sta-

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

Criterion	Quantifiers	Label	Reference	Evaluation
Vertical diversity	Arten-profil index	A (Pri)	Pretzsch 2006	range 0–1; balanced vertical structure A < 0.3; selection forest A > 0.9
Structure differentiation	Diameter differentiation	TM <sub>d</sub> (Fi)	Füldner 1995	range 0–1; low TM < 0.3; medium TM = 0.3–0.5; high TM = 0.5–0.7; very high differentiation TM > 0.7
	Height differentiation	TM <sub>h</sub> (Fi)	Füldner 1995	
Horizontal structure	Index of non-randomness	$\alpha$ (P&Mi)	Pielou 1959; Mountford 1961	mean value $\alpha$ = 1; aggregation $\alpha$ > 1; regularity $\alpha$ < 1
	Index of aggregation	R (C&Ei)	Clark & Evans 1954	mean value R = 1; aggregation R < 1; regularity R > 1
	Index of cluster size	ICS (D&Mi)	David & Moore 1954	mean value ICS = 0; aggregation ICS > 0; regularity ICS < 0
Complex diversity	Stand diversity	B (J&Di)	Jaehne & Dohrenbusch 1997	monotonous structure B < 4; even structure B = 4–6; uneven structure B = 6–8; very diverse structure B > 9
Stocking	Relative stand density index	SDI (Ri)	Reineke 1933	range 0–1; low stocking SD < 0.25; full stocking SD = 1

tistically significant values in the results (exceeding the confidence interval) are marked with an asterisk.

The structural diversity assessment included the calculations of diameter differentiation index  $TM_d$ , height differentiation index  $TM_h$  (Füldner, 1995) and Arten-profil index  $A$  (Pretzsch, 2006) as an indicator of the vertical structure. These three indices can reach the values from 0 (minimum) to 1 (maximum). In addition, the stand diversity index  $B$  (Jaehne & Dohrenbusch, 1997) was calculated as an indicator of the complex diversity, i.e. an aggregation of tree species diversity, diversity of vertical structure, diversity of tree spatial distribution and diversity of crown differentiation. Table 2 shows the criteria of the structural indices of the tree layer.

Analyses were processed in the Statistica 12 software (StatSoft, Tulsa). Data were log transformed to acquire normal distribution (tested by Kolmogorov-Smirnov test). The differences between height,

DBH and diameter increment of trees on plots were tested by one-way analysis of variance (ANOVA). Significant differences were consequently tested by post-hoc comparison Tukey's HSD tests. In addition, climate data (temperature and precipitation), data on diameter increment and stand volume with altitude were tested by the Pearson correlation coefficient. Significance of statistics was noted as follows:  $p > 0.05$ ,  $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ .

## Results

### Tree layer growth parameters

The results of basic stand characteristics from PRP K41, K43, K44 and ZO2 are shown in Table 3. The number of living trees with DBH  $\geq 4$  cm ranges between 556 and 828 trees ha<sup>-1</sup>, with SDI 0.67–0.77.

Table 3. Overview of basic stand characteristics of permanent research plots (2014)

PRP	A (y)	dbh $\pm$ SD (cm)	h (m)	h <sub>95</sub> (m)	f	v (m <sup>3</sup> trees <sup>-1</sup> )	N (trees ha <sup>-1</sup> )	G (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	V (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	h:d	PAI (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> y <sup>-1</sup> )	MAI (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> y <sup>-1</sup> )
Black alder												
K41	65	21.9 $\pm$ 6.3	16.14	20.0	0.45	0.270	772	29.1	209	73.7	5.90	3.21
K43	63	26.1 $\pm$ 6.5	17.94	21.5	0.44	0.417	524	28.1	219	68.7	6.20	3.53
K44	62	29.1 $\pm$ 7.9	20.05	23.7	0.43	0.576	432	28.7	249	68.9	6.10	3.82
ZO2	66	27.1 $\pm$ 5.4	23.37	25.8	0.41	0.555	692	39.8	384	86.2	9.00	5.81
Grey alder												
K43	63	29.3 $\pm$ 6.8	17.17	20.5	0.43	0.499	92	6.2	46	58.6	1.10	0.75
K44	62	31.5 $\pm$ 6.6	20.72	23.4	0.42	0.669	52	4.0	35	65.8	0.70	0.52
Total stand												
K41	70	22.7 $\pm$ 7.0	16.38	20.3	0.45	0.299	828	33.6	247	72.2	6.70	3.53
K43	64	26.7 $\pm$ 7.5	17.66	21.5	0.44	0.437	688	38.5	301	66.1	7.40	4.88
K44	65	29.8 $\pm$ 9.6	19.68	23.9	0.44	0.611	556	38.7	340	65.9	7.75	5.18
ZO2	66	27.2 $\pm$ 5.5	23.31	25.8	0.41	0.558	704	41.0	393	85.7	9.30	5.95

Notes: A – stand age, dbh $\pm$ SD – mean dbh  $\pm$  standard deviation, h – mean stand height, h<sub>95%</sub> – top height – 95% quantile, f – form factor, v – mean tree volume, N – number of trees, G – basal area, V – stand volume, h:d – slenderness ratio, PAI – periodic annual increment, MAI – mean annual increment

Table 4. Quality parameters of the evaluated 50 stems on permanent research plots in alder stands

Trunk parameter		PRP K41 (trees)	PRP K43 (trees)	PRP K44 (trees)	PRP ZO2 (trees)	Average (trees)
Shape	Straight	33	31	34	40	35
	Skew	9	8	11	7	9
	Sabre-shaped	2	6	4	3	4
	Crooked	6	5	1	0	3
Surface	Smooth	45	43	39	47	44
	Bud clusters	5	7	11	3	7
Damage	Healthy	48	46	28	47	42
	Hard rot	2	3	12	2	5
	Soft rot	0	1	10	1	3
Self-pruning	Very good	27	24	21	32	26
	Good	21	23	24	17	21
	Bad	2	3	5	1	3

The average taxation canopy is  $0.85 (\pm 0.1 \text{ SD})$  and the biological canopy is  $1.43 (\pm 0.3 \text{ SD})$ . The stand volume ranges from  $247$  to  $393 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ , out of which  $209\text{--}384 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  is black alder,  $35\text{--}46 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  is grey alder (only on PRP K43 and K44), and the remaining  $2.1\text{--}12.1\%$  of the total volume are interspersed trees (*Picea abies* (L.) Karst., *Acer pseudoplatanus* L., *Fraxinus excelsior* L., *Salix caprea* L., *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L., *Prunus avium* L.). The highest stand volume is on PRP ZO2 ( $393 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ); the lowest on PRP K41 ( $247 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ). On the whole, the stand volume shows a significantly ( $p < 0.05$ ) negative correlation with increasing altitude ( $r = -0.95$ ). The periodic annual increment currently fluctuates between  $7.4$  and  $9.3 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ ; the mean annual increment is  $3.5\text{--}5.9 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ . The basal area ranges from  $33.6$  to  $41.0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ .

The quality of timber production is shown in Table 4. The analysis of growth and trunk continuity indicates that the PRPs are dominated by trees with straight trunks (68%). Individuals with skew trunks represent 18% of the total number of trees. As for

the trunk surface, smooth trunks prevail significantly (87%). Healthy trees account for 84%, hard rot in the trunk base was identified in 10% of the individuals and soft rot in 6%. On average, 52% of the trees show very good self-pruning and 42% have good self-pruning. The highest share of multi-trunk trees was observed on PRP K41 in 2.6 % of the individuals with the tree fork at a height up to 1.3 m, on the other PRPs (K43, K44 and ZO2) their proportion was to 1.5% (K43, K44 and ZO2).

The frequency of diameter classes of the tree layer is shown in Fig. 2 and the height structure depending on DBH in Fig 3. Spatial and age differentiation of the stands is low with dominating black alder. The stands are mostly composed of one or two layers and they all form a continuous horizontal canopy. The taxation canopy is  $0.70\text{--}0.91$ ; the biological canopy is  $1.03\text{--}1.63$ . The trunk stock in the upper layer is at the optimum stage passing to the stage of incipient decline.

In the entire study area, the trees show an average DBH of  $22.7\text{--}29.8 \text{ cm}$ ; it is  $21.9\text{--}29.1 \text{ cm}$  for the black alder and  $29.3\text{--}31.5 \text{ cm}$  for the grey alder. The

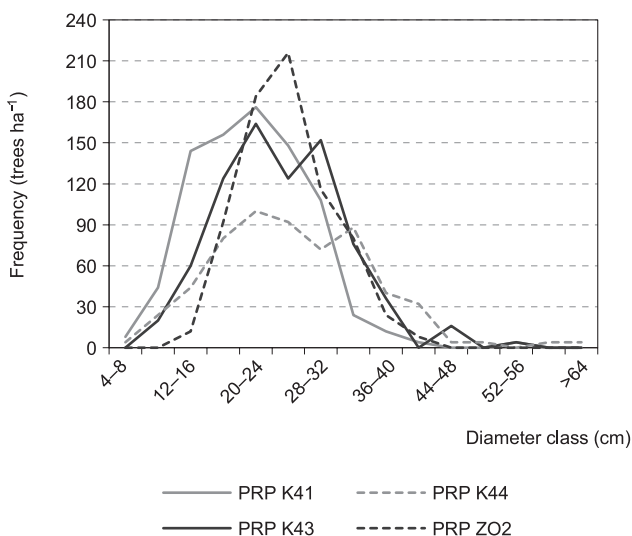


Fig. 2. Frequency of diameter classes of tree layer

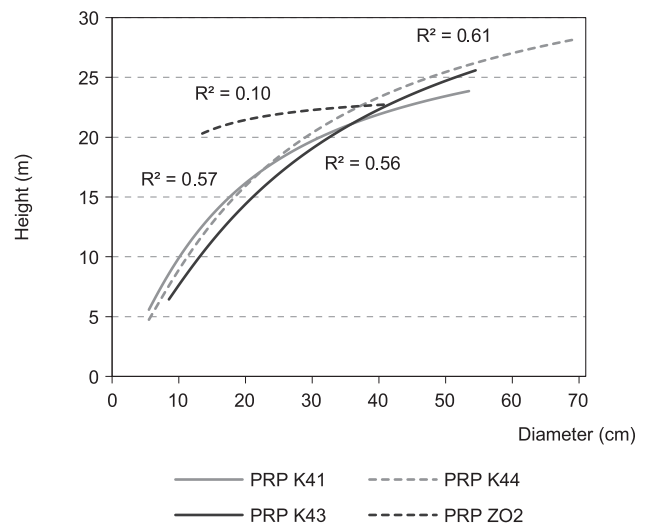


Fig. 3. Relationship between the height and diameter of tree layer



Table 5. Dynamics of average annual radial increment and diameter of trees on permanent research plots

PRP	Age 20			Age 50			Total	
	DBH (cm)	Increment (mm y <sup>-1</sup> )	SD	DBH (cm)	Increment (mm y <sup>-1</sup> )	SD	Increment (mm y <sup>-1</sup> )	SD
K41	11.3	4.6	2.5	21.5	3.3	1.0	2.2	1.5
K43	12.2	5.2	2.4	23.3	3.5	2.5	2.3	1.8
K44	12.2	4.3	2.0	26.9	4.7	1.6	2.7	1.6
ZO2	14.5	6.4	2.1	24.5	2.8	1.3	2.2	1.6

differences in DBH between the two alder species are not statistically significant on PRP 43 ( $F_{(1,172)}=3.8$ ,  $p > 0.05$ ) and 44 ( $F_{(1,128)}=2.7$ ,  $p > 0.05$ ), but the average DBH is larger in grey alder (+2.8 to 3.9 cm). The most frequent diameter classes are 16–40 cm, with only a negligible number of diameters over 40 cm.

The height structure of trees on the Krkonoše Mts. PRP (K41, K43, K44) is significantly different from that on PRP ZO2 in the Orlické hory Mts. ( $F_{(3,691)}=66.6$ ,  $p < 0.001$ ), where the height differentiation of trees is approximately 3 times lower. The tallest black alder individuals reach the height of 30.5 m. The differences in tree height between the two alder species are not statistically significant on PRP 43 ( $F_{(1,162)}=1.1$ ,  $p > 0.05$ ) and 44 ( $F_{(1,122)}=1.4$ ,  $p > 0.05$ ). The green crown base is very variable in both alder species, ranging from 2 to 12 m. The slenderness ratio for all the studied trees decreases with DBH; a very distinct decrease is apparent in the thinnest alder trees, but there is a great variability.

## Diameter increment dynamics

Dynamics of the average diameter increment with DBH of trees on PRPs in relation to age (20, 50 years and total) is shown in Table 5. Individual trees on the same plot do not differ in their radial growth rate very much; similarity of average annual diameter increments on PRPs was also observed ( $F_{(3,232)}=1.6$ ,  $p > 0.05$ ). The highest annual diameter increment is

found on PRP K43 ( $2.7 \text{ mm y}^{-1} \pm 1.6 \text{ SD}$ ). The lowest annual diameter increment is, similarly, on PRP K41 ( $2.2 \text{ mm y}^{-1} \pm 1.5 \text{ SD}$ ) and on PRP ZO2 ( $2.2 \text{ mm y}^{-1} \pm 1.6 \text{ SD}$ ).

Comparing all plots at the age of 20 years, there is no significant difference in the diameter increment of black alder ( $F_{(3,182)}=1.7$ ,  $p > 0.05$ ), but diameter increment is markedly higher on PRP ZO2 as opposed to PRP K43 ( $p < 0.05$ ). Consequently, the highest diameter increment ( $6.4 \text{ mm y}^{-1} \pm 1.5 \text{ SD}$ ), as well as the highest average DBH (14.5 cm) at this age, is on PRP ZO2 at the lowest altitude, but 30 years later this RPR is characterized by the lowest diameter increment of all plots ( $2.8 \text{ mm y}^{-1} \pm 1.3 \text{ SD}$ ). In contrast, at the stand age of 20 years, the lowest average DBH is observed on PRP K41 at the highest altitude (11.3 cm, increment  $4.6 \text{ mm y}^{-1} \pm 2.5 \text{ SD}$ ). At 50 years of age, the lowest DBH (21.5 cm) is also found on PRP K41 together with the lowest diameter increment ( $3.3 \text{ mm y}^{-1} \pm 2.5 \text{ SD}$ ). Comparing all plots at the age of 50 years, there is a significant difference between diameter increments ( $F_{(3,146)}=7.9$ ,  $p < 0.001$ ); the significantly highest diameter increment is on PRP K43 as opposed to other plots ( $p < 0.001$ ). The trees on PRP ZO2 in the Orlické hory Mts. grew fastest when young; the growth rate in the Krkonoše Mts. was the lowest on PRP K41 and the highest on PRP K44.

A comparison of the average annual ring curves of black alder for different PRPs shows their high goodness of fit ( $t\text{-test} > 3.2$ ). This allowed comparing lo-

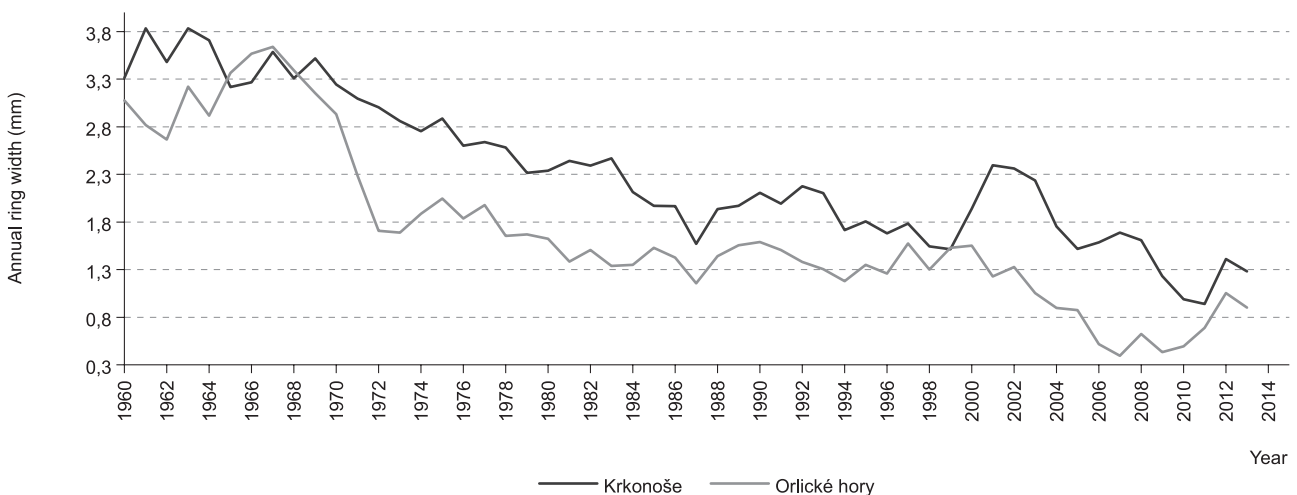


Fig. 4. Mean annual ring width of black alder in the Krkonoše and Orlické hory Mts. (Krkonoše: in 1960 used 54% of trees, in 1970 93%, in 1973 100%; Orlické hory: in 1960 100%)

cal standard chronologies for the alder stands in the Krkonoše and the Orlické hory Mts.

The regional standard annual ring chronologies show noticeably different development for the Krkonoše and Orlické hory Mts. alder stands in 1960–2013 (Fig. 4). A substantial synchronized decrease in radial increment in both chronologies occurred only in 1987, with a rather smaller coincidence in 1998 and 2010 (Fig. 5). The years with low radial increments of black alder in the Krkonoše Mts. were confirmed by an analysis of the major negative years 1987, 1996, 2010 and 2011. The years were 1972 and 2005–2008 in the Orlické hory Mts.

The diameter increment for 1976–2011 in the Krkonoše Mts. shows positive, statistically significant correlations ( $p < 0.05$ ) with average temperatures in January, March, May and August of the current year ( $r = 0.41, 0.36, 0.43$  and  $0.51$ ). Besides, a negative, statistically significant correlation was identified with the total precipitation in May of the previous year ( $r = -0.36$ ). In the Orlické hory Mts., positive, statistically significant correlations with precipitation were identified for June and August of the previous year ( $r = 0.35$  and  $0.41$ ) and February of the current year ( $r = 0.36$ ). The dependence of radial growth on average monthly temperatures was not statistically significant.

## Tree layer biodiversity

Indices describing the tree layer biodiversity are shown in Table 6. The vertical structure according to *A* index shows little variation (0.230–0.329). Both the height and diameter structural differentiation indicates low structural differentiation ( $TM_h = 0.056$ – $0.162$ ,  $TM_d = 0.181$ – $0.256$ ). The complex stand diversity according to *B* index shows an uneven composition on PRP K41, K43 and K44 (6.712–7.403) and an even composition on PRP ZO2 (4.731).

The horizontal structure of the tree layer (covering all tree species) is shown in an outline in Fig. 6; Fig. 7 displays its Ripley's *L*-function. According to all the three structural indices determined, the tree layer individuals on PRP K41 are distributed in clusters, while PRP K43, K44 and ZO2 show random to clumped distributions. A random distribution of the tree layer individuals based on their distances (spacing) is also indicated by *L*-function for PRP K43 and K44. In addition, PRP ZO2 has a random distribution of trees according to their distance over 3.6 m (regular distribution within 3.6 m). PRP K41 has a random distribution with distances within 2.2 m and the clumped one with distances over 2.2 m.

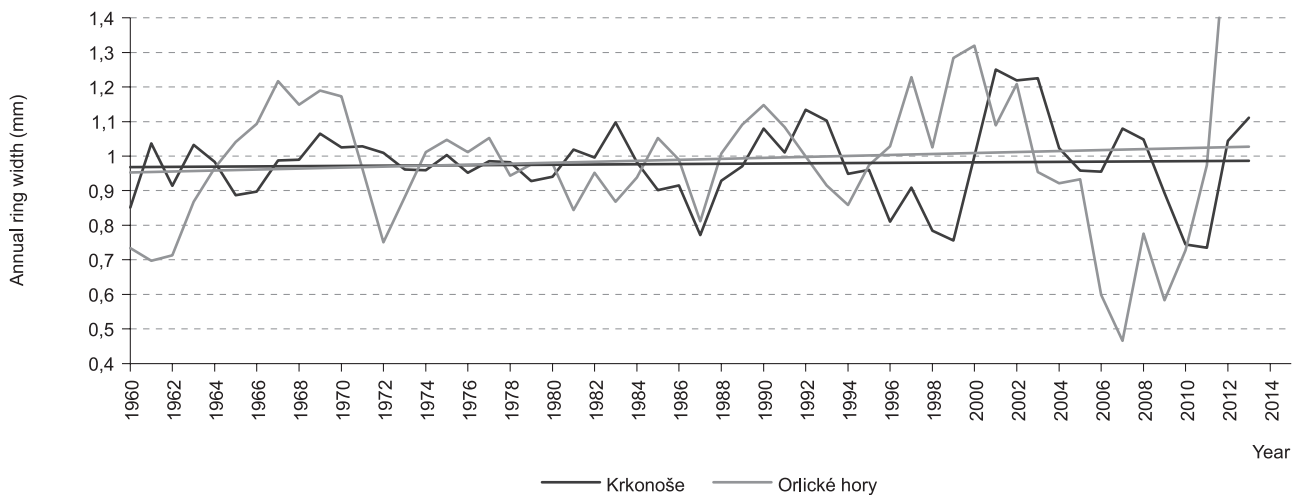


Fig. 5. Mean annual ring increment for all monitored plots of alder stands in the Krkonoše and Orlické hory Mts. after age detrending in the Arstan program

Table 6. Indices describing the biodiversity on permanent research plots

PRP	A (Pri)	$TM_d$ (Fi)	$TM_h$ (Fi)	R (C&Ei)	$\alpha$ (P&Mi)	ICS (D&Mi)	B (J&Di)
K41	0.329 ↘	0.239 ↘↘	0.162 ↘↘	0.896 <sup>*A</sup>	2.873 <sup>*A</sup>	0.416 <sup>*A</sup>	6.712 →
K43	0.275 ↘↘	0.253 ↘↘	0.153 ↘↘	1.052	1.372 <sup>*A</sup>	0.021	7.274 →
K44	0.317 ↘	0.256 ↘↘	0.159 ↘↘	0.954	1.348 <sup>*A</sup>	0.151	7.403 →
ZO2	0.230 ↘	0.181 ↘↘	0.056 ↘↘	1.237 <sup>*R</sup>	1.076	-0.234 <sup>*R</sup>	4.731 ↘

Notes: A – Arten-profil index (Pretzsch 2006),  $TM_d$  – diameter differentiation index,  $TM_h$  – height differentiation index (Füldner 1995), R – aggregation index (Clark & Evans 1954),  $\alpha$  – index of non-randomness (Pielou 1959; Mountford 1961), ICS – index of cluster size (David & Moore 1954), B – stand diversity index (Jaehne & Dohrenbusch 1997); \* statistically significant for horizontal structure (<sup>A</sup> – aggregation, <sup>R</sup> – regularity); arrows: ↘↘ – low, ↘ – low-medium, → – medium, ↗ – high, ↗↗ – very high value.

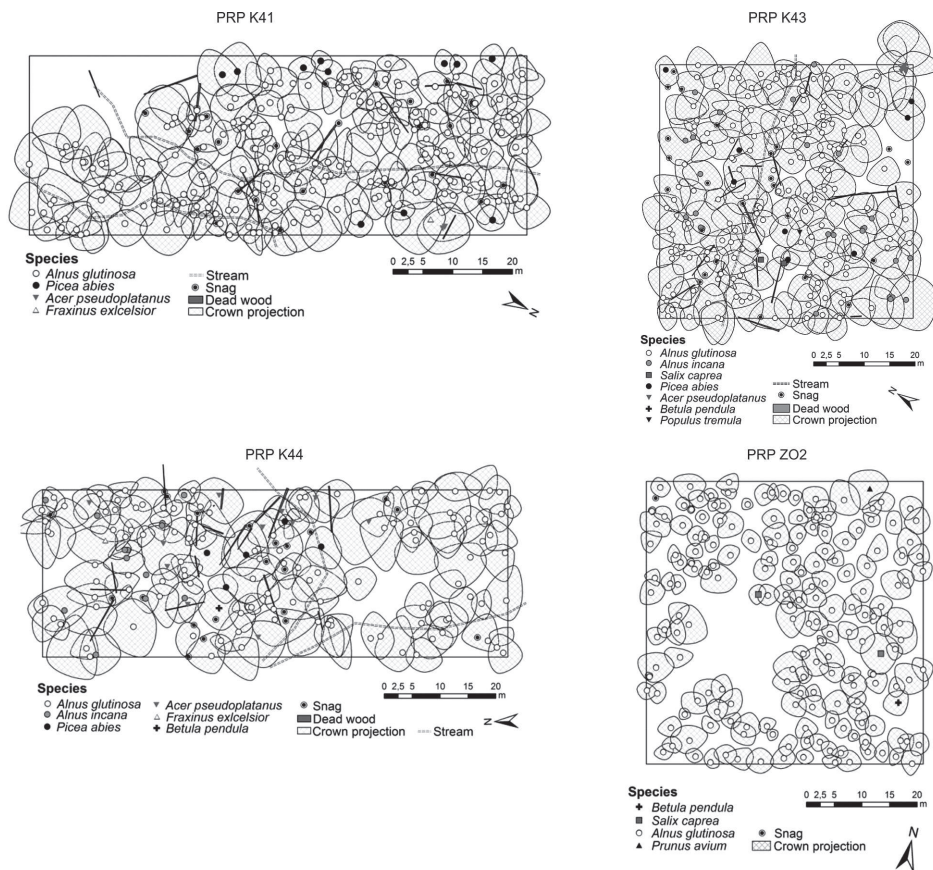


Fig. 6. Horizontal structures of alder stands (PRP K41, K43, K44, ZO2)

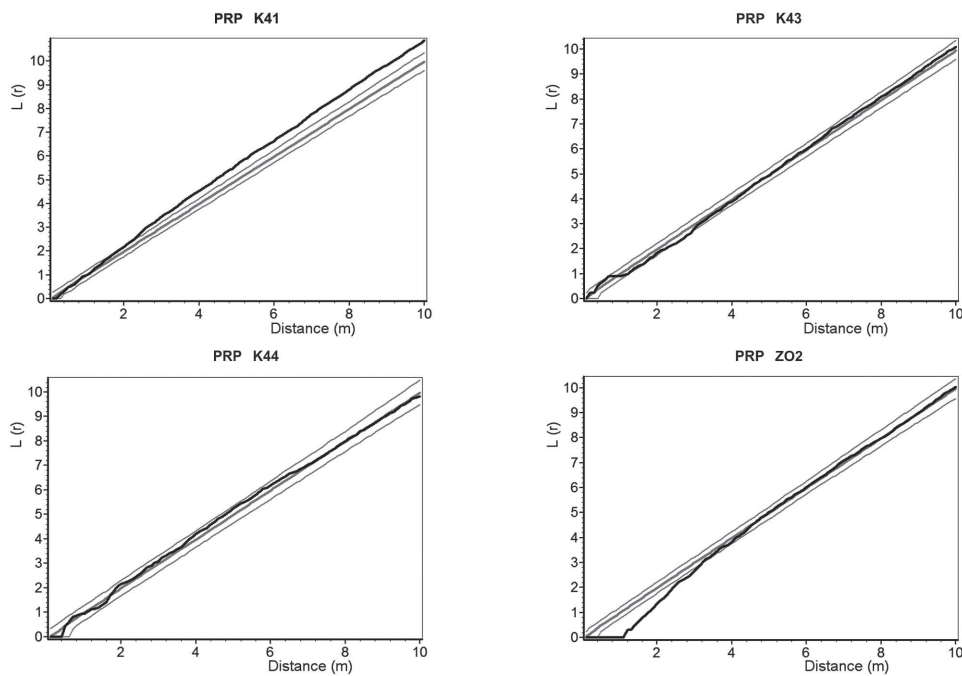


Fig. 7. Horizontal structures of alder stands on permanent research plots expressed by the  $L$ -function; the black line represents the  $L$ -function for real distances of trees on PRP; the bold grey line represents the mean course for random spatial distribution of trees and the two thinner central curves represent 95% interval of reliability; when the black line of tree distribution on PRP is below this interval, it indicates a tendency of trees toward regular distribution, and if it is above this interval, it shows a tendency toward aggregation

## Discussion

In the examined area of the Sudetes, the number of living trees with DBH  $\geq 4$  cm ranges from 556 to 828 trees  $\text{ha}^{-1}$  (432–772 trees  $\text{ha}^{-1}$  of black alder, 0–92 trees  $\text{ha}^{-1}$  of grey alder and  $\leq 44$  trees  $\text{ha}^{-1}$  of other tree species) with the stocking 0.72 ( $\pm 0.04$  SD). In contrast to that, Bugala & Pittner (2010) quoted a little over half that number in a black alder stand of similar age in Slovakia (296–464 trees  $\text{ha}^{-1}$ ). The average DBH at the age of approximately 63 years is 21.9–29.1 cm, somewhat less than in black alder stands aged 60 years in Belgium, where DBH = 25–34 cm (Claessens et al., 2010). The lowest stand volume is on PRP K41: 247  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$  and the highest on PRP OZ2: 393  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ , while the black alder accounts for 73–98 % and the grey alder for up to 15 % of the stand volume. Overall, the stand volume decreases with increasing altitude at a gradient of 680–890 m a.s.l. Similarly, in the East Carpathian area, diameter increment in the grey alder decreases with altitude to its optimum of around 370 m a.s.l. (Bugala & Balanda, 2014). The production capacity of the studied stands is good with respect to the site and stand conditions. The mean annual increment ranges about 4.9  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{y}^{-1}$  ( $\pm 1.0$  SD) and, currently, the periodic annual increment is 7.8  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{y}^{-1}$  ( $\pm 1.1$  SD). The average diameter increment at 63 years of age is 0.3–0.5 cm; likewise, Claessens et al. (2010) registered an increment of 0.4–0.6 cm under similar conditions. The maximum basal area reaches 41.0  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  on PRP OZ2. Orzeł et al. (2005) identified production rates in black alder stands in Poland similar to those of the Krkonoše and Orlické hory Mts. in our study. For example, the numbers of trees in stands aged 66–76 were 367–700 trees  $\text{ha}^{-1}$ , the basal area was 22.7–44.1  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  and the stand volume 218.0–447.6  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ .

Yield tables for the black alder in Europe have been compiled, e.g. by Sopp (1974) for Hungary, Schwappach (1919) and Schober (1995) for Germany, Petráš & Pajtk (1991) for the Czech Republic and Slovakia. All these yield tables indicate that the periodic annual stand increment of black alder peaks at the age of about 20 years, with up to 13–18  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ , while the mean annual increment peaks between 30 and 50 years, with 14.6–4.5  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ . Likewise, Krstinič et al. (2002) showed the very intensive growth of black alder between 5 and 20 years of age. At the age of 20, the height growth decelerates and the diameter growth remains still fairly fast (until the age of 60–70). The number of trees per hectare depends primarily on the age (Krstinič et al., 2002). Based on growth tables for the black alder from Sweden, Germany, Croatia and Slovenia, Krstinič et al. (2002) stated that the stand density is 568–1352 at the age of 40, and 363–595 at the age of 60 years. The

periodic annual increment is the lowest in Northern Europe, increasing towards the south. Its peaks are around 3.9  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{y}^{-1}$  in Sweden, 6.4  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{y}^{-1}$  in Germany, and 7.7–9.7  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{y}^{-1}$  in Slovenia and Croatia. Our findings from mountainous locations in the Sudetes generally match the rates for Germany.

The vertical structure of the stands examined by *A* index shows little variation, and both the height and diameter differentiations by Földner are low. Likewise, Bugala & Pittner (2010) pointed out noticeable uniformity of the black alder stands in Slovakia. Korpel (1991) also obtained similar results when analysing the structure of black alder stands in the Jurský Šúr National Nature Reserve in Slovakia. He stated that, in particular, the black alder's considerable demand for light and significant autoreduction process initiated by diminishing growing space of individuals causes the fast dying of undersized trees. This process results in a single-layer composition with low height variation in the whole studied stand. In our case, the complex diversity by *B* index also points to an uneven composition in the Krkonoše Mts. and an even composition in the Orlické hory Mts.

The tree layer individuals in the PRPs are distributed in clusters or randomly. The clumped distribution of individuals is bound to microhabitats with a high water table, characterised by vegetative propagation. The clumped layout of the tree layer in black alder stands was also documented by Bugala & Pittner (2010), according to whom the intensive stump sprouting and vegetative regeneration significantly contribute to the aggregation of individuals. They identified the highest proportion of individuals of vegetative origin on plots with a high degree of aggregation.

When assessing the trunks, the greatest attention was paid to the whole stem quality and features that are important indicators of possible economic utilisation. The PRPs were greatly dominated by trees with straight and smooth trunks, healthy ones and with good self-pruning. However, rot frequently develops after 60–70 years due to the short lifespan of this species (Claessens, 2005). Rot in the trunk base was identified in 16% of the trees. These values are lower than those identified by Thibaut et al. (1998) in Belgium, Immler (2004) in Germany, and in quasi-natural black alder stands in Slovakia (Lukáčik & Bugala, 2005). Besides environmental conditions (water table in particular), the growth properties and quality of production are also influenced by the age, origin and coenotic status of the individuals, which was also confirmed by the present study. Similar findings were reported by Korpel (1991), who stated that clustering of individuals is significantly affected by the site properties, which he supported with the results of his assessment of the natural regeneration dynamics in quasi-natural black alder stands in Slovakia.

The descriptive statistics in some studies indicate that the growth chronology with reaction of radial increment to climatic factors in the black alder is comparable with other deciduous trees in the temperate forests of Central Europe (Lebourgeois et al., 2005). In our case as well, the annual ring chronology shows how sensitive the black alder is to changing environmental factors, as indicated by the growth dependence on the temperatures of the current year compared to the previous year in the Krkonoše Mts., where the alder exists near the upper forest line in the Sudetes. Douđa et al. (2009) similarly confirmed the radial growth increment of the black alder being affected predominately by local environmental factors. Nevertheless, several dendroclimatic studies have shown a relatively weak relationship between the annual radial growth of trees and climate in wetlands (Linderholm, 1999; Linderholm & Leine, 2004). The black alder growth may therefore be significantly affected by local environmental factors (Rodríguez-González et al., 2010), which may react variously to key climate variables in time. In our case, this is particularly evident in the Orlické hory Mts., where no dependence of radial increment on the mean monthly temperature was confirmed. These findings also conform to the statement of Laganis et al. (2008) that the radial growth of the black alder is relatively independent of temperature and precipitation fluctuations. For instance, human interventions in the catchment areas of the stands studied (extensive afforestation of former agricultural land and drainage of certain plots to increase their resistance) may explain some of the deviations observed in the annual ring chronology.

Changes in the growth of trees and their reaction to climate as a consequence of raising water table in the wetland were registered by Linderholm & Leine (2004) and Douđa et al. (2009). The aquatic regime of wetlands is a main factor for the diminished growth of alder. An increase in the water table causes stress due to a shortage of oxygen in soil (Dittert et al., 2006), manifested by a decrease in nitrogen fixation and nutrient intake (Iremonger & Kelly, 1988), increase in the concentration of toxic minerals in soil, deceleration of photosynthesis (Eschenbach & Kappen, 1999), and damage to the root system (Glenz et al., 2006; Lucassen et al., 2006). All these processes are associated with lower annual ring increment. The growth of black alder is less dependent on temperature as the water table rises. This is documented for PRP K41 in our case.

## Conclusion

Even though the black alder is not among the most important tree species, its potential diverse use in forestry and other sectors calls for further research

of the species. Its importance is noticeable also for nature conservation purposes (Special Area of Conservation, Natura 2000, Habitats Directive). Our study documented that the stand volume increases together with a decrease of altitude at the study gradient with maximum volume 393 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>. After 20 years of age, the radial increment of black alder stands decreases with an increase of their age and in the course of time the greatest decrease occurs at the lowest altitudes. In stands, affected by high soil moisture, diameter increment is positively correlated with the temperature dynamics in particular years, the stands in drier sites show the average radial increment correlated with moisture. The positive effect of the temperature on the radial growth increases with increasing altitude, respectively the negative effect of the precipitation. Alder stands produce low homogeneous vertical and diameter structure differentiation and the spatial pattern of trees is more aggregated at higher altitudes. The tree layer tends towards clumped spatial distribution with increasing altitude and on localities affected by soil water. The quality production from the studied alder stands can be utilised for industrial purposes; trees with rot in the trunk base (16%) are primarily suitable for energy purposes.

## Acknowledgments

The paper was written as part of the project NAZV QJ1320122: Optimisation of agricultural land afforestation management in relation with increasing the retention potential of landscape, and the project IGA FLD A20/14 and specific research Faculty of Science UHK.

## References

- Anderson KL & Leopold DJ (2002) The role of canopy gaps in maintaining vascular plant diversity at a forested wetland in New York State. *Journal of the Torrey Botanical Society* 129: 238–250.
- Anthelme F, Grossi JL, Brun JJ & Didier L (2001) Consequences of green alder expansion on vegetation changes and arthropod communities removal in the northern French Alps. *Forest Ecology and Management* 145: 57–65.
- Aosaar J, Varik M, Lõhmus K & Uri V (2011) Stemwood density in young grey alder and hybrid alder stands growing on abandoned agricultural land. *Baltic Forestry* 17: 256–261.
- Aosaar J, Varik M & Uri V (2012) Biomass production potential of grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench.) in Scandinavia and Eastern Europe: a review. *Biomass and Bioenergy* 45: 11–26.

- Battaglia LL & Sharitz RR (2006) Responses of floodplain forest species to spatially condensed gradients: a test of the flood-shade tolerance tradeoff hypothesis. *Oecologia* 147: 108–118.
- Bialobok S et al. (1980) Olsze – *Alnus* Mill. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, Poznań, Poland.
- Biondi F & Waikul K (2004) Dendroclim 2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers and Geosciences* 30: 303–311.
- Brock TCM, Jongerhuis R, van der Molen PC & Ran ETH (1989) A comparison of the history and present state of an *Alnus glutinosa* and *Betula pubescens* dominated patch of wetland forest in the nature reserve “Het Molenven”, The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 38: 425–437.
- Bugala M & Pittner J (2010) Analýza štruktúrálnej diversity porastov jelše lepkavej (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) na území VŠLP TU vo Zvolene. *Acta Facultatis Forestalis Zvolen* 52: 43–54.
- Bugala M & Migas M (2011) Premennivosť kvalitatívnych znakov kmeňov, (*Alnus incana* (L.) Moench.) v oblasti Poľany. *Acta Facultatis Forestalis Zvolen* 53: 7–18.
- Bugala M & Balanda M (2014) Dynamika radiálneho rastu vybranej populácie jelše sivej (*Alnus incana* [L.] Moench.) v oblasti východných Karpát: Proceedings of Central European Silviculture (ed. By I Štefančík) Narodne lesnicke centrum Zvolen, pp. 83–89.
- Campbell JE, Lobell DB, Genova RC & Field CB (2008) The global potential of bioenergy on abandoned agriculture lands. *Environmental Science & Technology* 242: 5791–5794.
- Cech T (1998) Phytophthora decline of alder (*Alnus* spp.) in Europe. *Journal Arboriculture* 24: 339–343.
- Černý K & Strnadová V (2010) *Phytophthora* alder decline: disease symptoms, causal agent and its distribution in the Czech Republic. *Plant Protection Science* 46: 12–18.
- Černý Z, Lokvenc T & Neruda J (1995) Zalesňování nelesných půd. Institut výchovy a vzdělávání Ministerstva zemědělství ČR: 55, Prague, Czech Republic.
- Claessens H (2003) The alder populations of Europe. *Forestry Commission Bulletin* 126: 5–14.
- Claessens H (2005) L’aulne glutineux. Ses stations et sa sylviculture. ASBL ForêtWallonne, France.
- Claessens H, Oosterbaan A, Savill P & Rondeux J (2010) A review of the characteristics of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) and their implications for silvicultural practices. *Forestry* 83: 163–173.
- Claessens H, Thibaut A & Rondeux J (2002) Quelques resultants prometteurs pour une sylviculture de l’Aulne glutineux en Wallonie. *Revue Forestière Française* 54: 259–270.
- Clark PJ & Evans FC (1954) Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology* 35: 445–453.
- David FN & Moore PG (1954) Notes on contagious distributions in plant populations. *Annals of Botany* 18: 47–53.
- Desplanque C, Rolland C & Schweingruber FH (1999) Influence of species and abiotic factors on extrême tree ring modulation: *Piceaabies* and *Abies alba* in Tarentaise and Maurienne (French Alps). *Trees* 13: 218–227.
- Dittert K, Wötzel J & Sattelmacher B (2006) Responses of *Alnus glutinosa* to anaerobic conditions – mechanisms and rate of oxygen flux into the roots. *Plant Biology* 8: 212–223.
- Douda J, Čejková A, Douda K & Kochánková J (2009) Development of alder carr after the abandonment of wet grasslands during the last 70 years. *Annals of Forest Science* 66: 712–725.
- Ellenberg H (1996) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart, Germany.
- Eschenbach C & Kappen L (1999) Leaf water relations of black alder [*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.] growing at neighbouring sites with different water regimes. *Trees* 14: 28–38.
- European Communities (2003) Sustainable forestry and the European Union. Initiatives of the European Commission: 60.
- FAO (2008) Fighting food inflation through sustainable investment: grain production and export potential in CIS countries e rising food prices: causes, consequences and policy responses. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations; 2008 March 10. 16 p. Sponsored by the European Bank for Reconstruction and development and the FAO.
- Forest Management Institute (2003) Inventarizace lesů, Metodika venkovního sběru dat. Brandýs nad Labem, Czech Republic.
- Füldner K (1995) Strukturbeschreibung von Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern, Dissertation Forstliche Fakultät Göttingen, Cuvillier Verlag, Göttingen, Germany.
- Glenz C, Schlaepfer R, Iorgulescu I & Kienast F (2006) Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. *Forest Ecology and Management* 235: 1–13.
- Grissino-Mayer HD, Holmes RL & Fritts HC (1992) International tree-ring data bank program library: user’s manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tuscon, USA.
- Güsewell S & Le Nédic C (2004) Effects of winter mowing on vegetation succession in a lakeshore fen. *Applied Vegetation Science* 7: 41–48.

- Henebry GM (2009) Global change: Carbon in idle croplands. *Nature* 457: 1089–1090.
- Holubík O, Podrázský V, Vopravil J, Khel T & Remeš J (2014) Effect of Agricultural Lands Afforestation and Tree Species Composition on the Soil Reaction, Total Organic Carbon and Nitrogen Content in the Uppermost Mineral Soil Profile. *Soil and Water Research* 9: 192–200.
- Hubbes M (1983) A review of the potential diseases of *Alnus* and *Salix* in energy plantations. Report No.5, international energy agency/FE program group B. Maple, ON, Canada: Ministry of Natural Resources: 35.
- Hytönen J & Saarsalmi A (2009) Long-term biomass production and nutrient uptake of birch, alder and willow plantations on cut-away peatland. *Biomass and Bioenergy* 33: 1197–1211.
- Hytönen J & Saarsalmi A (2015) Biomass production of coppiced grey alder and the effect of fertilization. *Silva Fennica* 49: 1–16.
- Immler T (2004) Waldbauliches Konzept zur Pflege der Schwarzerle. Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Beiträge zur Schartzerle. LWF Wissen 42: 27–30.
- Iremonger SF & Kelly DL (1988) The responses of four Irish wetland tree species to raised soil water levels. *New Phytologist* 109: 491–497.
- Jaehne SC & Dohrenbusch A (1997) Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 116: 333–345.
- Johansson T (2005) Stem volume equations and basic density for grey alder and common alder in Sweden. *Forestry* 78: 249–262.
- Johansson T (1999) Dry matter amounts and increment in 21- to 91-year-old common alder and grey alder and some practical implications. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1679–1690.
- Kacálek D, Dušek D, Novák J & Bartoš J (2013) The impact of juvenile tree species canopy on properties of new forest floor. *Journal of Forest Science* 59: 230–237.
- Knibbe B (2007) PAST4: personal analysis system for treering research, Version 4.2. SCIEM, Vienna, Austria.
- Korpeľ Š (1991) Dynamika prírodného jelšového lesa v ŠPR Jurský Šúr. *Technická Univerzita Zvolen. Acta facultatis forestalis* 33: 91–113.
- Krstinič A, Gračan J & Kajba D (2002) *Alnus* spp. genetic resources conservation strategy: Noble Hardwoods Network, Report of the fourth meeting, 4–6 September 1999, Gmunden, Austria, and the fifth meeting, 17–19 May 2001, Blessington, Ireland. (ed. by J Turok, G Eriksson, K Russell & S Borelli) IPGRI, Rome, Italy, pp. 44–49.
- Krzaklewski W, Pietrzykowski M & Woś B (2012) Survival and growth of alders (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. and *Alnus incana* (L.) Moench) on fly ash technosols at different substrate improvement. *Ecological Engineering* 49: 35–40.
- Laganis J, Peckov A & Debeljak M (2008) Modeling radial growth increment of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) tree. *Ecological Modelling* 215: 180–189.
- Lebourgeois F, Bréda N, Ulrich E & Granier A (2005) Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees* 19: 385–401.
- Linderholm HW (1999) Climatic and anthropogenic influences on radial growth of Scots Pine at Handedsmossen, a raised peat bog, in south central Sweden. *Geografiska Annaler Series A Physical Geography* 81: 75–86.
- Linderholm HW & Leine M (2004) An assessment of twentieth century tree-cover changes on a southern Swedish peatland combining dendrochronology and aerial photograph analysis. *Wetlands* 24: 357–363.
- Lucassen ECHET, Smolders AJP, Boedeltje G, van den Munckhof PJJ & Roelofs JGM (2006) Groundwater input affecting plant distribution by controlling ammonium and iron availability. *Journal of Vegetation Science* 17: 425–434.
- Lukáčik I & Bugala M (2005) Premenlivost, rastová charakteristika a ekológia jelše lepkavej (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) a jelše sivej (*Alnus incana* (L.) Moench.) na Slovensku. Vedecké a pedagogickéaktuality. *Technická Univerzita Zvolen*, 68, Slovakia.
- McVean DN (1956) Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. IV. Root system. *Journal of Ecology* 44: 219–225.
- Mountford MD (1961) On E.C. Pielou's index of non-randomness. *Journal of Ecology* 49: 271–275.
- Näslund M (1936) Skogsförsöksanstaltens gallringsförsök i tallskog. *Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt* 29. Stockholm, Swedish.
- Orzeł S, Forgiel M, Socha J & Ochał W (2005) Biomass and annual production of common alder stands of the Niepołomice Forest. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities: Forestry* 8: 1–25.
- Petráš R & Pajtik J (1991) Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesnícký časopis* 37: 1: 49–56.
- Pielou EC (1959) The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *Journal of Ecology* 47: 607–613.
- Pokorný P, Klimešová J & Klimeš L (2000) Late Holocene history and vegetation dynamics of a floodplain alder carr: a case study from eastern Bohemia, Czech Republic. *Folia Geobotanica* 35: 43–58.

- Pretzsch H (2006) Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald 61: 1158–1159.
- Reineke LH (1933) Perfecting a stand-density index for even-aged forests. Journal of Agricultural Research 46: 627–638.
- Remeš J & Zeidler A (2014) Production potential and wood quality of Douglas fir from selected sites in the Czech republic. Wood Research 59: 509–520.
- Ripley BD (1981) Spatial statistics. 1st Ed. New York, John Wiley & Sons, USA.
- Rodríguez-González PM, Stella JC, Campelo F, Ferreira MT & Albuquerque A (2010) Subsidy or stress? Tree structure and growth in wetland forests along a hydrological gradient in Southern Europe. Forest Ecology and Management 259: 2015–2025.
- Rodríguez-González PM, Campelo F, Albuquerque A, Rivaes R, Ferreira T & Pereira JS (2014) Sensitivity of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) growth to hydrological changes in wetland forests at the rear edge of the species distribution. Plant Ecology 215: 233–245.
- Roy S, Khasa DP & Greer CW (2007) Combining alders, frankiae and mycorrhizae for the revegetation and remediation of contaminated ecosystems. Canadian Journal of Botany 85: 237–251.
- Saarsalmi A, Palmgren K & Levula T (1991) Harmaalepän vesojen biomassan tuotos ja ravinteiden käyttö. Folia Forestalia 768: 1–25.
- Schober R (1995) Ertragstabellen wichtiger Baumarten. Frankfurt a. m., J.D. Sauerländer's Verlag, Germany.
- Schwappach A (1919) Neuere untersuchungen über den wachstumsgang der Schwarzerlen-Bestände. Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen 51: 1–190.
- Schweingruber FH, Eckstein D, Serre-Bachet F & Bräker OU (1990) Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. Dendrochronologia 8: 9–38.
- Sopp L (1974) Fatömeg – szamitazi tablazatok. Budapest, Mezőgazdasági Kiado, Hungary.
- Souček J & Špulák O (2010) Porostní charakteristiky mladých olšových porostů vzniklých sukcesí na bývalé zemědělské půdě. Zprávy lesnického výzkumu 55: 121 – 125.
- Thibaut A, Claessens H & Rondeux J (1998) Construction de tarifs de cubage d'arbres pour l'aune glutineux (*Alnus glutinosa* L. Gaertn.). Biotechnologie, agronomie, société et environnement 2: 203–214.
- Tobita H, Hasegawa SF, Tian X, Nanami S & Takeda H (2010) Spatial distribution and biomass of root nodules in a naturally regenerated stand of *Alnus hirsuta* (Turcz.) var. *Sibirica*. Symbiosis 50: 77–86.
- Uri V, Tullus H & Lõhmus K (2002) Biomass production and nutrient accumulation in short-rotation grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench) plantation on abandoned agricultural land. Forest Ecology and Management 161: 169–179.
- Uri V, Lõhmus K, Mander Ü, Ostonen I, Aosaar J, Maddisson M, Helmisaari HS & Augustin J (2011) Long-term effects on nitrogen budget of a short-rotation grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench) forest in abandoned agricultural land. Ecological Engineering 37: 920–930.
- Uri V, Aosaar J, Varik M, Becker H, Ligi K, Padari A, Kanal A & Lõhmus K (2014) The dynamics of biomass production, carbon and nitrogen accumulation in grey alder (*Alnus incana*/L./Moench) chronosequence stands in Estonia. Forest Ecology and Management 327: 106–117.
- Vacek S, Simon J, et al. (2009) Zakládání a stabilizace lesních porostů na bývalých zemědělských a degradovaných půdách. Lesnická práce, Czech Republic.
- Vares A, Uri V, Tullus H & Kanal A (2003) Height growth of four fast-growing deciduous tree species on former agricultural lands in Estonia. Baltic Forestry 9: 2–8.
- Warren RJ, Rossell IM & Moorhead KK (2004) Colonization and establishment of red maple (*Acer rubrum*) in a southern Appalachian wetland. Wetlands 24: 364–374.
- Wolf A, Møller PE, Bradshaw RHW & Bigler J (2004) Storm damage and long-term mortality in a semi-natural, temperate deciduous forest. Forest Ecology and Management 188: 197–210.
- Worrall JJ, Adams GC & Tharp SC (2010) Summer heat and an epidemic of *Cytospora* canker of *Alnus*. Canadian Journal of Plant Pathology 32: 376–386.
- Yamaguchi DK (1991) A simple method for cross-dating increment cores from living trees. Canadian Journal of Forest Research 21: 414–416.
- Yaman B (2009) Wood anatomy of ivy-hosting black alder (*Alnus glutinosa* Gaertn.). Dendrobiology 62: 41–45.



***5.3. Modelování lesních porostů***

**5.3.1. Individual tree crown width models for Norway spruce and European beech in Czech Republic**

5. 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.



# Individual tree crown width models for Norway spruce and European beech in Czech Republic



Ram P. Sharma\*, Zdeněk Vacek, Stanislav Vacek

Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 16521, Praha 6-Suchbát, Czech Republic

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 5 October 2015

Received in revised form 15 January 2016

Accepted 24 January 2016

### Keywords:

Dominant height

Dominant diameter

Height-diameter ratio

Mixed stand

Spatially explicit competition index

Site quality

Species proportion

## ABSTRACT

Both spatially explicit and spatially non-explicit individual tree crown width models were developed for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) using a large dataset from fully stem-mapped permanent research plots (PRPs) located in various parts of the Czech Republic. A number of tree and stand characteristics were evaluated for their potential contributions to the description of the crown width variations. In addition to diameter at breast height (DBH), other significant predictor variables identified for crown width models are dominant height (HDOM), height-diameter ratio (tree slenderness coefficient), height to crown base, DBH sum of all tree species per PRP and proportion of DBH sum for a species of the interest (spatially non-explicit competition measures), and Hegyi's index (spatially explicit competition measure). Among various base functions evaluated, a simple power function was chosen to expand through the integration of tree and stand variables. The PRP-level random effects were also included using mixed effect modeling approach. Both spatially explicit and spatially non-explicit models and their mixed effect versions described large parts of the crown width variations [ $R^2_{adj} = 0.76\text{--}0.78$  (Norway spruce),  $0.70\text{--}0.73$  (European beech)] without significant residual trends. For both species, spatially explicit mixed effect model described larger part of the crown width variations than its spatially non-explicit mixed effect counterpart. The models showed that after DBH, height-diameter ratio for Norway spruce and HDOM for European beech showed the largest contribution to the models. The crown width increased with increasing dominant height, but decreased with increasing height-diameter ratio, height to crown base, and competition among the trees within a stand. For both species, spatially explicit competition exhibited significantly larger effect on crown width than spatially non-explicit ones. This suggests that spatially explicit models can be more appropriate for description of the individual tree growth dynamics than spatially non-explicit ones. However, because of a little difference between the fit statistics of spatially explicit and spatially non-explicit models, the later models can be applied for precise predictions of crown width as they do not require spatially explicit competition measures, which are computationally complex and difficult.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

The crown is an aboveground part needed for a tree to survive, grow, and reproduce, and it is largely influenced by genetics and physical environment (Kozłowski et al., 1991). The crown displays the leaves to allow capture of radiant energy for photosynthesis, a key physiological process in tree growth. Measurement of the crown dimensions is often done for understanding and quantification of the tree growth (Korhonen et al., 2006). Since crown size is strongly correlated with a tree height and diameter growth, crown measurements are frequently used to develop growth and yield

models, which serve as decision-making tools in forest management (Canavan and Ramm, 2000; Leites et al., 2009; Pretzsch, 2009). The crown dimensions are also used as predictor variables in the individual tree growth models (Vacek and Lepš, 1987; Biging and Dobbertin, 1995; Hasenauer and Monserud, 1997; Hynynen et al., 2002; Pretzsch et al., 2002), mortality models (Monserud and Sterba, 1999), and aboveground biomass models (Kuuluvainen, 1991; Carvalho and Parresol, 2003; Tahvanainen and Forss, 2008). Measures of the crown dimensions are used to assess tree vigor and health (Assman, 1970; Short III and Burkhart, 1992; Hasenauer and Monserud, 1996; Zarnoch et al., 2004), wood quality (Kershaw Jr et al., 1990; Kuprevicius et al., 2014), wind firmness (Navratil, 1997), and stand density (Clutter et al., 1983). Measures of the crown dimensions are also useful

\* Corresponding author.

E-mail addresses: [sharmar@fd.czu.cz](mailto:sharmar@fd.czu.cz), [ramsharm1@gmail.com](mailto:ramsharm1@gmail.com) (R.P. Sharma).

for assessing recreation and wildlife habitats (McGaughey, 1997; Tews et al., 2004), modeling forest fires (Keane et al., 1999), and modeling light interceptions in the canopy (Oker-Blom et al., 1989; Pukkala et al., 1991).

Changing tree and stand variables over the course of a growth projection necessitates models to update the estimates of the crown dimensions. The updating can be possible either with direct measurement of the crown dimensions for all trees on each sample plot or indirect estimation made using previously established crown models. However, as compared to other tree dimensions, measuring crown dimensions including crown width (CW) of all trees on each sample plot is costly and time consuming, and also difficult to measure in dense stands for tall trees, where the base of live crown is obscured. When CW measurements for adequate number of trees and other tree and stand variables are available, the CW model can be established using CW as a function of these variables (Bragg, 2001; Condes and Sterba, 2005; Temesgen et al., 2005; Sönmez, 2009; Fu et al., 2013).

The application of the CW models may involve estimation of crown surface area and crown volume, which are also used for quantification of crown production efficiency (Larocque and Marshall, 1994), tree-crown profiles and canopy architecture (Hann, 1999; Marshall et al., 2003), forest canopy cover (Gill et al., 2000), and the arrangement of trees in forest visualization programs (Hanus and Hann, 1997). The crown projection area and crown volume can be used as proxy measures of leaf area and leaf biomass (Binkley et al., 2013; Forrester, 2013). The CW models can be used to estimate potential growing space required by a given species (Gill et al., 2000; Foli et al., 2003; Pretzsch and Schutze, 2005; Sharma, 2006; Pretzsch et al., 2015). The stand canopy density, which is important to assess wildlife habitat suitability, fire risk, and understory light conditions for regeneration, can also be estimated using CW models (Crookston and Stage, 1999). The CW models are simple allometric models and commonly developed using diameter at breast height as a single predictor variable (Foli et al., 2003; Rautiainen and Stenberg, 2005; Sönmez, 2009; Pretzsch et al., 2015). However, these models may be biased as CW-diameter allometry is largely influenced by tree characteristics (height, tree slenderness, crown length, height to crown base) and stand characteristics (site quality, stand densities or competition). Thus, the potential biases can be substantially reduced through the integration of these variables into the CW models (Gill et al., 2000; Bragg, 2001; Fu et al., 2013; Hao et al., 2015).

The influence of stand density or competition on the crown dimensions is significantly high, and therefore its inclusion into the crown models is necessary (Davies and Pommerening, 2008; Thorpe et al., 2010; Hao et al., 2015). The competition measures can be computed using either spatial arrangements of the trees (spatially explicit competition measures) or without spatial arrangements (spatially non-explicit competition measures). The forest stand can be understood as a collection of individual trees interacting in a spatial manner over the restricted distances (Canham and Uriarte, 2006; Purves et al., 2007; Thorpe et al., 2010). The qualification of the influences of competitive interactions among individual trees can be useful for decision-making in forest ecosystem management. To the authors' knowledge, only a few crown models have been developed so far using spatially explicit competition measures (Rouvinen and Kuuluvainen, 1997; Rüdiger, 2003; Purves et al., 2007; Davies and Pommerening, 2008; Thorpe et al., 2010), but they all have used only diameter and competition measures as predictor variables. Also, sample plot-level variations have not been included as random effects in those spatially explicit crown width models.

The random effect parameters, which account for heterogeneity and randomness in the data caused by various factors, can be

included using mixed effect modeling approach (Vonesh and Chinchilli, 1997; Pinheiro and Bates, 2000). In recent years, this approach has been increasingly used to develop various forest models including CW models (Calama and Montero, 2005; Adame et al., 2008; Meng et al., 2009; Crecente-Campo et al., 2010; Fu et al., 2013, 2015; Hao et al., 2015; Sharma and Breidenbach, 2015). The mixed effect modeling approach is more useful than ordinary least square fitting (Fox et al., 2001), and increases the prediction accuracy of the CW models. This study thus aims to develop mixed effect CW models by including sample plot-level random effects, spatially explicit and non-explicit competition measures along with other tree and stand characteristics that have substantial influences on the CW of two major tree species (Norway spruce and European beech) in the Czech republic. This study uses a large dataset from fully stem-mapped permanent research plots located in various parts of the country. These sample plots cover both pure and mixed species stands of Norway spruce and European beech.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study area

This study was conducted in the forest stands where permanent research plots (PRPs) with Norway spruce and European beech covering 18 Natural Forest Areas (NFA) in the Hercynian geomorphological system (out of total 33 NFAs in the Czech Republic) (Fig. 1). Based on the canopy structures, natural regenerations and stocks of dead woods, squared-shaped PRP (50 m × 50 m) were established following the Field-Map technology of the IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd (Šmelko and Merganič, 2008). The low and middle lands are the Kokořínsko, Český kras, Křivoklátsko and Třebechovice. The higher and mountain regions in the Sudeten mountain system are Broumovsko, Krkonoše, Orlické hory, Šumava, and Jeseníky mountains. The altitude ranges from hornbeam-oak coppice forest with admixture of beech (240 m above sea level) through the spruce-pine stands, mixed beech-fir-spruce high forest to mountain pure spruce stands in ecotone of upper limit of the forest (1370 m). All forests fall within the Protected Area System (National Park, Protected Landscape Area, Nature Reserve, Natural Monument). The mean annual temperature ranges from 4 to 9.5 °C, the mean annual precipitation ranges from 500 to 1550 mm. Length of the growing season ranges from 35 to 180 days. Detailed descriptions of the study area can be found in the literature (Vacek and Lepš, 1996; Vacek et al., 2009, 2014, 2015). Our field studies were in accordance with the notification provisions of the protection of nature and not detrimental to wildlife and soil. Research was conducted with permissions for access to the territory of PRPs. In total, 100 PRPs (42 for Norway spruce and 58 for European beech), which were fully embedded within a stand, were identified for the purpose.

### 2.2. Data

The positions of all trees on each PRP including regenerations were recorded. Total height and over-bark diameter at 1.3 m above ground (DBH) were measured for all trees (individuals with DBH ≥ 4 cm). Diameters were measured by caliper with a precision of 1 mm and heights using laser Vertex with a precision of 0.1 m. Height to live crown base (HCB) and crown radii were also measured. Height to live crown base was measured at the point where branches formed a continuous whorl of a crown. The crown radii were measured at right angle to each other through the centroid of the crown. The CW was then computed as the arithmetic mean of crown widths obtained from measurements of crown radii

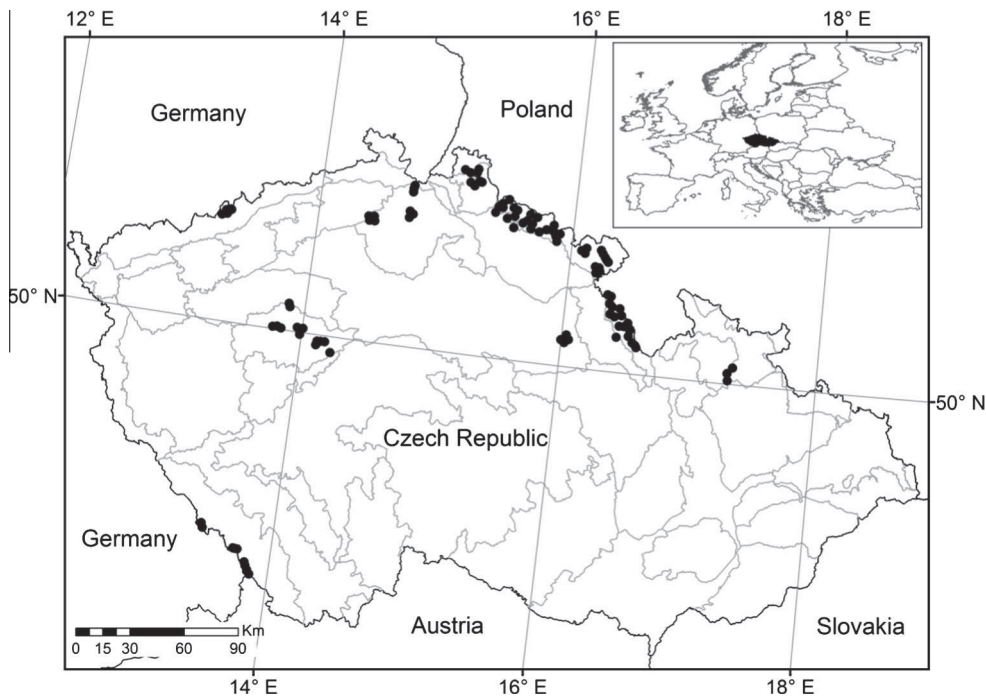


Fig. 1. Location of permanent research plots (black dots) with Norway spruce and European beech stands falling within Natural Forest Areas highlighted by gray lines.

representing at least two azimuths. The first azimuth was defined as the direction from the subject tree to the center of the measurement plot and the second azimuth was perpendicular to the first (Bragg, 2001; Marshall et al., 2003; Fu et al., 2013). In each quadrant, the crown radii were measured as the horizontal distances from the center of the tree bole to the greatest extent of the crown from the bole. Other tree and stand characteristics on each PRP were also measured following the inventory protocols developed by Forest Management Institute (FMI, 2003). The measurements were made between April 2007 and August 2015. Our data originated only from the first measurement of PRP and therefore lacked temporal variations in the measurements. In total, the CW measurements from 3888 trees of Norway spruce and 4854 trees of European beech were used for modeling.

### 2.3. Tree and stand variables

We evaluated a number of tree and stand variables that describe size, site quality, and stand density or competition (Hasenauer and Monserud, 1996). The size variables include DBH, total tree height, and height-DBH ratio (HDR, tree slenderness coefficient), and height to crown base. One of the stand variables that describe site quality is a mean height of dominant trees (i.e. dominant height). The growth of dominant trees and site quality is strongly correlated, and therefore site quality is commonly assessed with a measure, site index (Monserud, 1984; Raulier et al., 2003). Since our data lacked site indices, we used mean heights of the biggest trees on the PRP as proxy to site index. Depending on the number of height sample trees available, 10–25 biggest trees (in terms of height and DBH) per PRP were chosen to calculate dominant height and dominant diameter. For this, we first ranked height sample trees by height and secondly by DBH, and their mean rank was then used to identify biggest trees on each PRP. We then calculated mean height and DBH of those trees and termed as dominant height (HDOM) and dominant diameter (DDOM), respectively. One tallest tree per PRP was also identified

and its total height (HTALL) used as proxy of HDOM (Sharma and Parton, 2007; Sharma and Breidenbach, 2015). Mean height of all height sample trees per PRP (MEANHT) was also used as proxy of HDOM. In addition to HDOM, HTALL, and MEANHT, we also evaluated height difference between tallest and shortest trees per PRP (HTRANGE) and coefficient of variations of heights per PRP (CVHT). The PRP-centered competition measures were computed, and they are commonly known as spatially non-explicit competition measures. They are stem numbers ( $N \text{ ha}^{-1}$ ), basal area ( $BA \text{ ha}^{-1}$ ), arithmetic mean DBH (AMD) and quadratic mean DBH (QMD) per PRP, and DBH difference between thickest and thinnest trees per PRP (DBHRANGE) and coefficient of variations of DBH per PRP (CVDBH), and total DBH of all trees per PRP (DBHSUM). For mixed species stands, all PRP-centered competition measures were computed regardless of the tree species. The effect of species mixture on tree and stand growth dynamics could be substantial, and therefore correction for all sample plot-centered competition measures is necessary (Condés et al., 2013; Sterba et al., 2014). For this, we calculated the proportion of each PRP-centered competition measure for a species of the interest and examined its potential contributions to the CW models.

### 2.4. Spatially explicit competition measure

Since the position of each tree was available, it was possible for us to calculate inter-tree distance and identify potential competitors for the subject trees. We computed tree-centered competition measure or spatially explicit competition index (CI) using the Hegyi's index (Hegyi, 1974), which weighs diameter-ratio by inter-tree distance. The Hegyi's index is based on the principle that larger and closer competitor would have higher competition impact on a subject tree. This index, defined by Eq. (1), has frequently been used to develop various spatially explicit forest models including crown models (Biging and Dobbertin, 1992; Ledermann and Stage, 2001; Rivas et al., 2005; Davies and Pommerening, 2008; Thorpe et al., 2010). To avoid illogical

mathematical computation for 22 trees due to their forks below 1.3 m, we added 1.0 to the distance in an index formula.

$$CI_s = \sum_{c=1}^n \gamma_s \left( \frac{y_c}{y_s} \right) \frac{1}{DIST_{sc} + 1} \quad (1)$$

where CI is total competition,  $y$  is a tree size variable (DBH or HT), DIST is a distance between subject tree and competitor,  $n$  is the number of competitors per PRP,  $y$  is an edge expansion factor, and  $s$  and  $c$  are the indices for subject trees and competitors, respectively.

The crown dimensions such as crown width and crown length (e.g. inter-tree distance weighed by ratios of crown cross-sectional areas or crown volumes of subject trees and competitors) (Biging and Dobbertin, 1992; Pretzsch et al., 2002; Pretzsch, 2009) might better describe competitive interactions among the trees than diameter or height. But measurements of the crown dimensions for a number of trees including species of the interest in our data were missing, while measurements of DBHs and heights for all tree species were available. We therefore used DBH and height to describe competitive interactions among the trees, i.e. we evaluated only diameter- and height-based CI. All measured trees around a given subject tree were considered as potential competitors. It requires an appropriate restriction by setting maximum distance within which all individuals must be included as potential competitors. We applied fourteen search radii (SR) that

are based on horizontal angle (basal area factor) and vertical angle (vertical search cone) to include potential competitors. Definitions along with their mathematical formulations are presented in Table 1.

Among fourteen search radii evaluated, the diameter-based CI calculated using SR4 for Norway spruce and SR3 for European beech contributed significantly highly to the CW models. The stem-mapped PRP showed that there were number of trees lying closer to plot boundary, and therefore they must have off-plot competitors. To reduce errors in the estimated CIs, we computed edge expansion factor for squared-shaped PRP following the methods suggested by (Martin et al., 1977; Goreaud and Pélissier, 1999) and adjusted to the subject trees. This method is assumed to work adequately well when there is homogenous stand condition (in terms of tree size, species composition, and stem distribution pattern) both inside and outside PRP (Martin et al., 1977; Radtke and Burkhardt, 1998). Since the entire part of each PRP is located within the stands (i.e. no data from divided PRPs included), these assumptions more likely hold. Summary statistics of the measurements for all tree and stand variables evaluated including spatially explicit CI are presented in Table 2. Few CW observations were extremely small or large and illogical relative to other tree dimensions such as height, DBH, and HCB. We assumed those observations were due to recording or measurement errors, and therefore excluded after all competition measures were computed.

**Table 1**

Competition index search radii evaluated [HCB = height to crown base and all other letters and abbreviations are the same as defined in Eq. (1)].

Search radii	A tree included as competitor when	Definitions (Biging and Dobbertin, 1992)
SR1	$DIST_{sc} \leq (DBH_s + DBH_c)/8$	Influence zone of competitor and subject tree overlap approx. $9.2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ angle gauge
SR2	$DIST_{sc} \leq (DBH_s + DBH_c)/6$	Influence zone of competitor and subject tree overlap approx. $5.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ angle gauge
SR3	$DIST_{sc} \leq 0.25DBH_s$	Influence zone of competitor and subject tree overlap approx. $4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ angle gauge
SR4	$DIST_{sc} \leq 0.33DBH_s$	Influence zone of competitor and subject tree overlap approx. $2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ angle gauge
SR5, ..., RS9	$DIST_{sc} \leq HEIGHT_c / \tan \theta$	$\theta$ height angle to horizontal, starting from base of a subject tree $s$ (where $\theta = 30^\circ, 40^\circ, 50^\circ, 60^\circ, 70^\circ$ )
SR10, ..., RS14	$DIST_{sc} \leq (HEIGHT_c - HCB_s) / \tan \theta$	$\theta$ height angle to horizontal, starting from crown base of a subject tree $s$ (where $\theta = 30^\circ, 40^\circ, 50^\circ, 60^\circ, 70^\circ$ )

**Table 2**

Data summary [BA = basal area, QMD = quadratic mean diameter, MEANDBH = mean diameter at breast height, DBHSUM = total DBH of all trees per sample plot, DBHSUMPOR = DBHSUM proportion for a species of the interest, DBHRANGE = DBH difference of thickest and thinnest tree per sample plot, DDOM = mean DBH of dominant trees, HDOM = mean height of dominant trees, HTALL = height of tallest tree per sample plot, MEANHT = mean height of trees per sample plot, HTRANGE = height difference of tallest and shortest trees per sample plot, HDR = height to DBH ratio, HCB = height to crown base, CW = crown width, CI = spatially explicit competition index (Eq. (1)) computed using search radii SR4 and SR3 for Norway spruce and European beech, respectively (Table 1)].

Variables	Statistics [mean $\pm$ std. (range)]	
	Norway spruce	European beech
Number of sample plots	42 (13 pure + 29 mixed)	58 (17 pure + 41 mixed)
No. of crown width sample trees	3888	4854
No. of crown width sample trees per plot	164 $\pm$ 112 (1–438)	125 $\pm$ 83 (3–312)
No of stems per plot	204 $\pm$ 115 (23–642)	159 $\pm$ 122 (8–664)
No. of stems per hectare ( $\text{N ha}^{-1}$ )	815 $\pm$ 461 (92–2568)	636 $\pm$ 486 (32–2656)
BA per hectare ( $\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$ )	46 $\pm$ 22.3 (9.9–138.2)	43.6 $\pm$ 17.6 (12.9–138.2)
QMD (cm)	29.4 $\pm$ 10.5 (11.9–60.5)	34.7 $\pm$ 11.5 (15.1–87.4)
MEANDBH (cm)	26.7 $\pm$ 10.7 (9.5–54.2)	30.6 $\pm$ 12.4 (9.5–84.4)
DBHSUM (cm)	4502 $\pm$ 1354 (1241–9184)	3721 $\pm$ 1590 (675–9185)
DBHSUMPOR	0.7 $\pm$ 0.3 (0.001–1.0)	0.8 $\pm$ 0.2 (0.001–1.0)
DBHRANGE (cm)	50.9 $\pm$ 18.7 (23.9–108)	66.9 $\pm$ 20.8 (29–117.8)
DDOM (cm)	44.8 $\pm$ 12.6 (20.3–67.5)	52.8 $\pm$ 10.5 (29–84.4)
DBH (cm)	28.2 $\pm$ 17.3 (3.1–98.8)	30.4 $\pm$ 19.8 (3.4–103.2)
HDOM (m)	24.9 $\pm$ 8.9 (7.6–40.5)	28.4 $\pm$ 6.6 (13.3–42.8)
HTALL (m)	28.1 $\pm$ 9.6 (10.5–50.6)	33.1 $\pm$ 7.7 (18–50.6)
MEANHT (m)	17.2 $\pm$ 7.5 (4.6–32.7)	19.4 $\pm$ 7.4 (8.6–42.8)
HTRANGE (m)	23.3 $\pm$ 9.8 (8.5–48.7)	26.5 $\pm$ 10.7 (5.6–48.7)
HEIGHT (m)	17.6 $\pm$ 10.1 (2–48.7)	19.6 $\pm$ 9.9 (0.5–50.6)
HDR ( $\text{m cm}^{-1}$ )	0.7 $\pm$ 0.2 (0.1–1.8)	0.8 $\pm$ 0.3 (0.1–2.5)
HCB (m)	6.6 $\pm$ 5.7 (0–32.1)	8.3 $\pm$ 6.5 (0–29.6)
CW (m)	3.8 $\pm$ 1.6 (0.7–11)	6.2 $\pm$ 3 (0.9–19.8)
CI	1.7 $\pm$ 1.1 (0–11.1)	2.4 $\pm$ 3.6 (0–48.3)

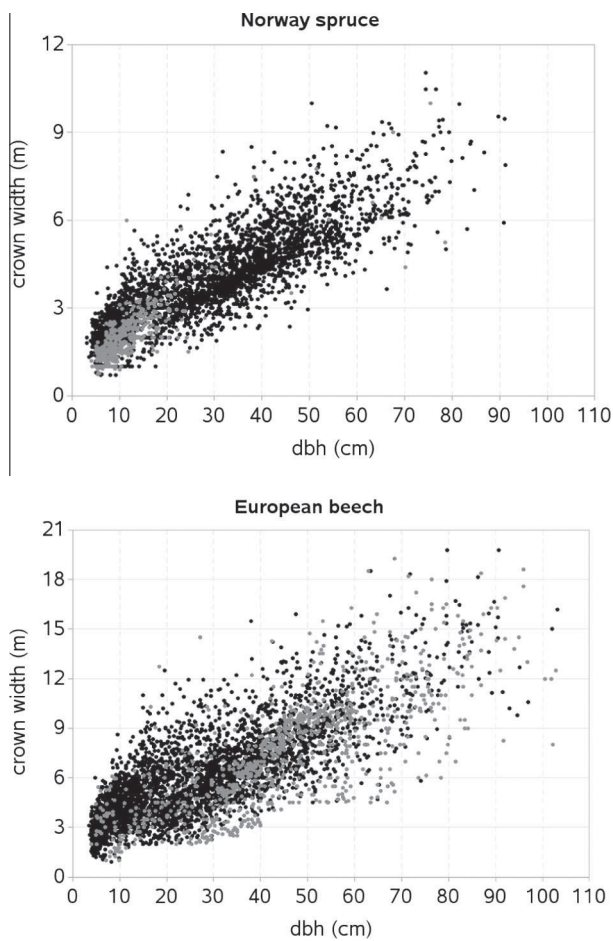


Fig. 2. Scattered plots of crown width against dbh [dense stand sample plots: black dots; sparse stand sample plots: gray dots].

The stem map showed that 40% PRPs were located in less dense stands, which we categorized them as sparse stand PRPs, and PRPs in denser stand were categorized as dense stand PRPs. Even though distinct clustering of the observations by category cannot be seen in the scattered plots (Fig. 2), the means of crown widths calculated by DBH classes for each category appeared significantly different. Therefore, we developed CW models using dummy variable approach that differentiates the models by stand category.

### 2.5. Base function

The base functions were chosen on the basis of the scattered plots of the CW against DBH (Fig. 2). We evaluated number of base functions reported in the literature (Bragg, 2001; Sánchez-González et al., 2007; Sönmez, 2009; Fu et al., 2013) and chosen the best suited one (Eq. (2)) to our data. This function (Huxley and Teissier, 1936) was then further expanded and analyzed.

$$CW_{ij} = b_1 DBH_{ij}^{b_2} + \varepsilon_{ij} \quad (2)$$

where  $CW_{ij}$  and  $DBH_{ij}$  are crown width and diameter at breast height measured for tree  $j$  ( $j = 1, \dots, m$ ) on PRP  $i$  ( $i = 1, \dots, n$ ), respectively,  $b_1$  and  $b_2$  are parameters,  $\varepsilon_{ij}$  is a residual, and  $m$  and  $n$  are number of trees and PRPs, respectively.

### 2.6. Selection of variables

We selected appropriate tree and stand variables following the procedures involving graphical explorations and examining correlations between response and predictor variables. The DBH is

known to have large influence on the crown dimensions (Gill et al., 2000; Pretzsch et al., 2015), but other tree and stand characteristics also influence significantly highly (Hasenauer and Monserud, 1996; Thorpe et al., 2010; Fu et al., 2013). As CW significantly varied with tree and stand variables in our data, we included them as predictor variables into the model. The variables can be included into the models using any one of the two approaches (Huang and Titus, 1994; Staudhammer and LeMay, 2000). The first is the parameter prediction approach (Clutter et al., 1983) also known as two-stage approach (Ferguson and Leech, 1978), and second approach directly adds variables into the model (Sharma and Parton, 2007; Fu et al., 2013; Hao et al., 2015). Because of biological relevance leading to easy interpretation (Staudhammer and LeMay, 2000), we applied two-stage approach. This is commonly used to select appropriate predictor variables to develop various forest models (Mehtatalo, 2004; Castedo-Dorado et al., 2005; Adame et al., 2008; Sharma and Breidenbach, 2015). In the first stage, we fitted base function (Eq. (2)) to the data for each PRP separately and matrix-plots of PRP-specific parameter estimates ( $b_1$ ,  $b_2$ ) against each variable and its transformations (square, logarithm, and root) and interactions to other stand variables were examined. In the second stage, the variables, which showed strong relationships with parameters were used to expand base function. For both species, HDOM, HDR, HCB, DBHSUM, and DBHSUMPOR showed strong relationship only with  $b_1$ . Then, we redefined  $b_1$  as function of HDOM, HDR, HCB, DBHSUM or CI, and DBHSUMPOR and expanded as shown in Eq. (3). Also, dummy variable, a stand openness was modelled as a linear function  $b_2$  as shown here in Eq. (3).

$$CW_{ij} = b_1 DBH_{ij}^{b_2} + \varepsilon_{ij} \quad (3)$$

with  $b_1 = \alpha_1 z_1^{z_2} + \alpha_3 z_2 + \alpha_4 z_3 + \alpha_5 z_4 + \alpha_6 z_5$ ,  $b_2 = \phi_1 + \phi_2 \text{openness}$

where  $z_1 = \text{HDOM}_i$ ;  $z_2 = \text{HDR}_{ij}$ ;  $z_3 = \text{HCB}_{ij}$ ;  $z_4 = \text{DBHSUM}_i$  or  $\text{CI}_{ij}$ ;  $z_5 = \text{DBHSUMPOR}_i$ ;  $\alpha_1 - \alpha_6$ ,  $b_1$ ,  $b_2$  = parameters; openness = 1 for trees from a sparse stand, otherwise 0; all other symbols, abbreviations, and measurement units are the same as defined in Eqs. (1) and (2) and Table 2.

### 2.7. Mixed effect models

We incorporated sample plot-level random variations into Eq. (3) using nonlinear mixed effect modeling approach. This approach makes the models sample plot-specific (or localized) and therefore improves the prediction accuracy of the CW models (Fu et al., 2013, 2015; Hao et al., 2015). In general, a sample plot-level nonlinear mixed effect model (i.e. one-level nonlinear mixed effect model) in the matrix forms (Pinheiro and Bates, 2000) is represented by

$$\mathbf{y}_i = f(\theta_i, \mathbf{x}_i) + \varepsilon_i, \quad \varepsilon_i \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R}_i) \quad \text{with} \quad \theta_i = \mathbf{A}_i \mathbf{b} + \mathbf{B}_i \mathbf{u}_i, \quad \mathbf{u}_i \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{D}) \quad (4)$$

where  $\mathbf{y}_i$  is a response vector for CW measurements,  $\mathbf{x}_i$  is a vector for measurements of predictor variables on PRP  $i$ ,  $\mathbf{b}$  is a vector of fixed parameters with design matrix  $\mathbf{A}_i$ ,  $\mathbf{u}_i$  is a vector for PRP-level random effect parameters and is assumed to have multivariate normal distribution with zero mean and a variance-covariance matrix  $\mathbf{D}$ . A vector  $\mathbf{u}_i$  is assumed to be independent of residual vector  $\varepsilon_i$ , and  $\mathbf{B}_i$  is a random effects design matrix for PRP  $i$ . The residual vector is defined by  $\varepsilon_i \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R}_i)$ , where  $\mathbf{R}_i$  is within PRP variance-covariance matrix, and is given by

$$\mathbf{R}_i = \sigma^2 \mathbf{G}_i^{1/2} \Gamma_i \mathbf{G}_i^{1/2} \quad (5)$$

where  $\sigma^2$  is a residual variance common to all PRPs, i.e.  $\sigma^2$  is a scaling factor for error dispersion (Gregoire et al., 1995), given by the value of the residual variance of the estimated model,  $\mathbf{G}_i$  is a

diagonal matrix accounting for variance of within-PRP heteroscedasticity and reduced to be an identity matrix because of absence of such heteroscedasticity, and  $\Gamma_i$  is a matrix accounting for within-PRP autocorrelations of the residuals, and was reduced to be an identity matrix because of absence of such autocorrelations. Then, form of the mixed effect model with PRP-level random effect parameters ( $u_{i1}, u_{i2}$ ) included in Eq. (3) would be,

$$CW_{ij} = (b_1 + u_{i1})DBH_{ij}^{(b_2+u_{i2})} + \varepsilon_{ij}, \quad \varepsilon_i \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R}_i), \quad \mathbf{u}_i \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{D}) \quad (6)$$

with  $b_1 = \alpha_1 Z_1^2 + \alpha_3 Z_2 + \alpha_4 Z_3 + \alpha_5 Z_4 + \alpha_6 Z_5$ ,  $b_2 = \phi_1 + \phi_2 openness$

All symbols and abbreviations are the same as defined in Eq. (1)–(5). Hereafter, the estimated model without random effects parameters (Eq. (3)) is termed as an ordinary least square model (OLS model). When a random parameter vector  $\mathbf{u}_i$  of the estimated mixed effect model (Eq. (6)) is assumed zero, it turns out to be a population average model (PA model).

### 2.8. Model estimation and evaluation

The mixed effect models and their ordinary least square versions were estimated with maximum likelihood in SAS macro NLINMIX (SAS Institute Inc., 2008) using expansion-around-zero method (Littell et al., 2006). The base candidate models including Eq. (2) were estimated using PROC MODEL (SAS Institute Inc., 2008) with Marquardt's method. The fitted models were evaluated for their residual variations using statistical criteria such as root mean squared error (RMSE) and adjusted coefficient of determination ( $R^2_{adj}$ ) (Montgomery et al., 2001). Additionally, we examined graphs of the residuals for each predictor variable evaluated and the simulated CW curves overlapped on the observed data. The effects of significant predictor variables on the CW were also examined graphically. Unless otherwise specified, we used 1% level of significance ( $\alpha = 1\%$ ) in our analyses. Even though the model validation is one of the important components of modeling as this provides credibility and confidence about the estimated models (Soares et al., 1995; Vanclay and Skovsgaard, 1997), we did not do this because of lack of independent data.

### 2.9. Estimating random effect parameters and localizing model

A prior information of a response variable of the mixed effect model (i.e. CW in Eq. (6)) is required for making subject-specific predictions through the localization of the models (Pinheiro and Bates, 2000; Calama and Montero, 2005). As per individual sample plot situation, the CW measurements from any number of the selected trees of a species of the interest per sample plot can be used to estimate random effect parameters ( $u_{i1}, u_{i2}$ ) and added them to the PA model. The localized model can then be used for accurate prediction of the crown width of rest of the trees on the sample plot, this is also known as subject-specific prediction. Even though there have been several alternatives reported in the literatures, generally randomly selected four to five trees per sample plot could be used for a reasonable accuracy of the prediction by the mixed effect models (Calama and Montero, 2005; Crecente-Campo et al., 2010; Fu et al., 2013). The random effect parameters ( $u_{i1}, u_{i2}$ ) can be estimated using empirical best linear unbiased prediction (EBLUP) theory (Eq. (7)) (Vonesh and Chinchilli, 1997; Pinheiro and Bates, 2000).

$$\mathbf{u}_i = \mathbf{DZ}_i^T (\mathbf{Z}_i \mathbf{DZ}_i^T + \mathbf{R}_i)^{-1} \varepsilon_i \quad (7)$$

where  $\mathbf{u}_i$  is a vector of sample plot-level random effect parameters ( $u_{i1}, u_{i2}$ ) for PRP  $i$ ,  $\mathbf{D}$  is a variance-covariance matrix and its

dimension is given by the number of random effect parameters to be estimated, and  $\mathbf{Z}_i$  is a design matrix for the random effect parameters. The elements of  $\mathbf{Z}_i$  are partial derivatives of the model (Eq. (6)) with respect to its fixed parameters  $b_1$  and  $b_2$  (Pinheiro and Bates, 2000; Calama and Montero, 2005; Sharma and Breidenbach, 2015). Matrix  $\mathbf{R}_i$  is the same as defined in Eq. (5), and an error vector  $\varepsilon_i$  is obtained from the fixed parts (PA model) of the mixed effect model (Eq. (6)). A number of literatures have presented the procedures of estimating random effect parameters using EBLUP theory with examples (e.g. Mehtatalo, 2004; Calama and Montero, 2005; Sharma and Parton, 2007; Crecente-Campo et al., 2010; Fu et al., 2013; Sharma and Breidenbach, 2015).

## 3. Results

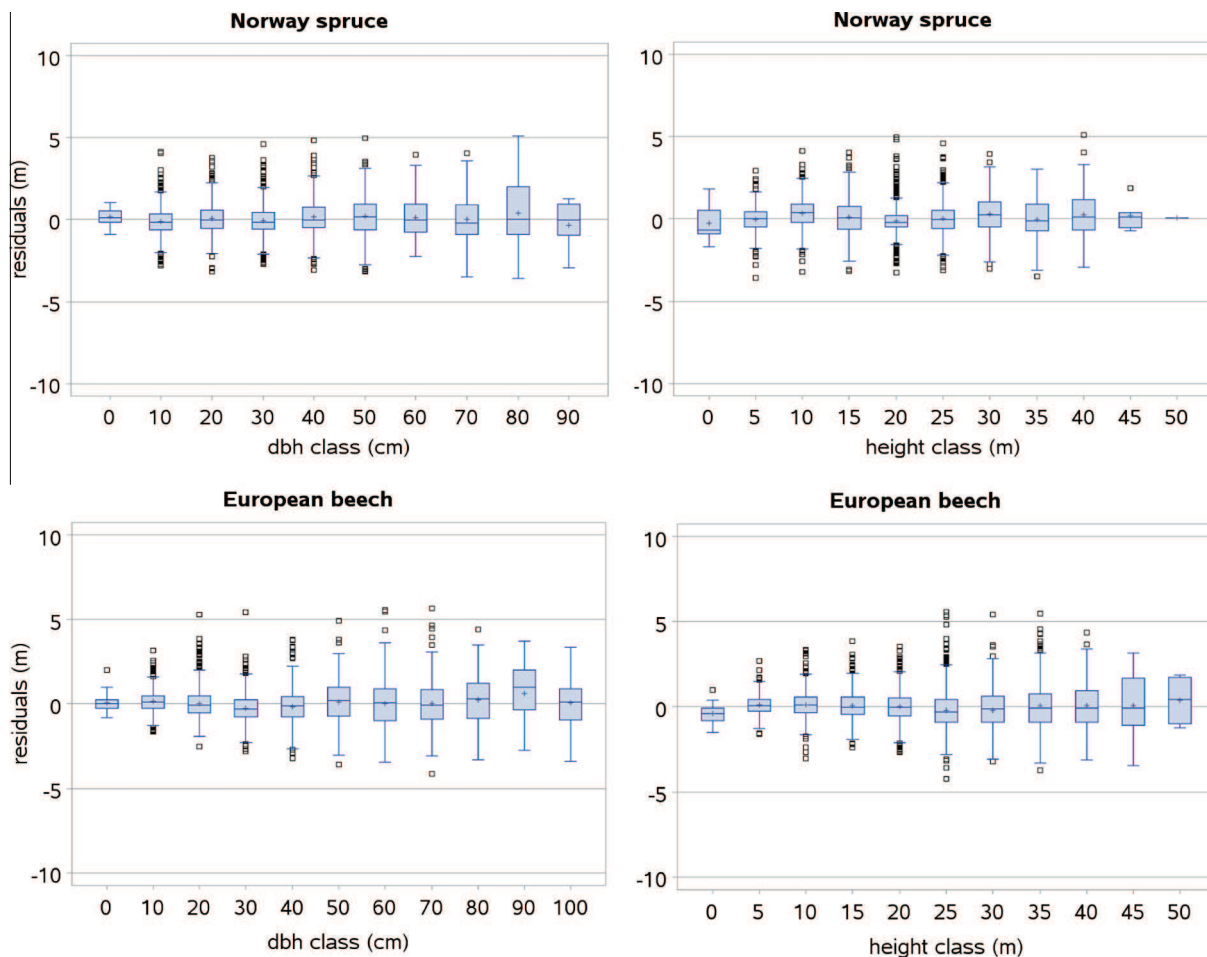
To avoid the effects due to over-parameterization and collinearity in the estimated models, we selected only those tree and stand variables, which displayed significantly large contributions to the CW models. Among several predictor variables evaluated, most contributing ones identified are HDOM, HDR, HCB, DBHSUM, and DBHSUMPOR. Both spatially explicit and non-explicit ordinary least square models and their mixed effect versions described the CW variations adequately well [ $R^2_{adj} = 0.76$ – $0.78$  (Norway spruce),  $0.70$ – $0.73$  (European beech)]. All models for Norway spruce described substantially larger part of the CW variations than for European beech. All parameter estimates of the models are significant ( $p < 0.001$ ) and biologically plausible (Table 3). For both species, the mixed effect models described the largest part of the CW variations. Also, the values of the fixed parameter estimates of the ordinary least square (OLS) models are slightly different from that of their mixed effect counterparts. The reduction of unexplained variance (i.e. mean squared residuals,  $\sigma^2$ ) in the mixed effect model relative to its OLS version varied from 5% to 16% with slightly higher reduction for Norway spruce. There was larger estimated value of a variance of the random effect parameter  $u_{j1}$  than that of  $u_{j2}$ . This indicated that parameter  $b_1$  was more strongly correlated to the PRP-level variation than parameter  $b_2$ . For each species, spatially explicit OLS models and their mixed effect versions described slightly larger part of the CW variations than their spatially non-explicit counterparts. After DBH, HDR for Norway spruce and HDOM for European beech in all models showed the largest contributions to the CW models. The third-most contributing variables in spatially non-explicit models for Norway spruce and European beech are DBHSUMPOR and HDR, respectively. However, CI showed the third-most contribution to the spatially explicit CW models. As compared to other significantly important predictor variables, HCB and DBHSUM exhibited least contributions to the CW models for Norway spruce and European beech, respectively.

We examined the standardized residuals of spatially explicit OLS models that were plotted against each of the predictor variables evaluated (Table 2). But for a brevity, we have presented only a few herein (Fig. 3). No serious heteroskedasticity problem in the residuals was observed. No substantial difference between the residuals produced by spatially explicit and spatially non-explicit models was also observed. Except for few cases, such as DBH class  $>70$  cm for European beech where relatively fewer observations are available, the graphs displayed no serious residual trends across the observed data ranges. This indicated that the selected predictor variables are adequate enough to describe CW variations.

Effects of the variables that describe tree size (HDR, HCB), site quality (HDOM), and competition (DBHSUM, DBHSUMPOR, CI) on the CW were simulated and are presented in Figs. 4 and 5. Except last ones in the right columns of these figures, all others were produced using parameter estimates of spatially non-explicit OLS models. Also, almost similar figures resulted from the spatially

**Table 3**  
Parameter estimates, variance components, and fit statistics of CW models (Eq. (6)) [OLS = ordinary least square, all parameter estimates are significant ( $p < 0.001$ ), and all symbols and abbreviations are the same as defined elsewhere in the text].

Components	Norway spruce				European beech			
	OLS model		Mixed model		OLS model		Mixed model	
	Spatially explicit	Spatially non-explicit	Spatially explicit	Spatially non-explicit	Spatially explicit	Spatially non-explicit	Spatially explicit	Spatially non-explicit
<i>Fixed parameters</i>								
$\phi_1$	0.564693	0.562855	0.552678	0.55693	0.539382	0.544437	0.535008	0.53945
$\phi_2$	-0.02093	-0.02171	-0.02408	-0.02036	0.006762	-0.00486	0.005261	-0.00692
$\alpha_1$	0.673463	0.690483	0.684437	0.685899	0.561918	0.685558	0.561781	0.681669
$\alpha_2$	0.051226	0.052529	0.053836	0.056279	0.30174	0.269483	0.305888	0.273579
$\alpha_3$	-0.06468	-0.07277	-0.0635	-0.07446	-0.1752	-0.15985	-0.18077	-0.16346
$\alpha_4$	-0.00196	-0.00218	-0.00201	-0.00225	-0.01123	-0.01317	-0.01117	-0.01319
$\alpha_5$	-0.02454	-0.00001	-0.02527	-0.00001	-0.01158	-0.00003	-0.01162	-0.00003
$\alpha_6$	-0.11357	-0.12303	-0.10942	-0.12293	-0.2857	-0.36047	-0.28703	-0.35825
<i>Variance components</i>								
$\sigma^2_{uj1}$			0.1035	0.1330			0.7125	0.4972
$\sigma^2_{uj1uj2}$			-0.04356	-0.05264			-0.1801	-0.1148
$\sigma^2_{uj2}$			0.01973	0.02218			0.04697	0.0279
$\sigma^2$	0.6358	0.6483	0.5355	0.5771	2.5850	2.6853	2.2979	2.5360
<i>Fit statistics</i>								
$R^2_{adj}$	0.7658	0.7612	0.7804	0.7716	0.7138	0.7002	0.7325	0.7209
RMSE	0.7974	0.8052	0.7318	0.7597	1.6078	1.6387	1.5159	1.5925

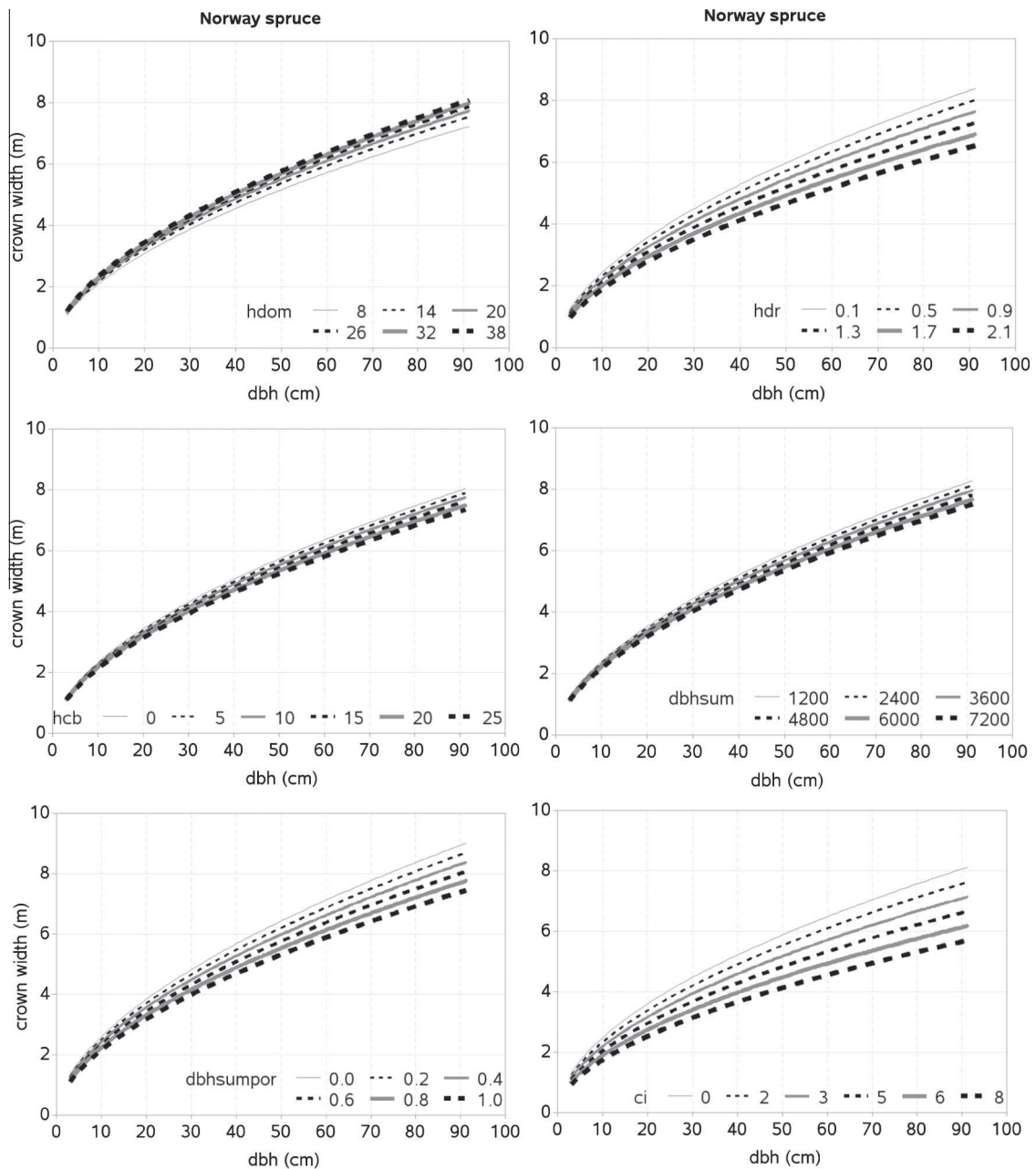


**Fig. 3.** Standardized residuals of OLS models, plotted against dbh class and height class. The length of the box represents the interquartile range (IQR), length of the whisker represents class minimum and maximum values in IQR, and small boxes represent observations lying beyond 1.5 times IQR.

explicit OLS models and their mixed effect versions. When the values of other predictor variables rather than a variable allowed for varying were assumed to be constants (i.e. mean values of

observed data used here), effect of tree slenderness (HDR) for Norway spruce and effect of site quality (HDOM) for European beech emerged as the largest ones. The CW increased with increasing



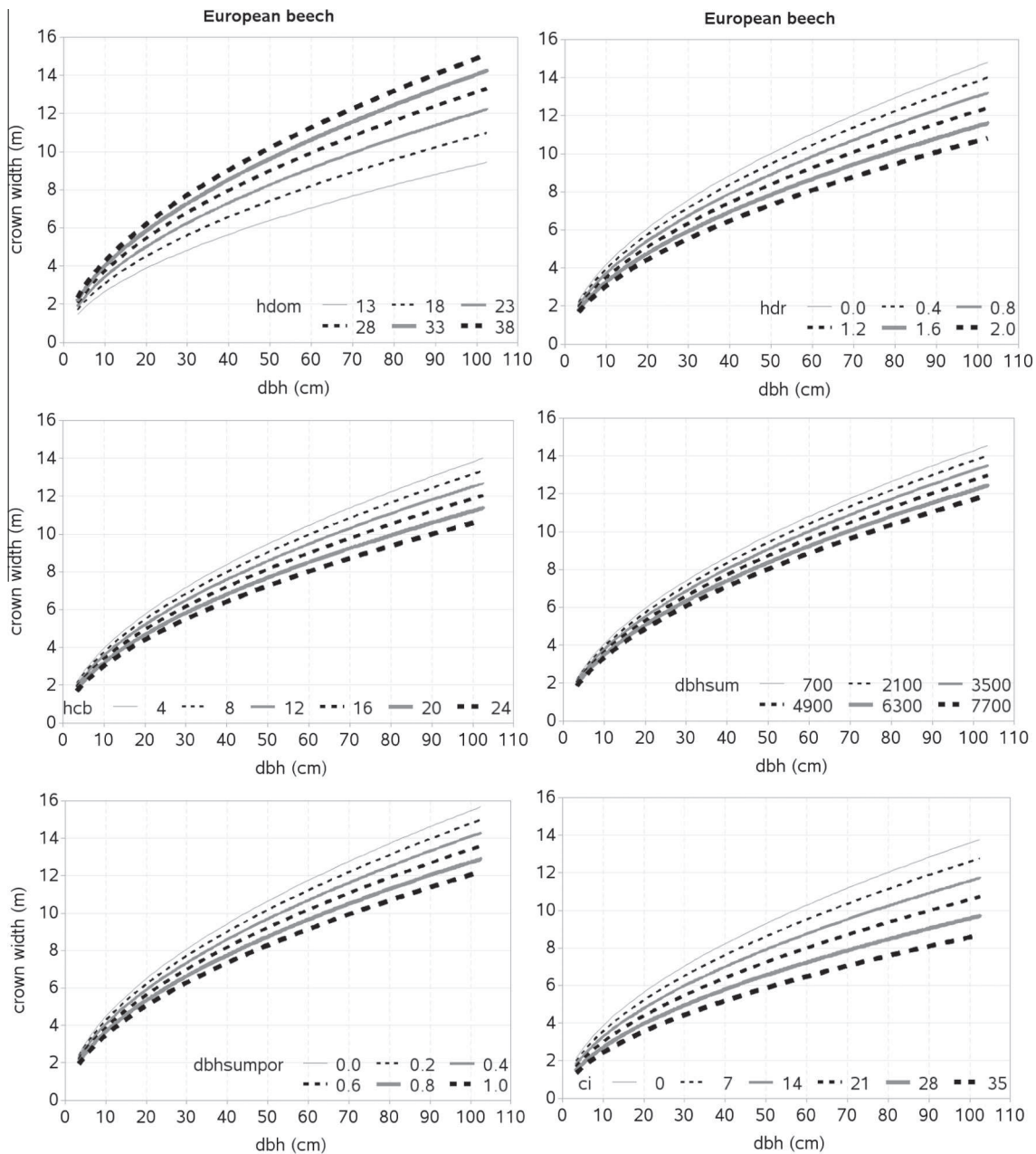


**Fig. 4.** Effects of HDOM, HDR, HCB, DBHSUM, DBHSUMPOR, and CI on the crown width, respectively for Norway spruce. The curves were produced using parameter estimates in Table 3 (OLS models for dense stands). The mean values of the observed data were used for other variables rather than the variable shown varying (lowest to highest range in the observed data).

HDOM and the rate of increase for European beech was significantly higher than for Norway spruce. The CW decreased with increasing tree slenderness coefficient, HCB, and competition (DBHSUM, DBHSUMPOR, CI). The HCB showed much smaller effect for Norway spruce, but significantly larger effect for European beech. The effects of competition as shown by spatially non-explicit models changed significantly when DBHSUM was replaced with CI, and the magnitudes of such changes for European beech emerged slightly larger than that for Norway spruce. This indicated that competition measures computed using spatial arrangement of trees appeared more effective than those computed without use of spatial arrangement of trees. The PRP-centered competition measure computed considering species proportion (DBHSUMPOR) showed substantially larger effect on the CW than DBHSUM. The models also showed that CW significantly decreased with decreasing species proportion or species mixing effects.

#### 4. Discussion

Data used in this study have a large variation (Table 2, Fig. 2), covering both pure and mixed species stands in various parts of the Czech Republic (Fig. 1). Data also covers all possible stand densities, growth conditions, and management regimes (from clear cut to leaving the spontaneous development). Since CW and DBH are strongly correlated, DBH can be used as single predictor variable in allometric CW models (Foli et al., 2003; Rautiainen and Stenberg, 2005; Sönmez, 2009; Pretzsch et al., 2015). However, these models tend to over-estimate crown dimensions for dense stands and tend to under-estimate for sparse stands (Thorpe et al., 2010). Stand conditions such as site quality, climate, and competitive situations among the individual trees within a stand have significant influences on the crown dimensions (Thorpe et al., 2010; Urban et al., 2010). Therefore, variables that can



**Fig. 5.** Effects of HDOM, HDR, HCB, DBHSUM, DBHSUMPOR, and CI on the crown width, respectively for European beech. The curves were produced using parameter estimates in Table 3 (OLS models for dense stands). The mean values of the observed data were used for other variables rather than the variable shown varying (lowest to highest range in the observed data).

adequately describe such conditions must be included into the crown models in order to reduce potential biases (Hasenauer and Monserud, 1996; Gill et al., 2000; Sánchez-González et al., 2007; Fu et al., 2013). Our models also behave significantly differently for the trees in sparse and dense stands as parameter estimates of a dummy variable (openness, Eq. (6)) are highly significant (Table 3). This is due to the effect of stand openness that was successfully modeled. A larger value of the estimated variance  $u_{j1}$  of the mixed effect model suggests that asymptotic parameter  $b_1$  of the model (Eq. (6)) has higher variation across PRPs than  $b_2$ . This justifies applying the mixed effect modeling approach.

We examined the contributions shared by each of the predictor variables (Table 2) and selected the most contributing ones using the two-stage approach (Ferguson and Leech, 1978; Castedo-Dorado et al., 2005; Sharma and Breidenbach, 2015), which is also

considered as the most appropriate one (Staudhammer and LeMay, 2000). The models presented herein describe a large part of the CW variations ( $R^2_{adj} = 0.73\text{--}0.78$ ) without serious residual trends (Fig. 3). Also, no residuals trends were observed for the data grouped by mixed species stands or pure stands. Similarly, the models displayed no residuals trends on the data grouped by sparse and dense stands. Therefore, our models do not bias for the stands that are grouped by species composition and stand openness. Because of much wider variations of the CW observations in European beech (Fig. 2), the CW models for this species appear poorer than that for Norway spruce. Incorporating additional predictor variables into the models certainly improves the fit statistics, but we did not do this, realizing the fact that many predictor variables cause over-parameterization, resulting in biased parameter estimates (Montgomery et al., 2001).

Furthermore, application of the models with many predictor variables are often costly and therefore forest managers always want more precise and parsimonious models (Vanclay, 1994; Hasenauer, 2006).

After DBH, HDOM emerged as the second-most contributing predictor variable in all models for European beech and third-most contributing predictor variable for Norway spruce (Figs. 4 and 5). The CW increases with increasing HDOM. It is expected that crown size would get larger when adequate resources required for tree growth are available. The height of the largest tree, for example, HDOM significantly reflects site quality and stand dynamics (Monserud, 1984; Hynynen, 1995; Eerikainen, 2003). The site index (dominant height at index age), which is estimated using either dominant height growth models (Monserud, 1984; Sharma et al., 2011) or site index prediction models (Seynave et al., 2005; Sharma et al., 2012) can be used to assess site quality. However, when these models are not available, HDOM can be considered as proxy of site index to describe site quality and integrated into various forest models including crown models (Short III and Burkhart, 1992; Soares and Tomé, 2001; Castedo-Dorado et al., 2005; Temesgen et al., 2005; Sánchez-González et al., 2007; Sharma and Parton, 2007; Crecente-Campo et al., 2010; Fu et al., 2013, 2015).

The models show that CW significantly decreases with increasing tree slenderness coefficient (HDR) (Figs. 4 and 5). Since HDR is an important measure of tree and stand stability (Wonn and O'Hara, 2001; Vospernik et al., 2010), trees with higher HDR are more prone to the external damages (e.g. snow and wind) than trees with lower HDR. Therefore, trees with lower HDR or trees with higher stability is expected to have larger crown sizes. The influence of HDR on tree stability is expected to be less for broad-leaved species as compared to conifers (Vospernik et al., 2010). The tree slenderness is also a reflection of the competitive situation among the individual trees within a stand. The trees in a higher competitive situation, i.e. trees with larger slenderness coefficients are expected to have narrower CW as lower branches of the trees would die as a consequence of the physical interactions and shading effects of the competitors (Putz et al., 1984). A high competitive situation increases a chance of crown recession, resulting in a narrower crown width.

A variable HCB also shows significant effect on the crown models (Figs. 4 and 5) as it is significantly correlated to the crown dimensions. The crown recession and height growth are two important HCB dynamics, and any changes popping up in HCB would result in significant influence on the crown dimensions (Power et al., 2012). The crown recession occurs when the branches of trees located at the base of the living crown die, resulting in larger HCB and narrower CW. The rate of the crown recession is influenced by various factors such as light availability at the base of tree crown (Sorrensen-Cothorn et al., 1993), stand density, height growth (Valentine et al., 1994; Kantola et al., 2007), and physical interactions among the branches of neighboring trees (Putz et al., 1984). Trees growing in a dense stand or trees with larger crowns may experience more physical interactions with the crowns of neighboring trees, which may result in increased crown recession (Power et al., 2012). Unlike European beech, Norway spruce is shade tolerant species and have a low rate of crown recession, and therefore HCB may have less influence on the CW. Because of its much appealing characteristics, HCB has frequently been used as one of the predictor variables in various forest models including crown models (Gill et al., 2000; Ritson and Sochacki, 2003; Crecente-Campo et al., 2013; Fu et al., 2013, 2015; Hao et al., 2015).

The crown dimensions are largely affected by competitive situations of the individual trees in a stand. The CW increases with decreasing competition among the individual trees in a stand

(Figs. 4 and 5). The crowding in a stand results in trees to grow taller with smaller crowns. For trees in the homogenous canopy-layered stands, the influence of competition on the crown dimensions is much more substantial than in the heterogeneous canopy-layered stands (Rouvinen and Kuuluvainen, 1997; Purves et al., 2007; Davies and Pommerening, 2008; Thorpe et al., 2010). The species mixing effect (effect of intra- or inter-specific interactions) on the CW is substantial (Figs. 4 and 5) and similar effects on growth of other tree and stand characteristics have also frequently been reported (Río and Sterba, 2009; Condés et al., 2013; Sterba et al., 2014). It is expected that for a given site quality and stand, fewer the tree species, competitive situations among the trees would be higher, and consequently CW would be narrower. A tree crown is formed as a function of the influence of local environmental factors and supply of resources, which are mainly determined by inter- or intra-specific neighborhoods within a stand (Bayer et al., 2013). The crown structural difference between pure and mixed species stands can be caused either by filling-up of more canopy space or by the variations in resource use efficiency of a given space or a combination of both (Binkley et al., 2004; Bayer et al., 2013). Space-filling principles within a crown such as branch angle, branch length, branch number, and ramification in mixed species stand may differ from pure species stands, and indicate the changed resource supply, resource capture and resource use efficiency (Binkley et al., 2004; Pretzsch, 2009; Bayer et al., 2013; Pretzsch, 2014). A higher structural crown plasticity and more complex canopy structure create a higher variability of environmental conditions, and trigger the plasticity at organ, crown or tree structure levels for the optimal capture of resources or acclimation to the environment altered by competing neighbors (Bayer et al., 2013; Pretzsch, 2014). A better understanding on the effects of species interactions on tree and stand growth dynamics is therefore essential for forest management (Sterba et al., 2014; Bayer et al., 2013).

The competition measures computed using spatial arrangement of trees (tree-centered CI) more adequately describe competitive situations among the trees in a stand than the competition measures computed without use of spatial arrangement of trees (PRP-centered CI). This is a reason that spatially explicit models better fitted to the data (Table 3) and exhibited more pronounced effects on the CW than spatially non-explicit model. The competition may vary with stand density, tree size, site quality, climate condition, and stand structure (Pretzsch and Biber, 2010). There may also be a species-specific effect on the competition (Pretzsch et al., 2002; Canham et al., 2004; Richards et al., 2008; Thorpe et al., 2010; von Oheimb et al., 2011). However, we did not consider this as our complex model (Eq. (6)) made it difficult to include additional species-specific CI for several species (number of species per PRP varies from 2 to 20). The competition effects can also be modified by slope of the stand (Bachmann, 1997). However, we did not consider the effects of slope on the competition either in order to keep CI of our models as simple as possible.

Either deterministic or stochastic modeling approach can be used to develop CW models. The presented models (Table 3) are both deterministic and stochastic ones. The CW models can be developed separately for open-grown trees and stand-grown trees when there are substantial differences between crown dimensions because of differing growing conditions (Condés and Sterba, 2005; Russell and Weiskittel, 2011). The models, which predict CW in open stand assume maximum biological potential, and are known as maximum CW models. The stand-grown trees, on the other hand, must compete for growth resources, and are modeled by so-called largest CW models (Hann, 1997; Sánchez-González et al., 2007). Our models are also the largest CW models as we did not separate data from sparse stands and dense stands and used candidate models to fit the data in different ways. However,

we successfully modeled the effects of stand openness using dummy variable approach (Eq. (6), Table 3). This allows application of the same CW models for both sparse and dense stands without substantial bias. We defined stand openness by making subjective judgements on the PRP stem maps, because no information about stand openness was recorded on the field. The model users therefore need to make similar judgements as we did, while applying the models. However, judgments may differ with model users. We expect that the prediction bias will be very minor and insignificant even if similar judgement is not applied when subject-specific predictions are made using mixed effect models. Because, selected sample trees to be used for estimation of the random effect parameters will be good representative to rest of the trees on the sample plot. When model users are not able to localize the mixed effect models through adjustment of the sample plot-level random effect parameters ( $u_{i1}$ ,  $u_{i2}$ ), using ordinary least square models will be better alternative than population average models. Because the later models may be largely biased as the variance components (Table 3), which are essential parts of the mixed effect models, are disregarded (Meng et al., 2009; De-Miguel et al., 2012; Sharma and Breidenbach, 2015).

The arithmetic mean (CW) calculated from four radii representing two azimuths may bias predictions of crown area, and hence CW, of individual trees (Gregoire and Valentine, 1995). Replacing arithmetic mean with the geometric mean ( $CW_g$ ) can reduce such potential bias. The two crown widths can be related by  $CW_g^2 = CW^2 + \sigma_{cw}^2$ , where  $\sigma_{cw}^2$  is the variance of the crown widths of two azimuths for each tree. We found in our study that the azimuthal differences in the crown width diameters of the trees within each PRP were too small, and therefore the potential bias introduced by the arithmetic mean would likely to be small to be insignificant. When the azimuthal differences between crown width diameter measurements are significant, the geometric mean ( $CW_g$ ) needs to be used.

The proposed models will be applied for precise prediction of the CW of Norway spruce and European beech using measurements from only a few predictor variables. These models will have several potential implications. The crown surface area, crown volume and crown biomass, and sequestered carbon amounts can be estimated using CW models together with other forest models. The CW models can be used to examine the tree crown profiles, estimate the canopy density, which are essentially required to assess biodiversity and wildlife habitat, fire risk, and understory light conditions (gap dynamics). Estimating stand density measures such as crown competition factors and other crown dimensions-based competition measures can be estimated using CW models. The optimum requirement of species-specific spacing and its efficiency can also be estimated using CW models. The CW models can be used as sub-models to the tree growth simulators, which are the fundamental tools for decision-making in forestry.

## 5. Conclusions

Among various tree and stand predictor variables, significantly highly contributing variables explored are DBH, HDOM, HDR, HCB, DBHSUM, DBHSUMPOR, and CI. For both species, spatially explicit ordinary least square models and their mixed effect versions described slightly larger parts of the CW variations than their corresponding spatially non-explicit counterparts. All models showed that the CW increased with increasing site quality (HDOM), but decreased with increasing tree slenderness (HDR), HCB, and competition (DBHSUM, DBHSUMPOR, CI). The largest contributing variables to the CW models for Norway spruce and European beech are HDR and HDOM and least contributing ones are HCB and DBHSUM, respectively. After HDR for Norway spruce and HDOM for European

beech, spatially explicit competition measure showed the largest effects on the CW, suggesting that the interactions of the trees in a spatial manner over the restricted distances is essential for growth dynamics of the tree crowns. Because of large variations in terms of size, age, site quality, stand density, and geographical coverage of the data, the proposed models can be applied with reasonable precisions across the forests of Norway spruce and European beech in the Czech Republic.

## Acknowledgements

This study was supported by the projects Optimization of Agriculture Land Afforestation in Relation to Increase of Landscape Retention Potential (No. QJ1320122) and Internal Grant Agency (IGA No. B08/15) in the Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague. We thank two anonymous reviewers for their constructive comments and suggestions that helped improve the article.

## References

- Adame, P., Río, M., Canellas, I., 2008. A mixed nonlinear height-diameter model for pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.). *For. Ecol. Manage.* 256, 88–98.
- Assman, E., 1970. *The Principles of Forest Yield Studies*. Pergamon press, Oxford, 506 p.
- Bachmann, M., 1997. About the effects of competition on individual tree growth in mountain forests. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 168, 127–130.
- Bayer, D., Seifert, S., Pretzsch, H., 2013. Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. *Trees* 27, 1035–1047.
- Biging, G.S., Dobberty, M., 1992. Comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *For. Sci.* 38, 695–720.
- Biging, G.S., Dobberty, M., 1995. Evaluation of competition indices in individual tree-growth models. *For. Sci.* 41, 360–377.
- Binkley, D., Stape, J.L., Ryan, M.G., 2004. Thinking about efficiency of resource use in forests. *For. Ecol. Manage.* 193 (1–2), 5–16.
- Binkley, D., Campo, O.C., Gspaltl, M., Forrester, D., 2013. Light absorption and use efficiency in forests: why patterns differ for trees and stands. *For. Ecol. Manage.* 288, 5–13.
- Bragg, D.C., 2001. A local basal area adjustment for crown width prediction. *North. J. Appl. For.* 18, 22–28.
- Calama, R., Montero, G., 2005. Multilevel linear mixed model for tree diameter increment in stone pine (*Pinus pinea*): a calibrating approach. *Silva Fenn.* 39, 37–54.
- Canavan, S.J., Ramm, C.W., 2000. Accuracy and precision of 10 year predictions for forest vegetation simulator-lake states. *North. J. Appl. For.* 17, 62–70.
- Canham, C.D., LePage, P.T., Coates, K.D., 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Can. J. For. Res.* 34, 778–787.
- Canham, C.D., Uriarte, M., 2006. Analysis of neighborhood dynamics of forest ecosystems using likelihood methods and modeling. *Ecol. Appl.* 16, 62–73.
- Carvalho, J.O.P., Parresol, B.R., 2003. Additivity in tree biomass components of Pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.). *For. Ecol. Manage.* 179, 269–276.
- Castedo-Dorado, F., Anta, M.B., Parresol, B.R., Gonzalez, J.G.A., 2005. A stochastic height-diameter model for maritime pine ecoregions in Galicia (northwestern Spain). *Ann. For. Sci.* 62, 455–465.
- Clutter, J.L., Fortson, J.C., Pienaar, L.V., Brister, G.H., Bailey, R.L., 1983. *Timber Management: A Quantitative Approach*. Wiley, New York, 333 p.
- Condés, S., Sterba, H., 2005. Derivation of compatible crown width equations for some important tree species of Spain. *For. Ecol. Manage.* 217, 203–218.
- Condés, S., Río, M., Sterba, H., 2013. Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *For. Ecol. Manage.* 292, 86–95.
- Crecente-Campo, F., Alvarez-Gonzalez, J.G., Castedo-Dorado, F., Gomez-Garcia, E., Diaguez-Aranda, U., 2013. Development of crown profile models for *Pinus pinaster* Ait. and *Pinus sylvestris* L. in northwestern Spain. *Forestry* 86, 481–491.
- Crecente-Campo, F., Tomé, M., Soares, P., Diaguez-Aranda, U., 2010. A generalized nonlinear mixed-effects height-diameter model for *Eucalyptus globulus* L. in northwestern Spain. *For. Ecol. Manage.* 259, 943–952.
- Crookston, N.L., Stage, A.R., 1999. Percent canopy cover and stand structure statistics from the Forest Vegetation Simulator. *US For. Ser. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-24*, 11 p.
- Davies, O., Pommerening, A., 2008. The contribution of structural indices to the modelling of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and birch (*Betula* spp.) crowns. *For. Ecol. Manage.* 256, 68–77.
- De-Miguel, S., Mehtatalo, L., Shater, Z., Kraid, B., Pukkala, T., 2012. Evaluating marginal and conditional predictions of taper models in the absence of calibration data. *Can. J. For. Res.* 42 (7), 1383–1394.

- Eerikainen, K., 2003. Predicting the height-diameter pattern of planted *Pinus kesiya* stands in Zambia and Zimbabwe. *For. Ecol. Manage.* 175, 355–366.
- Ferguson, I.S., Leech, J.W., 1978. Generalized least squares estimation of yield functions. *For. Sci.* 24, 27–42.
- FMI, 2003. Inventarizace lesů, Metodika venkovního sběru dat [Forest inventory, field data collection methodology]. Brandýs nad Labem, pp. 136.
- Foli, E.G., Alder, D., Miller, H.G., Swaine, M.D., 2003. Modelling growing space requirements for some tropical forest tree species. *For. Ecol. Manage.* 173, 79–88.
- Forrester, D.I., 2013. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *For. Ecol. Manage.* 312, 282–292.
- Fox, J., Ades, P.K., Bi, H., 2001. Stochastic structure and individual-tree growth models. *For. Ecol. Manage.* 154, 261–276.
- Fu, L., Sun, H., Sharma, R.P., Lei, Y., Zhang, H., Tang, S., 2013. Nonlinear mixed-effects crown width models for individual trees of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) in south-central China. *For. Ecol. Manage.* 302, 210–220.
- Fu, L., Zhang, H., Lu, J., Zang, H., Lou, M., Wang, G., 2015. Multilevel nonlinear mixed-effect crown ratio models for individual trees of Mongolian Oak (*Quercus mongolica*) in northeast China. *PLoS ONE* 10, e0133294.
- Gill, S.J., Biging, G.S., Murphy, E.C., 2000. Modeling conifer tree crown radius and estimating canopy cover. *For. Ecol. Manage.* 126, 405–416.
- Goreaud, F., Péliissier, R., 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. *J. Veg. Sci.* 10, 433–438.
- Gregoire, T.G., Valentine, H.T., 1995. A sampling strategy to estimate the area and perimeter of irregularly shaped planar regions. *For. Sci.* 41, 470–476.
- Gregoire, T.G., Schabenberger, O., Barrett, J.P., 1995. Linear modelling of irregularly spaced, unbalanced, longitudinal data from permanent-plot measurements. *Can. J. For. Res.* 25, 137–156.
- Hann, D.W., 1997. Equations for predicting the largest crown width of stand-grown trees in Western Oregon. *For. Res. Lab., Oregon State Univ., Corvallis. Res. Contrib.* 17, 14 p.
- Hann, D.W., 1999. An adjustable predictor of crown profile for stand grown Douglas-fir trees. *For. Sci.* 45, 217–225.
- Hanus, M.L., Hann, D.W., 1997. VIZ4ST: Forest visualization user's guide, Edition 1.0. Department of Forest Resources, Oregon State University, Corvallis, Oregon. 11p.
- Hao, X., Yujun, S., Xinjie, W., Jin, W., Yao, F., 2015. Linear mixed-effects models to describe individual tree crown width for China-fir in Fujian province, southeast China. *PLoS ONE* 10, e0122257.
- Hasenauer, H., 2006. Concepts within tree growth modeling. In: Hasenauer, H. (Ed.), *Sustainable Forest Management: Growth Models for Europe*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg, 398 p.
- Hasenauer, H., Monserud, R.A., 1996. A crown ratio model for Austrian forests. *For. Ecol. Manage.* 84, 49–60.
- Hasenauer, H., Monserud, R.A., 1997. Biased predictions for tree height increment models developed from smoothed 'data'. *Ecol. Modell.* 98, 13–22.
- Hegyí, F., 1974. A simulation model for managing jack-pine stands. In: Fries, J. (Ed.), *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Royal College of Forestry, Stockholm, Sweden, pp. 74–90, Research Note 30.
- Huang, S., Titus, S.J., 1994. An age-independent individual tree height prediction model for boreal spruce-aspens stands in Alberta. *Can. J. For. Res.* 24, 1295–1301.
- Huxley, J.S., Teissier, G., 1936. Terminology of relative growth. *Nature* 137, 780–781.
- Hynynen, J., 1995. Predicting the growth response to thinning for Scots pine stands using individual-tree growth models. *Silva Fenn.* 29, 225–246.
- Hynynen, J., Ojansuu, R., Hökkä, H., Siipilehto, J., Salminen, H., Haapala, P., 2002. Models for predicting stand development in MELA system. *Research Papers 835. Finnish Forest Research Institute*, p. 116.
- Kantola, A., Mäkinen, H., Mäkelä, A., 2007. Stem form and branchiness of Norway spruce as a sawn timber-predicted by a process based model. *For. Ecol. Manage.* 241, 209–222.
- Keane, R.E., Mincemoyer, S.A., Schmidt, K.M., Menakis, J.P., Garner, J.L., 1999. Fuels and vegetation mapping for fire management on the Gila national forest, New Mexico. Annual Conference of American Society for Photogrammetry and Remote Sensing. CD-ROM, Portland.
- Kershaw Jr., J.A., Maguire, D.A., Hann, D.W., 1990. Longevity and duration of radial growth in Douglas-fir branches. *Can. J. For. Res.* 20, 1690–1695.
- Korhonen, L., Korhonen, K.T., Rautiainen, M., Stenberg, P., 2006. Estimation of forest canopy cover: a comparison of field measurement techniques. *Silva Fenn.* 40, 577–588.
- Kozłowski, T.T., Kramer, P.J., Pallardy, S.G., Roy, J., 1991. The Physiological Ecology of Woody Plants. Academic Press.
- Kuprevicius, A., Auty, D., Achim, A., Caspersen, J.P., 2014. Quantifying the influence of live crown ratio on the mechanical properties of clear wood. *Forestry* 87, 449–458.
- Kuuluvainen, T., 1991. Relationships between crown projected area and components of above-ground biomass in Norway spruce trees in even-aged stands: Empirical results and their interpretation. *For. Ecol. Manage.* 40, 243–260.
- Larocque, G.R., Marshall, P.L., 1994. Crown development in red pine stands. I. Absolute and relative growth measures. *Can. J. For. Res.* 24, 762–774.
- Ledermann, T., Stage, A.R., 2001. Effects of competitor spacing in individual-tree indices of competition. *Can. J. For. Res.* 31, 2143–2150.
- Leites, L.P., Robinson, A.P., Crookston, N.L., 2009. Accuracy and equivalence testing of crown ratio models and assessment of their impact on diameter growth and basal area increment predictions of two variants of the Forest Vegetation Simulator. *Can. J. For. Res.* 39, 655–665.
- Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W., Wolfinger, R.D., Schabenberger, O., 2006. SAS for Mixed Models, second ed. SAS Institute, Cary, NC, 814 p.
- Marshall, D.D., Johnson, G.P., Hann, D.W., 2003. Crown profile equations for stand-grown western hemlock trees in northwestern Oregon. *Can. J. For. Res.* 33, 2059–2066.
- Martin, G.L., Ek, A.R., Monserud, R.A., 1977. Control of plot edge bias in forest stand growth simulation models. *Can. J. For. Res.* 7, 100–105.
- McGaughey, R.J., 1997. Visualizing forest stand dynamics using the stand visualization system. In: Proceedings of the 1997 ACSM/ASPRS Annual Convention and Exposition. April 7–10. Seattle, pp. 248–257.
- Mehtatalo, L., 2004. A longitudinal height-diameter model for Norway spruce in Finland. *Can. J. For. Res.* 34, 131–140.
- Meng, S.X., Huang, S.M., Yang, Y.Q., Trincado, G., VanderSchaaf, C.L., 2009. Evaluation of population-averaged and subject-specific approaches for modeling the dominant or codominant height of lodgepole pine trees. *Can. J. For. Res.* 39, 1148–1158.
- Monserud, R.A., 1984. Height growth and site index curves for inland Douglas-fir based on stem analysis data and forest habitat type. *For. Sci.* 30, 943–965.
- Monserud, R.A., Sterba, H., 1999. Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. *For. Ecol. Manage.* 113, 109–123.
- Montgomery, D.C., Peck, E.A., Vining, G.G., 2001. Introduction to Linear Regression Analysis. Wiley, New York, 641 p.
- Navratil, S., 1997. Wind damage in thinned stands. In: Proceedings of a Commercial Thinning Workshop. October 17–18. Whitecourt, pp. 29–36.
- Oker-Blom, P., Pukkala, T., Kuuluvainen, T., 1989. Relationship between radiation interception and photosynthesis in forest canopies: effect of stand structure and latitude. *Ecol. Modell.* 49, 73–87.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. Mixed-effects Models in S and S-PLUS. Springer, New York.
- Power, H., LeMay, V., Berninger, F., Sattler, D., Kneeshaw, D., 2012. Differences in crown characteristics between black (*Picea mariana*) and white spruce (*Picea glauca*). *Can. J. For. Res.* 42, 1733–1743.
- Pretzsch, H., Biber, P., Dursky, J., 2002. The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *For. Ecol. Manage.* 162, 3–21.
- Pretzsch, H., 2009. Forest Dynamics, Growth and Yield: From Measurement to Model. Springer Verlag, Berlin, Germany, 664 p.
- Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *For. Ecol. Manage.* 327, 251–264.
- Pretzsch, H., Biber, P., 2010. Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Can. J. For. Res.* 40, 370–384.
- Pretzsch, H., Biber, P., Uhl, E., Dahlhausen, J., Rötzer, T., Caldenteu, J., Koike, T., van Con, T., Chavanne, A., Seifert, T., Toit, B., Farnden, C., Pauleit, S., 2015. Crown size and growing space requirement of common tree species in urban centres, parks, and forests. *Urban For. Urban Green.* 14, 466–479.
- Pretzsch, H., Schütze, G., 2005. Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. *Plant Bio.* 7, 628–639.
- Pukkala, T., Becker, P., Kuuluvainen, T., Oker-Blom, P., 1991. Predicting spatial distribution of direct radiation below forest canopies. *Agric. For. Meteorol.* 55, 295–307.
- Purves, D.W., Lichstein, J.W., Pacala, S.W., 2007. Crown plasticity and competition for canopy space: a new spatially implicit model parameterized for 250 North American tree species. *PLoS ONE* 2, e870.
- Putz, F.E., Parker, G., Archibald, M., 1984. Mechanical abrasion and inter-crown spacing. *Am. Middle Nat.* 112, 24–28.
- Radtke, P.J., Burkhart, H.E., 1998. A comparison of methods for edge-bias compensation. *Can. J. For. Res.* 28, 942–945.
- Raulier, F.D.R., Lambert, M.-C., Pothier, D., Ung, C.-H., 2003. Impact of dominant tree dynamics on site index curves. *For. Ecol. Manage.* 184, 65–78.
- Rautiainen, M., Stenberg, P., 2005. Simplified tree crown model using standard forest mensuration data for Scots pine. *Agr. For. Meteorol.* 128, 123–129.
- Richards, M., McDonald, A.J.S., Aitkenhead, M.J., 2008. Optimization of competition indices using simulated annealing and artificial neural networks. *Ecol. Modell.* 214, 375–384.
- Ritson, P., Sochacki, S., 2003. Measurement and prediction of biomass and carbon content of *Pinus pinaster* trees in farm forestry plantations, south-western Australia. *For. Ecol. Manage.* 175, 103–117.
- Rivas, J.J.C., Gonzalez, J.G.A., Aguirre, O., Hernandez, F., 2005. The effect of competition on individual tree basal area growth in mature stands of *Pinus cooperi* Blanco in Durango (Mexico). *Eur. J. For. Res.* 124, 133–142.
- Río, M., Sterba, H., 2009. Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. *Ann. For. Sci.* 66, 502–502.
- Rouvinen, S., Kuuluvainen, T., 1997. Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest. *Can. J. For. Res.* 27, 890–902.
- Rüdiger, G., 2003. Estimation of crown radii and crown projection area from stem size and tree position. *Ann. For. Sci.* 60, 393–402.
- Russell, M.B., Weiskittel, A.R., 2011. Maximum and largest crown width equations for 15 tree species in Maine. *North. J. Appl. For.* 28, 84–91.
- Sánchez-González, M., Canellas, I., Montero, G., 2007. Generalized height-diameter and crown diameter prediction models for cork oak forests in Spain. *Investigación Agraria-Sistemas Y Recursos Forestales* 16, 76–88.
- SAS Institute Inc., 2008. SAS/ETS1 9.1.3 User's Guide. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Seynave, I., Gegout, J.C., Herve, J.C., Dhote, J.F., Drapier, J., Bruno, E., Dume, G., 2005. *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understory

- vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Can. J. For. Res.* 35, 1669–1678.
- Sharma, M., Parton, J., 2007. Height-diameter equations for boreal tree species in Ontario using a mixed-effects modeling approach. *For. Ecol. Manage.* 249, 187–198.
- Sharma, R.P., 2006. Modelling growing space requirement for *Alnus nepalensis* D. Don. in Nepal. *Banko Janakari* 16, 30–36.
- Sharma, R.P., Breidenbach, J., 2015. Modeling height-diameter relationships for Norway spruce, Scots pine, and downy birch using Norwegian national forest inventory data. *For. Sci. Technol.* 11, 44–53.
- Sharma, R.P., Brunner, A., Eid, T., 2012. Site index prediction from site and climate variables for Norway spruce and Scots pine in Norway. *Scand. J. For. Res.* 27, 619–636.
- Sharma, R.P., Brunner, A., Eid, T., Øyen, B.-H., 2011. Modelling dominant height growth from national forest inventory individual tree data with short time series and large age errors. *For. Ecol. Manage.* 262, 2162–2175.
- Short III, E.A., Burkhardt, H., 1992. Prediction crown-height increment for thinned and unthinned loblolly pine plantations. *For. Sci.* 38, 594–610.
- Soares, P., Tomé, M., 2001. A tree crown ratio prediction equation for eucalypt plantations. *Ann. For. Sci.* 58, 193–202.
- Soares, P., Tomé, M., Skovsgaard, J.P., Vanclay, J.K., 1995. Evaluating a growth model for forest management using continuous forest inventory data. *For. Ecol. Manage.* 71, 251–265.
- Sönmez, T., 2009. Diameter at breast height–crown diameter prediction models for *Picea orientalis*. *Afr. J. Agric. Res.* 4, 214–219.
- Sorrensen-Cothorn, K.A., Ford, E.D., Sprugel, D.G., 1993. A model of competition incorporating plasticity through modular foliage and crown development. *Ecol. Monogr.* 63, 277–304.
- Staudhammer, C., LeMay, V., 2000. Height prediction equations using diameter and stand density measures. *For. Chron.* 76, 303–309.
- Sterba, H., Río, M., Brunner, A., Condes, S., 2014. Effect of species proportion definition on the evaluation of growth in pure vs. mixed stands. *For. Syst.* 23, 547–559.
- Šmelko, Š., Merganič, J., 2008. Some methodological aspects of the national forest inventory and monitoring in Slovakia. *J. For. Sci.* 54, 476–483.
- Tahvanainen, T., Forss, E., 2008. Individual tree models for the crown biomass distribution of Scots pine, Norway spruce and birch in Finland. *For. Ecol. Manage.* 255, 455–467.
- Temesgen, H., LeMay, V., Mitchell, S.J., 2005. Tree crown ratio models for multi-species and multi-layered stands of southeastern British Columbia. *For. Chron.* 81, 133–141.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31 (1), 79–92.
- Thorpe, H.C., Astrup, R., Trowbridge, A., Coates, K.D., 2010. Competition and tree crowns: a neighborhood analysis of three boreal tree species. *For. Ecol. Manage.* 259, 1586–1596.
- Urban, J., Rebrošová, K., Dobrovolný, L., Schneider, J., 2010. Allometry of four European beech stands growing at the contrasting localities in small-scale area. *Folia Oecol.* 37, 103–112.
- Vacek, S., Hejcman, M., Semelová, V., Remeš, J., Podrázský, V., 2009. Effect of soil chemical properties on growth, foliation and nutrition of Norway spruce stand affected by yellowing in the Bohemian Forest Mts., Czech Republic. *Eur. J. For. Res.* 128, 367–375.
- Vacek, S., Lepš, J., 1987. Changes in the horizontal structure in a spruce forest over a 9-year period of pollutant exposure in the Krkonoše Mountains, Czechoslovakia. *For. Ecol. Manage.* 22, 291–295.
- Vacek, S., Lepš, J., 1996. Spatial dynamics of forest decline: the role of neighboring trees. *J. Veg. Sci.* 7, 789–798.
- 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.
- Vacek, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Bílek, L., Štefančík, I., Moser, W.K., Bulušek, D., Král, J., Remeš, J., Králíček, I., 2015. Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. *Polish J. Ecol.* 63, 233–246.
- Valentine, H.T., Ludlow, A.R., Furnival, G.M., 1994. Modeling crown rise in even-aged stands of Sitka spruce or loblolly pine. *For. Ecol. Manage.* 69, 189–197.
- Vanclay, J.K., 1994. Modelling Forest Growth and Yield. Applications to Mixed Tropical Forests. CAB International, Oxon, U.K, pp. 312.
- Vanclay, J.K., Skovsgaard, J.P., 1997. Evaluating forest growth models. *Ecol. Model.* 98, 1–12.
- von Oheimb, G., Lang, A.C., Bruehlheide, H., Forrester, D.I., Wäsche, I., Yu, M., Härdtle, W., 2011. Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: the role of local neighborhood competition. *For. Ecol. Manage.* 261, 499–507.
- Vonesh, E.F., Chinchilli, V.M., 1997. Linear and Nonlinear Models for the Analysis of Repeated Measurements. Marcel Dekker, New York.
- Vospersnik, S., Monserud, R.A., Sterba, H., 2010. Do individual-tree growth models correctly represent height: diameter ratios of Norway spruce and Scots pine? *For. Ecol. Manage.* 260, 1735–1753.
- Wonn, H.T., O'Hara, K.L., 2001. Height: diameter ratios and stability relationships for four northern rocky mountain tree species. *West. J. Appl. For.* 16, 87–94.
- Zarnoch, S.J., Bechtold, W.A., Stolte, K.W., 2004. Using crown condition variables as indicators of forest health. *Can. J. For. Res.* 34, 1057–1070.

### **5.3.2. Modelling individual tree height to diameter ratio for Norway spruce and European beech in Czech Republic**

6. SHARMA R.P., VACEK Z., VACEK S. (2016): Modelling individual tree height to diameter ratio for Norway spruce and European beech in Czech Republic. *Trees*, 30: 4: (publikováno online 15 June 2016).

# Modeling individual tree height to diameter ratio for Norway spruce and European beech in Czech Republic

Ram P. Sharma<sup>1</sup> · Zdeněk Vacek<sup>1</sup> · Stanislav Vacek<sup>1</sup>

Received: 2 December 2015 / Accepted: 3 June 2016  
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2016

## Abstract

**Key message** The proposed spatially explicit and spatially non-explicit height to diameter ratio models can be useful to evaluate the stability of trees and stands for Norway spruce and European beech forests.

**Abstract** Height to diameter ratio (HDR) is an individual tree index, also known as slenderness coefficient, and commonly used to evaluate stability of trees and stands. We developed both spatially explicit and spatially non-explicit HDR models for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) using a large dataset collected from fully stem-mapped permanent research plots in various parts of the Czech Republic. Various tree and stand characteristics were evaluated for their potential contributions to the HDR models. In addition to diameter at breast height (DBH), other highly significant predictor variables identified are dominant height (HDOM) (site quality measure), dominant diameter (DDOM) and quadratic mean diameter (QMD) (spatially non-explicit competition measures), and Hegyi's index (spatially explicit competition index, CI). A simple exponential decay function was chosen as a base function to include these predictor variables. Both spatially explicit and spatially non-explicit models described large parts of the HDR variations [ $R_{\text{adj}}^2 = 0.66$  (Norway spruce), 0.72 (European beech)] without any systematic deviation of the residuals across the observed data range. Unlike for

European beech, spatially explicit model for Norway spruce better described HDR variations than its spatially non-explicit counterpart. After DBH, HDOM provided the largest contribution to each model type, followed by DDOM and QMD or CI for both species. The HDR increased with increasing HDOM and CI, but it decreased with increasing DDOM and QMD, suggesting there were significantly large effects of site quality and stand density on HDR. Because of a little difference between the fit statistics and graphical displays of the two model types, spatially non-explicit model is recommended for prediction of HDR for both species as this model does not require spatially explicit CI, which is computationally much more complex than spatially non-explicit competition measures. The proposed HDR models may be applicable to assess stability of trees and stands, and to regulate stand densities.

**Keywords** Dominant height · Permanent research plot · Spatially explicit competition index · Site quality · Stand density

## Introduction

The height to diameter ratio (HDR) is an individual tree index, known as slenderness coefficient and calculated with total height divided either by diameter at the breast height or diameter at the root collar of the tree (Opio et al. 2000). The HDR is a measure of stability of a tree or stand. In general, smaller value of HDR indicates lower position of center of gravity of tree with longer crown length, but have higher stability than the tree with larger HDR value. The HDR can be used as a reliable measure to evaluate tree's stability against snow, icing, and wind (Nykänen et al.

Communicated by T. Roetzer.

✉ Ram P. Sharma  
sharmar@fld.czu.cz; ramsharm1@gmail.com

<sup>1</sup> Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 16521, Praha 6-Suchbát, Prague, Czech Republic



1997; Jiao-jun et al. 2003). Many studies (Cremer et al. 1982; Valinger and Fridman 1997; Castedo-Dorado et al. 2009; Wallentin and Nilsson 2014) used HDR to characterize stability at tree or stand level. A high HDR has been associated with enhanced risk of uprooting by wind and breaking by snow and wind (Schütz et al. 2006; Urata et al. 2011; Valinger and Fridman 2011). The HDR is also used to assess mechanical properties of wood such as trees with smaller HDR usually have a higher maximum bending moment than trees with larger HDR, of similar heights (Moore 2000; Peltola et al. 2000; Peltola 2006). A large HDR indicates that a tree has grown in a dense stand under the influence of mutual support of its neighboring trees. Therefore, trees with a large HDR can be vulnerable because their stems have not been acclimatized to the conditions of high mechanical perturbation (Valinger and Fridman 1997; Bošelj'a et al. 2014). In general, mechanical models assume tree as a unilaterally fixed beam to stand as such a system unilaterally cantilevered beam and evaluate the resilience of the system against wind, ice, and snow loads by physical methods (Peltola et al. 1999; Gardiner et al. 2000; Hlásný et al. 2011). Several studies (Valinger and Fridman 1997; O'Hara and Oliver 1999; Päätaalo et al. 1999; Wonn and O'Hara 2001; Konôpka and Konôpka 2003; Mickovski et al. 2005; Kamimura and Shiraishi 2007; Schelhaas et al. 2007; Kamimura et al. 2008; Schindler et al. 2012; Mitchell 2013) have shown strong correlation between HDR and vulnerability of the trees and stands to snow and wind damages. The HDR can therefore be used to identify more vulnerable trees to snow, ice, and wind (Smith 1986; Mustard and Harper 1998). In addition to stability assessment, HDR can be also used as a competition measure to growth models (MacDonald et al. 1990; Morris and MacDonald 1991; Opio et al. 2000).

Changing tree and stand characteristics over the course of growth projection necessitates models to update estimates of the tree dimensions including HDR. Updating can be possible through either doing direct measurement for all trees on each sample plot or making indirect prediction with previously established models. Generally, separate HDR models are not applied to update HDR, but instead, individual tree height and diameter growth models or individual tree height-diameter models are applied. Since these models are often developed with different datasets, and model parameters are not estimated simultaneously, and therefore HDR derived from these models may be biased significantly (Hasenauer et al. 1998). Usefulness of these models is in fact determined by the credibility of the data used (Kamimura and Shiraishi 2007). Furthermore, a small bias associated with in those models may result in a substantially large bias in the derived HDR. Therefore, separate HDR models are needed for reliable prediction of HDR at the tree level, which is only possible with

accurately measured dataset representing all characteristics such as site qualities, stand densities, size and age classes is used to develop HDR models.

Variation of HDR even for a single species within the same stand may be large due to inter-tree spacing. The most extreme HDR would reach for open-grown trees and for trees at a maximum stand density (Nykänen et al. 1997; Vospernik et al. 2010). The HDR also varies on the trees with top or lower canopy position of the stands. The HDR also varies with stand characteristics (stand age and stand density) and individual tree characteristics (height, tree root system, crown width, and crown depth) (Nykänen et al. 1997). Various site factors such as slope, altitude, exposition, soil type, soil moisture, and nutrients (Tilman 1988; Wiklund et al. 1995; Homeier et al. 2010; Martín-Alcón et al. 2010; Bošelj'a et al. 2014) influence HDR. Site preparation, stocking, and provenance of tree species also influence HDR (Zimmerman and Brown 1971; Burton 1993; Mustard and Harper 1998). Location of stands such as stand on forest edge, stand in large gaps or unstable stand fragments also influence HDR (Lohmander and Helles 1987; Schelhaas et al. 2007; Mitchell 2013). The influence of stand density and competition on HDR is substantially high (Lohmander and Helles 1987; Slodičák 1995; Nykänen et al. 1997; Mäkinen et al. 2002; Slodičák and Novak 2006; Harrington et al. 2009; Vospernik et al. 2010; Mitchell 2013; Bošelj'a et al. 2014). Inclusion of appropriate measures describing aforementioned characteristics, particularly stand density, competition, and site quality into the HDR models is thus necessary to increase the prediction accuracy of the models.

The stand density measures or competition measures are computed either considering tree position (spatially explicit competition measures) or without tree position (spatially non-explicit competition measures). The forest stand can be understood as a collection of individual trees interacting in a spatial manner over the restricted distance (Mailly et al. 2003; Canham et al. 2004, 2006; Canham and Uriarte 2006; Purves et al. 2007; Pretzsch 2009; Thorpe et al. 2010). Quantification of the influences of competitive interaction among the individual trees of varying size, species, and spatial patterns within a stand can be useful in decision-making for effective forest management. Even though several studies were carried out to show relationship between HDR and vulnerability of the trees or stands, only a few (Vospernik et al. 2010; Bošelj'a et al. 2014) have developed statistical models through integration of the measures that describe stand density, competition, and site quality, into them. However, none of the studies have considered the spatial position of the trees while computing measures that describe competitive interaction among the individual trees. This study, thus, aims to develop statistical HDR models through integration of spatially explicit

competition measures into them. This study utilizes a large dataset acquired from fully stem-mapped permanent research plots located in the stands of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in various parts of the Czech Republic. The proposed models may serve as empirically-based useful tools in assessing stability of the trees and stands. Since Norway spruce is generally considered to be much more susceptible to damage by winds than other conifer and broad-leaved species (Peltola et al. 2000; Albrecht et al. 2012), the HDR models of Norway spruce may be more useful than that of European beech.

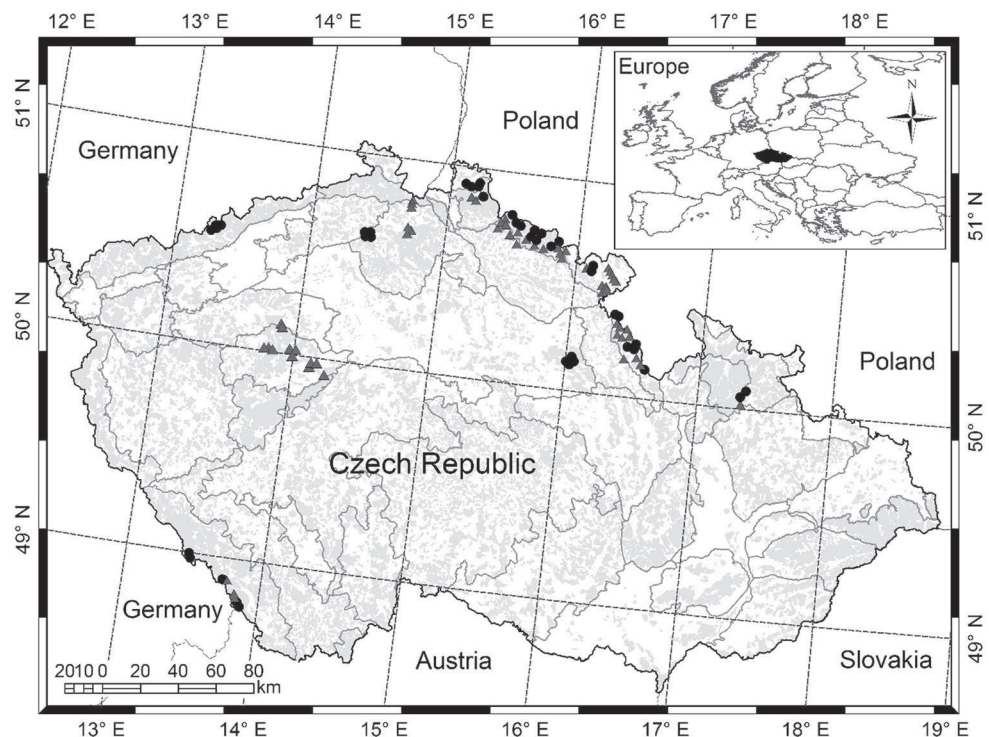
## Materials and methods

### Study area

We used data from several Norway spruce and European beech stands where permanent research plots (PRPs) properly represent 18 Natural Forest Areas (NFA) in the Hercynian geo-morphological system (out of total 33 NFAs) (Fig. 1). The square-shaped PRPs (2500 m<sup>2</sup>) were established on the basis of canopy structure, natural regeneration, and stock of dead woods by following the Field-Map technology of the IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd (Šmelko and Merganič 2008). The PRPs were established to include mainly “close-to-nature” or “natural” forests

(because of unique structure and dynamics) in various stands and site conditions with varying degree of the effects of air pollution and soil acidification. The PRPs cover various regions of the country such as low and middle regions (Kokořínsko, Český kras, Křivoklátsko, and Třebechovice), high and mountain regions (Broumovsko, Krkonoše, Orlické hory, Jizerské hory, Šumava, and Jeseníky). The PRP network falls within the Protected Area System (National Park, Protected Landscape Area, Nature Reserve, Natural Monument) and covers a wide range of altitudes (240–1370 m), mean annual temperatures (4–9.5 °C), and mean annual precipitations (500–1550 mm). There is a large variation of mean growing season length (35–180 days). The mean growing season length is defined by the number of days in a year when the average daily temperature is  $\geq 10$  °C (Pokladníková et al. 2008). The most of the stands, especially European beech stands originated from natural regeneration, about 20 % Norway spruce and 2 % European beech stands originated from plantation. About 77 % of the stands were 20–50 years olds, and managed by spontaneous development with minimal harvests. This management system mainly involved sanitation interventions, e.g. extraction of trees affected by bark beetle (*Ips typographus*). Management of remaining parts of the forests focused mainly on the shelter wood systems with preferred natural regeneration. About 5 % Norway spruce dominated stands were planned for clear-cut management (after rotation period) on the edge of the protective zones (low degree of nature protection),

**Fig. 1** Location of permanent research plots, PRPs [pure or Norway spruce dominated PRPs (black dots), pure or European beech dominated PRPs (dark gray triangles), light gray dots showing forest cover, and gray lines separating Natural Forest Areas, (NFAs)]



where economic functions of the forests (private forests) prevailed. In-depth descriptions of these forests are also available in the literature (Vacek and Lepš 1996; Vacek et al. 2009, 2014, 2015). Data were collected as per the permission obtained from the authorities of the corresponding protected area offices.

## Measurements

Various tree and stand characteristics on the PRPs were measured between April 2007 and August 2015. Total heights and over-bark diameters at 1.3 m above ground (DBH) were precisely measured for all trees (individuals with DBH  $\geq 4$  cm) using Laser Vertex and caliper, respectively. The Laser Vertex (Haglöf Sweden 2011) is an instrument system-combo designed for efficient measurement of height, distance, and angle of inclination with combination of the ultrasound and laser light. The positions of all trees including smaller individuals (i.e., individuals with DBH  $< 4$  cm, but height  $\geq 2$ ) were recorded. All tree and stand characteristics were measured following the inventory protocols prepared by Forest Management Institute (FMI 2003). All data available to this study originated from the first measurement cycle of the PRPs.

## Tree and stand characteristics

Total height to DBH ratio (HDR) is influenced by various tree and stand characteristics, and therefore we evaluated them depending on the availability in the data. These characteristics can be related to tree size, site quality, and stand density or competition (Hasenauer and Monserud 1996; Uzoh and Oliver 2008). The characteristics that describe tree size are DBH and total height, and height-DBH ratio, height to crown base, crown length, crown height, and crown ratio. However, to make the HDR models simpler, we included more easily accessible tree characteristics such as DBH and canopy classes. Site quality is described by mean height of the biggest trees on the stand (dominant height) or site index (dominant height at any reference age). The growth of dominant trees and site quality is strongly correlated, and therefore site quality is commonly assessed with site index (Monserud 1984; Raulier et al. 2003). When site index is not measured, dominant height can be used as its proxy variable to describe site quality (Temesgen et al. 2005; Crecente-Campo et al. 2010; Fu et al. 2013; Sharma et al. 2016). We also used dominant height in our HDR models as we lacked site index data. Depending on the numbers of height sample trees available, 10–20 biggest trees per PRP were chosen to calculate dominant height (HDOM) and dominant diameter (DDOM) following the methods suggested by Sharma et al. (2011, 2016). The mean height of all

height sample trees per PRP (MEANHT), which also describes site quality, was also calculated. In addition to DDOM, other plot-centered competition measures (spatially non-explicit competition measures) such as number of stems per hectare (N), basal area per hectare (BA), arithmetic mean DBH (AMD) and quadratic mean DBH (QMD) per PRP were also calculated.

## Tree-centered competition indices

Using coordinates of the trees (DBH  $\geq 4$  cm) and other smaller individuals (height  $\geq 2$  m and DBH  $< 4$  cm), we computed tree-centered competition measures. We considered all recorded species (1–20 species per PRP) as a single species to compute tree-centered competition index, disregarding species-specific competition effect. To reduce model's complexity and avoid non-convergence problem potentially caused due to many species-specific parameters, we did not compute species-specific competition index (CI). We used two formulae to compute CI, also known as spatially explicit CI (or distance dependent CI). These indices [Eq. 1 (Hegyi 1974) and Eq. 2 (Martin and Ek 1984)] are based on the principle that larger and closer competitors contribute higher competitive stress to the subject trees.

$$CI_1 = \sum_{c=1}^n \lambda_{sc} \left( \frac{DBH_c}{DBH_s} \right) \frac{1}{DIST_{sc}} \quad (1)$$

$$CI_2 = \sum_{c=1}^n \lambda_{sc} \left( \frac{DBH_c}{DBH_s} \right) \exp \left( -\frac{16 \cdot DIST_{sc}}{DBH_s + DBH_c} \right) \frac{1}{DIST_{sc}} \quad (2)$$

where CI = competition index, DBH = diameter of tree, DIST = distance between subject tree and competitor,  $n$  = number of competitors for a given subject tree  $s$ ,  $\lambda$  = edge expansion factor,  $s$  = index for subject trees, and  $c$  = index for competitors.

The crown dimensions-based CI (e.g., distance weighed by ratios of crown cross-sectional areas or crown volumes of subject trees and competitors) may better describe competitive interaction among the individual trees (Biging and Dobbertin 1992, 1995; Pretzsch 2009). However, measurements of the crown dimensions for a number of trees including species of the interest in our data were missing, while measurements of DBH and height for all individuals were available. Therefore, we chose only DBH-based CI to describe competitive interaction among the trees. We set a maximum distance around a given subject tree (search radius, SR) within which all potential competitors must be included. We applied twelve SR (4 horizontal angle-based and 8 vertical angle-based or vertical cone-based SR), which

have also been evaluated by Biging and Dobbertin (1992) and Sharma et al. (2016), to include potential competitors around the subject trees. The definitions of SR along with their formulations are presented in Table 1.

The computation of CIs using two formulae (Eqs. 1, 2) with application of 12 search radii resulted in 24 CI alternatives. Our preliminary analyses involved the examination and comparison of the contributions of all 24 CIs to the description of HDR variations in the HDR models using fit statistics. The CI providing the largest contribution to the HDR models was then selected for further analyses. For each species, Hegyi's index (CI<sub>1</sub>) computed with SR<sub>1</sub> showed the best fitting of the models to the data. To reduce errors in the CI due to off-plot competitors, we applied edge expansion factor (Eqs. 1, 2) computed using the method suggested by Martin et al. (1977) and Goreaud and Péliissier (1999). The edge expansion factor may only work precisely well when stand conditions (in terms of tree size, species composition, and stem distribution pattern) are similar on both inside and outside the sample plot (Martin et al. 1977; Radtke and Burkhart 1998). Since the entire part of each PRP falls within a stand, these assumptions are more likely to hold. Summary statistics of all tree and stand characteristics including two best performing CI alternatives, one each from two CI formulae are presented in Table 2. The definition of pure species stands considered the inclusion of all individuals other than species of the interest (Norway spruce or European beech) if they had DBH <4 cm. Only 11 trees with extremely small HDR (i.e., <0.1) and 21 trees with extremely large HDR (i.e., >1.9 and up to 14), which seemed illogical relative to other tree characteristics (i.e., crown width and height to live crown base), were excluded by assuming that they were only caused by faulty recording or measurement. However, such exclusion was applied only after all stand density measures or competition measures were computed. A complete dataset used in modeling HDR is shown in Fig. 2.

## Model development

Based on the patterns of the scattered plots of HDR against DBH (Fig. 2), an exponential decay function, hereafter termed as a base function (Eq. 3), was used to fit the data.

$$HDR_{ij} = b_1 \exp\left(-b_2 DBH_{ij}^{b_3}\right) + \varepsilon_{ij} \quad (3)$$

where  $HDR_{ij}$  and  $DBH_{ij}$  are height-diameter ratio and diameter at breast height of tree  $j$  ( $j = 1, \dots, m$ ) on PRP  $i$  ( $i = 1, \dots, n$ ), respectively,  $b_3 = 0.5$ ,  $b_1$  and  $b_2$  are parameters to be estimated,  $\varepsilon_{ij}$  is an error term, and  $m$  and  $n$  are numbers of trees and PRPs, respectively.

Since DBH is most strongly correlated with HDR, it was used as a main predictor variable in the HDR models. Since other tree and stand characteristics largely influence HDR, they were also included as additional predictor variables into the HDR models by applying two-stage approach (Ferguson and Leech 1978; Staudhammer and LeMay 2000). Because of biological logics, this approach has frequently been used to include appropriate predictor variables to develop forest models (Mehtatalo 2005; Adame et al. 2008; Sharma and Breidenbach 2015; Sharma et al. 2016). In the first stage, we fitted a base function (Eq. 3) to the data for each PRP separately and matrix-scattered plots of PRP-specific parameter estimates against each variable and its transformations (inverse, square, root) and interaction with other variables were examined. In the second stage, variables showing strong correlation with  $b_1$  or  $b_2$ , were identified. For both species, HDOM, DDOM, and QMD showed strong relationship only with  $b_1$ . Thus, we redefined  $b_1$  as a function of HDOM, DDOM, and QMD to expand the base function. Variations of the HDR within and across three canopies (Fig. 2) were also modeled using dummy variable approach, in which parameter  $b_2$  was redefined as a function of dummy variable representing canopy classes (CCs). Since inventory crew did not

**Table 1** Competition index search radii evaluated, and letters and abbreviations are the same as defined in Eq. 1

Search radius	A tree included as competitor when	Definition (Biging and Dobbertin 1992)
SR1	$DIST_{sc} \leq 0.25DBH_s$	Influence zone of competitor and subject tree overlap approx. $4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ angle gauge (DBH in meter times 100)
SR2	$DIST_{sc} \leq 0.33DBH_s$	Influence zone of competitor and subject tree overlap approx. $2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ angle gauge (DBH in meter times 100)
SR3	$DIST_{sc} \leq (DBH_s + DBH_c)/6$	Influence zone of competitor and subject tree overlap approx. $5.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ angle gauge (DBH in meter times 100)
SR4	$DIST_{sc} \leq (DBH_s + DBH_c)/8$	Influence zone of competitor and subject tree overlap approx. $9.2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ angle gauge (DBH in meter times 100)
SR <sub><i>i</i></sub> ( $i = 5, 6, 7, \dots, 12$ )	$DIST_{sc} \leq HEIGHT_c / \tan \theta$	$\theta$ is height angle to horizontal, starting from base of a subject tree, $s$ ; $\theta = 30^\circ, 35^\circ, 40^\circ, 45^\circ, 50^\circ, 60^\circ, 65^\circ, 70^\circ$ , and SR are defined as SR5, SR6, SR7, ..., SR12, respectively

**Table 2** Data summary [*BA* stand basal area, *QMD* quadratic mean diameter, *MEANDBH* mean DBH, *DBHSUM* total DBH of all individuals per sample plot, *DDOM* dominant diameter, *HDOM* dominant height, *MEANHT* mean height of all individuals per sample plot, *CI<sub>1</sub>* Hegyi's index (Eq. 1), *CI<sub>2</sub>* Martin and Ek's index (Eq. 2)]

Characteristics	Statistics [mean ± standard deviation (range)]	
	Norway spruce	European beech
Number of sample plots	42 (13 pure + 29 mixed)	58 (17 pure + 41 mixed)
Number of heights	4483	7000
Number of heights per sample plot	166.0 ± 117.3 (10–609)	239.2 ± 199.4 (10–609)
Number of stems per sample plot	207.9 ± 134.3 (23–664)	262.4 ± 218.8 (18–664)
Number of stems per hectare (N ha <sup>-1</sup> )	832 ± 537 (102–2656)	1049.7 ± 875.4 (32–2656)
BA per hectare (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	49.8 ± 18.7 (9.9–138.2)	43.8 ± 15.4 (12.9–138.2)
QMD (cm)	30.6 ± 9.5 (11.9–60.5)	30 ± 12.6(15.1–87.4)
MEANDBH (cm)	27.4 ± 10.3 (9.5–54.2)	25.7 ± 13.3 (9.5–84.4)
DBHSUM (cm)	4678 ± 1380 (1135–9185)	4392 ± 1959 (675–9185)
DDOM (cm)	48.8 ± 11.2 (20.3–71.7)	52.3 ± 11.8 (29–84.4)
DBH (cm)	28.4 ± 17.6 (2.4–107)	24.8 ± 19.5 (2.5–106.2)
HDOM (m)	27.5 ± 6.3 (7.6–40.5)	28.3 ± 5.8 (13.3–42.8)
MEANHT (m)	18.1 ± 6.5 (4.6–32.7)	17.4 ± 7.4 (8.6–42.8)
HEIGHT (m)	18 ± 9.9 (2–48.7)	17.3 ± 9.8 (2–47.7)
HDR (m cm <sup>-1</sup> )	0.7 ± 0.2 (0.1–1.4)	0.9 ± 0.3 (0.2–1.9)
CI <sub>1</sub>	1.7 ± 1.3 (0.01–22.4)	3 ± 6.2 (0.01–57.3)
CI <sub>2</sub>	1.9 ± 1.6 (0.01–30.7)	2.1 ± 2.6 (0.01–49.7)

differentiate trees by canopy class (i.e., suppressed, intermediate, dominant), we formed CCs on each PRP by assuming CC<sub>1</sub>: height >66 % height of tallest tree; CC<sub>2</sub>: 33 % height of tallest tree < height < 66 % height of tallest tree; and CC<sub>3</sub>: height <33 % height of tallest tree. The measurement of heights of all living trees on each PRP allowed us to make this classification.

$$\begin{aligned}
 HDR_{ij} &= b_1 \exp\left(-b_2 DBH_{ij}^{b_3}\right) + \varepsilon_{ij} \text{ with } b_1 \\
 &= a_1 x_1^{\alpha_2} + \alpha_3 x_2 + \alpha_4 x_3 \text{ and } b_2 \\
 &= \phi_1 z_1 + \phi_2 z_2 + \phi_3 z_3
 \end{aligned} \quad (4)$$

where  $x_1 = HDOM_i$ ;  $x_2 = DDOM_i$ ;  $x_3 = QMD_i$  or  $CI_{ij}$ ;  $z_k = CC_k$  (when CC belongs to  $k$  then  $z_k = 1$ , 0 otherwise);  $HDOM_i$ ,  $DDOM_i$  and  $QMD_i$  are dominant height (m), dominant diameter (cm), and quadratic mean diameter (cm), respectively, for PRP  $i$ ;  $CI_{ij}$  is spatially explicit competition index for tree  $j$  on PRP  $i$ ;  $b_3 = 0.5$ ;  $k = 1, 2, 3$ ;  $\alpha_1$ – $\alpha_4$ ,  $\phi_1$ – $\phi_3 =$  parameters to be estimated; all other symbols and abbreviations are the same as defined in Eqs. 1–3 or elsewhere in the text.

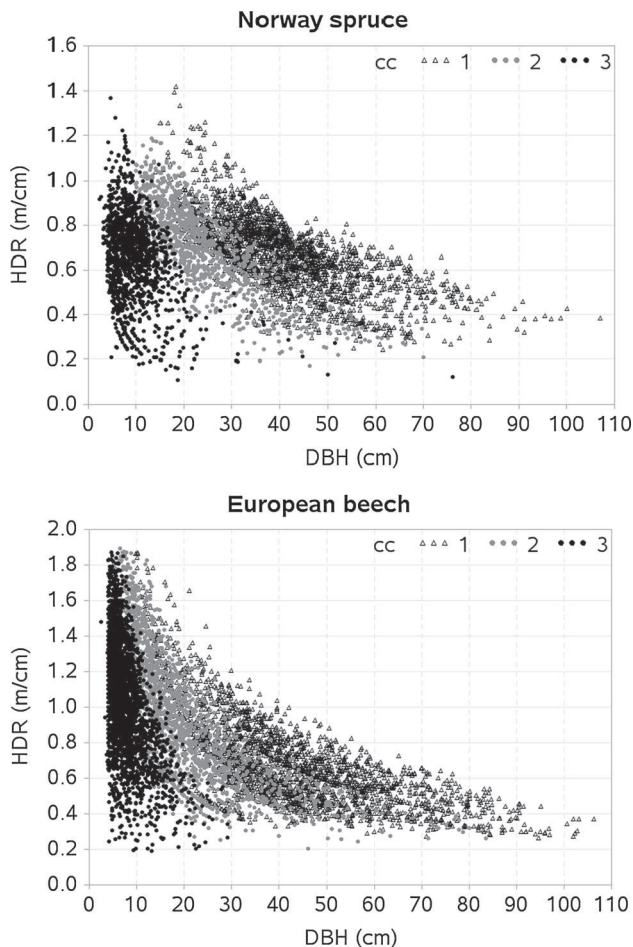
The model did not converge when  $b_3$  was tried to be estimated along with all other parameters through optimization procedure. We compared sum of squared errors (SSE) resulted from several alternative formulations and values of  $b_3$  (0.1–3 by 0.1 increment) and found that only formulation presented in Eq. 4 (with  $b_3 = 0.5$ ) provided the smallest SSE. The models developed with CI is termed as spatially explicit models, and spatially non-explicit models, otherwise. We also fitted mixed effects version of Eq. 4 through inclusion of PRP-level variations as random

effects. But mixed effects models did not converge because of complexity caused by several predictor variables involved.

### Model estimation and evaluation

We estimated parameters of the models (Eqs. 3, 4) with nonlinear least square regression using PROC MODEL in SAS (SAS Institute Inc. 2008), applying Marquardt's method. The fitted models were evaluated using root mean square error (*RMSE*) and adjusted coefficient of determination ( $R_{adj}^2$ ) (Montgomery et al. 2001). Further evaluations were made with examination on the graphs of residuals plotted against each predictor variable (Table 2) and behaviors of the simulated HDR curves overlaid on the observed data. The effects of each predictor variable on HDR were also examined graphically. Unless otherwise specified, we used 1 % level of significance ( $\alpha = 1 \%$ ) in all analyses.

The model validation provides the credibility and confidence about the estimated models (Soares et al. 1995; Vanclay and Skovsgaard 1997) and it is often carried out by splitting data: one dataset for fitting model and another for validation. This process is commonly known as cross validation (Vanclay 1994; Montgomery et al. 2001), but we did not perform this. Validation by splitting data does not provide more information in addition to the respective fit statistics obtained directly from the model fitted to the entire dataset (Kozak and Kozak 2003; Yang et al. 2004). Validating model with independent data collected from



**Fig. 2** Scattered plots of HDR against DBH for three different canopy classes [cc canopy class, 1: height >66 % height of tallest tree, 2: 33 % height of tallest tree < height < 66 % height of tallest tree, and 3: height <33 % height of tallest tree per sample plot]

differing sampling methods or measurement occasions can be the best alternative (Vanclay 1994; Sharma et al. 2011; Sharma and Breidenbach 2015). The re-measurement data from the same PRPs in the future can be used for validation and recalibration of the presented HDR models.

## Results

We developed HDR models using both spatially explicit and spatially non-explicit competition measures. We selected only those tree and stand characteristics, which displayed significantly large contributions to the HDR models. Among various potential predictor variables evaluated (Table 2), we identified most contributing ones: PRP-level dominant height (HDOM), dominant diameter (DDOM), quadratic mean diameter (QMD), and Hegyi's competition index ( $CI_1$ ). Both spatially explicit and non-explicit models

described large parts of the HDR variations ( $R_{adj}^2 = 0.65\text{--}0.72$ ) (Table 3). Except parameter estimate of QMD ( $p = 0.0401$ ) for Norway spruce, other parameter estimates of both model types were highly significant ( $p < 0.0001$ ). The signs of parameter estimates were biologically plausible. Spatially explicit model for Norway spruce described relatively larger part of the HDR variations than its spatially non-explicit counterpart. However, spatially non-explicit model for European beech described larger part of the HDR variations. Except for those of  $x_3$  (Eq. 4, where  $x_3 = \text{QMD}$  or  $CI_1$ ), difference of corresponding parameter estimates of other predictor variables of each model was too small. This indicated that HDOM, DDOM, and canopy height classes had similar effects on HDR of each model type. The models for Norway spruce appeared slightly poorer than the models for European beech.

We examined residual graphs of each model plotted against each of the predictor variables (Table 2). But for brevity, we have presented only important residual graphs here (Fig. 3). There was no serious deviation of the residuals across the observed range of each predictor variable and estimated HDR. There was no heteroskedasticity problem in the residuals either. No substantial difference was also observed on the graphs of the residuals produced with both model types for each species. Except for DBH classes of 10 and 20 cm for European beech and DBH class of 10 cm for Norway spruce, graphs displayed no serious residual trends across the observed DBH range. This indicated that the chosen base model (Eq. 3) and its extended form (Eq. 4) with selected predictor variables, and assumed canopy height classes were adequate enough to describe HDR variations for each species.

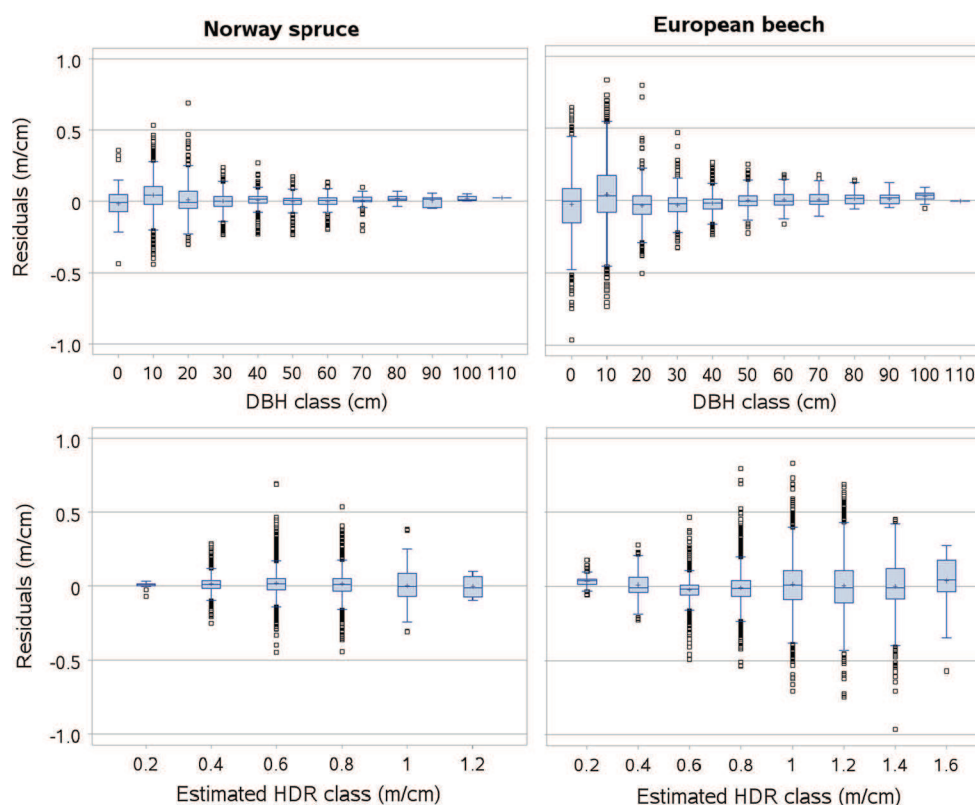
We simulated the effects of the chosen predictor variables related to tree size (tree canopy class), site quality (HDOM), and stand density or competition (DDOM, QMD, CI) on HDR (Figs. 4, 5, 6). When the mean values of other predictor variables on the observed data by canopy height class were held constant, the effect of site quality (HDOM) on each model emerged as the largest one, followed by the effect of stand density or competition (DDOM, QMD or CI). The HDR significantly increased with increasing site quality (increased HDOM) and competitive interaction among the individual trees (decreased QMD and DDOM, or increased CI). However, the magnitudes of the effects of those characteristics on HDR for each canopy classes largely differed. Spatially non-explicit models displayed very small effects of QMD on HDR for each canopy class of Norway spruce, but large effect for European beech. However, unlike on Norway spruce, the effect of QMD of European beech emerged as significantly larger than that of CI. After DBH, three predictor variables: HDOM, DDOM and CI for Norway spruce and four: HDOM, DDOM, QMD, and CI for European beech

**Table 3** Parameter estimates and fit statistics of HDR model (Eq. 4)

Parameters	Estimates and fit statistics			
	Norway spruce		European beech	
	Spatially explicit	Spatially non-explicit	Spatially explicit	Spatially non-explicit
$\alpha_1$	0.407845 (0.0106)	0.421236 (0.0109)	0.434145 (0.016)	0.528532 (0.0148)
$\alpha_2$	0.518961 (0.00735)	0.513768 (0.0074)	0.667542 (0.0098)	0.628491 (0.0084)
$\alpha_3$	-0.01583 (0.00043)	-0.0156 (0.00047)	-0.02268 (0.00098)	-0.02288 (0.00088)
$\alpha_4$	0.015545 (0.0025)	-0.00108 (0.00054)	0.009874 (0.00091)	-0.01262 (0.0008)
$\varphi_1$	0.13312 (0.00233)	0.131195 (0.0025)	0.23039 (0.00228)	0.217528 (0.0026)
$\varphi_2$	0.163178 (0.00312)	0.160931 (0.0032)	0.263032 (0.00326)	0.252171 (0.00343)
$\varphi_3$	0.26849 (0.00515)	0.267305 (0.0052)	0.384113 (0.00516)	0.376719 (0.00522)
$R_{adj}^2$	0.6599	0.6569	0.7253	0.7291
RMSE	0.1070	0.1074	0.1784	0.1770

Standard errors are presented in parenthesis, and abbreviations and symbols are the same as defined in Eq. 4 and text

**Fig. 3** Residuals produced with spatially non-explicit HDR models (Eq. 4). The length of the *box* represents the interquartile range (IQR), length of the *whisker* represents class minimum and maximum values in IQR, *small boxes* represent observations lying beyond 1.5 times IQR (outlier observations lying far away from the median), and *horizontal line* and *plus signs* in the *box* represent median and mean values, respectively

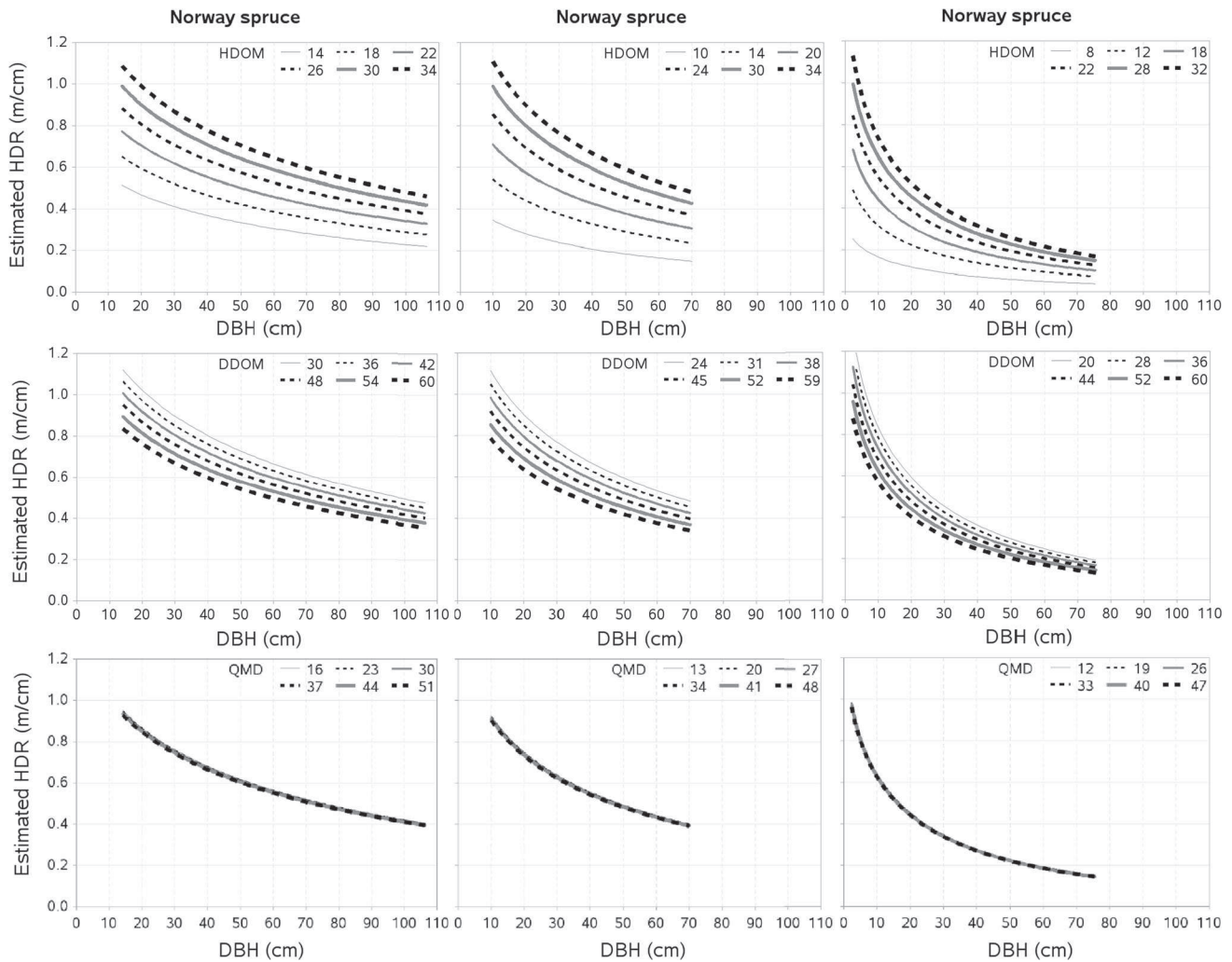


displayed substantially large contributions to the HDR models.

## Discussion

Data used in this study have large variations (Table 2; Fig. 2), covering both pure and mixed species stands located on the low to high mountain regions of the Czech

Republic (Fig. 1). Modeling data also covers wide stand densities, growth conditions, and management regimes (from clear cut to leaving spontaneous development). Since HDR is strongly correlated with DBH, this can be used as a single predictor variable in the allometric HDR model. However, DBH alone may not be adequate enough to develop more accurate HDR models, because allometric relationship between HDR and DBH largely varies with other tree and stand characteristics such as canopy



**Fig. 4** HDR variations due to the effects of various stand characteristics as displayed by spatially non-explicit HDR model (Eq. 4) for different canopy height classes of Norway spruce [canopy class 1 (left

column), canopy class 2 (middle column), and canopy class 3 (right column). Canopy classes are defined in Fig. 2 and Eq. 4]

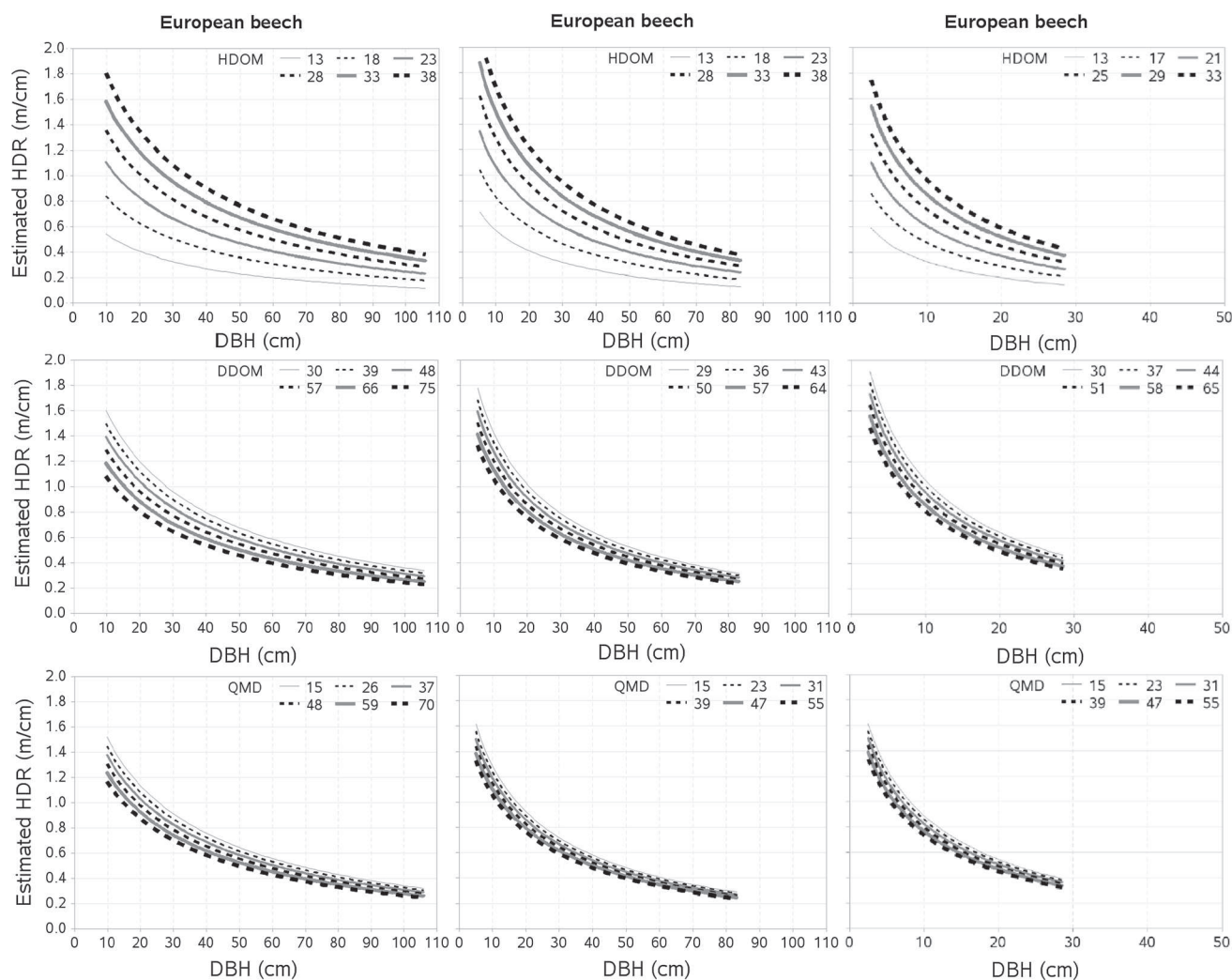
classes, site qualities, and stand densities or competitive situations of the trees within a stand (Fig. 4, 5, 6). Therefore, this study involved the inclusion of appropriate measures describing those characteristics into the HDR models. Those characteristics, which significantly improved the model fits and consequently increased model’s scope of application to a greater extent, are dominant height (HDOM), dominant diameter (DDOM), quadratic mean diameter (QMD), and Hegyi’s competition index ( $CI_1$ ).

The models describe large parts of the HDR variations (Table 3) without any serious residual trend across the observed data range (Fig. 3). A slight under-estimation for DBH class of 10 cm for both species and over-estimation for DBH class of 20 cm for European beech was caused by the presence of highly influential outlier observations in such DBH classes. A considerable part of the HDR

variations still remains to be described, and this might be due to a wider variation of the HDR in some DBH classes. A wider variation and unevenness distribution patterns of the HDR of Norway spruce (Fig. 2) might have resulted in poorer models than that for European beech. Accuracy of the HDR models may be increased through inclusion of additional predictor variables, but this leads to the over-parameterization, which results in biased parameter estimates (Montgomery et al. 2001). To make HDR models less costly and more applicable, some characteristics such as stand age, crown width and crown depth, which may be significantly correlated to HDR, but relatively costlier to measure, were not included to our models. Also, forest managers want more accurate and parsimonious models for effective management (Vanclay 1994).

For both species, HDOM emerged as the most contributing variable to each model (Figs. 4, 5). As expected,





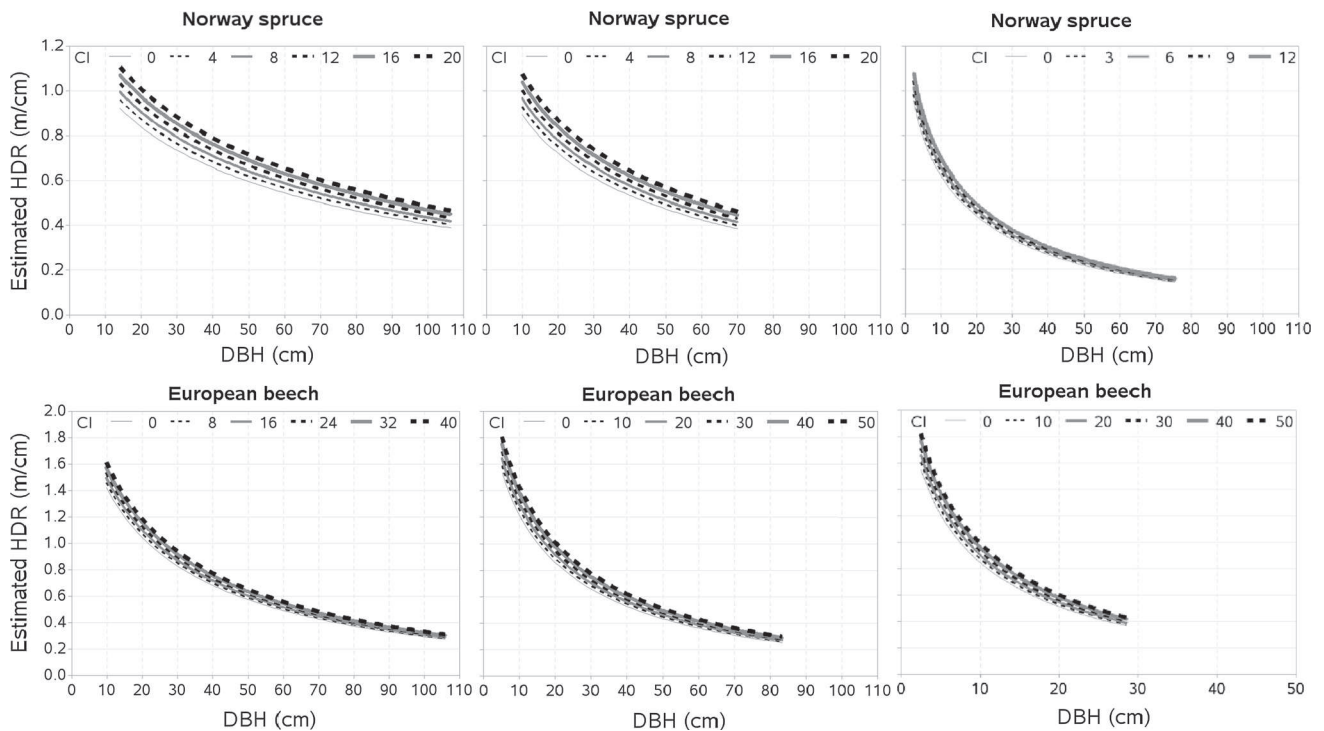
**Fig. 5** HDR variations due to the effects of various stand characteristics as displayed by spatially non-explicit HDR model (Eq. 4) for different canopy height classes of European beech [canopy class 1

(left column), canopy class 2 (middle column), and canopy class 3 (right column). Canopy classes are defined in Fig. 2 and Eq. 4]

HDOM included as a proxy of site index into the HDR model worked adequately well. The site index, which is estimated using either dominant height growth models (Monserud 1984; Sharma et al. 2011) or site index prediction models (Seynave et al. 2005; Sharma et al. 2012) are commonly used to assess site quality. However, in a condition when these models are not available, HDOM can be included into the forest models (Soares and Tomé 2001; Temesgen et al. 2005; Crecente-Campo et al. 2010; Fu et al. 2013; Sharma et al. 2016). Only a few studies (e.g. Bošelj et al. 2014) have included site index as a predictor variable into the HDR models. However, to the authors' knowledge, none of the HDR models have been developed so far by including HDOM. As displayed by our models, HDR increases with increasing site index, because there can be much more growth resources (light, soil moisture and nutrients) availability on the better sites than on poorer

sites (Bošelj et al. 2014). For a given stand density or competitive interaction, the effect of site quality on HDR emerged the highest for each canopy class, but largely varies with canopy classes (Figs. 4, 5).

The HDR is significantly affected by competitive interaction among the trees within a stand. For a given site quality, HDR increases with increasing competition as depicted by decreased DDOM and QMD (Figs. 4, 5) or increased CI (Fig. 6). With increasing competition, DDOM or QMD decreases because of crowding of the trees that results in taller heights and smaller crowns, but thinner boles. In attempt to get higher canopy position for light, sub-ordinate trees have less diameter growth for a given unit of height growth as compared to the trees already grown to the top canopy position (Cremer et al. 1982; Nykänen et al. 1997; Mäkinen et al. 2002). However, the trees with dominant or co-dominant canopy positions are



**Fig. 6** HDR variations due to the effects of competition as displayed by spatially explicit HDR model (Eq. 4) for different canopy height classes [canopy class 1 (*left column*), canopy class 2 (*middle column*), and canopy class 3 (*right column*). Canopy classes are defined in Fig. 2 and Eq. 4]

able to allocate more resources to diameter growth relative to height growth, and therefore have smaller HDR and are more stable as compared to sub-ordinate trees (Wonn and O'Hara 2001). The trees with extremely large HDR can only grow in a dense stand under the influence of mutual support of its neighboring trees (Nykänen et al. 1997; Valinger and Fridman 1997; Vospernik et al. 2010; Valinger and Fridman 2011; Bošelj et al. 2014).

The competition measures (e.g. CI) for Norway spruce computed by using the information of spatial arrangement of the trees is expected to better describe competitive interaction than the competition measures (e.g., QMD) computed without spatial information. This is the reason that spatially explicit model relatively better fitted to the data of Norway spruce (Table 3) and exhibited more pronounced effects on HDR than spatially non-explicit model (Figs. 4, 6). However, this was not a case for European beech, in which spatially non-explicit competition measure (e.g., QMD) exhibited more pronounced effect on HDR than spatially explicit competition measure (Table 3; Figs. 5, 6). This may be due to less heterogeneous stand conditions of European beech as compared to that of Norway spruce. The competition of more complex and heterogeneous stands may be better described by spatially explicit measures than its spatially non-explicit counterparts (Lorimer 1983; Martin and Ek 1984; Biging and Dobbertin 1992, 1995; Corral-Rivas et al. 2005; Pretzsch

2009). The competition indices perform differently according to species, forest types, and forest conditions as competition varies with stand density, tree size, site quality, climate condition, and stand structure (Pretzsch and Biber 2010; Contreras et al. 2011). There may also be a species-specific effect on the competition (Pretzsch et al. 2002; Canham et al. 2004; Richards et al. 2008; Thorpe et al. 2010; von Oheimb et al. 2011). However, we did not consider this effect while computing CI to make our HDR model (Eq. 4) simpler.

This study utilized a large dataset with a number of tree and stand characteristics and therefore allowed us to evaluate the interactive influence of the many factors affecting HDR. The measurements of additional factors (e.g. slope, exposition, soil property, altitude, and species provenance), which may also significantly affect HDR (Zimmerman and Brown 1971; Tilman 1988; Burton 1993; Wiklund et al. 1995; Nykänen et al. 1997; Mustard and Harper 1998; Homeier et al. 2010; Martín-Alcón et al. 2010; Bošelj et al. 2014), were not available to this study. The HDR models developed with time series data would be more reliable tools than those developed with one-time measurement data, which do not include history of stand management. Therefore, further works involving validation and recalibration of our models with re-measurement data will be useful to increase the reliability and confidence of the models.

For the stand conditions more or less similar to the basis of this study, our HDR models may be applied to the stands of Norway spruce and European beech in other European countries. The HDR is largely influenced by the numbers of factors (Figs. 4–6), which may also vary with forest stands across the European countries. It would be worthwhile that the major influential factors such as site quality, stand density, and competitive situations among the individual trees must be examined thoroughly and compared against those of the forests in the Czech Republic, before applying the HDR models in other countries. Some important stand characteristics such as site indices and stand density indices of species of the interest may be used for comparison of the forests across various European countries.

## Conclusions and management implications

Using data from fully stem-mapped permanent research plot, we developed both spatially explicit and spatially non-explicit individual tree HDR models for two important tree species (Norway spruce and European beech) in the Czech Republic. Each model described a large part of the HDR variations without any serious residual deviation across the observed data range. For each species, there is a very small and insignificant difference between the fit statistics and residual graphs produced by both model types, suggesting that they have similar prediction behaviors. Because of simplicity, the spatially non-explicit model, which requires only sample plot-centered competition measures (quadratic mean diameter and mean diameter of dominant trees), is recommended to apply for both species.

By understanding the degree to which tree or stand of the trees is more susceptible to snow-, icing-, and wind-related damages, forest managers may better design treatments based on the range of HDR for silvicultural practices that help improve static stability of the trees and stands. Since HDR is used as reliable measure of tree or stand stability, the proposed HDR models may serve as useful tools to evaluate stand stability of Norway spruce and European beech. From this perspective, these models may also serve for assessing quality and efficiency of thinning, because thinning significantly affects HDR, both of mean stem, and even upper tree layer. The models will be useful to identify potentially more susceptible trees to damages due to snow and wind, and thus help remove those trees prior to damage. The HDR models can be used as sub-models in forest simulators, which are fundamental tools in management decision-making. The HDR models can be used in risk modeling, which includes all potential risk factors, e.g., climatic factors, and such models can be applied for assessment of overall risk of stability of the

stands and forests. The HDR can be used as a measure of competitive interaction among individual trees within a stand, and therefore included into various forest models including individual tree growth models. The HDR models may also be used as benchmark models to compare HDR derived from other models such as height and diameter growth models, and height-diameter models.

**Author contribution statement** Ram Sharma: performed data analysis, modelling, and manuscript writing; Zdeněk Vacek: contributed to data description and reviewed manuscript. Stanislav Vacek: provided data and reviewed manuscript.

**Acknowledgments** This study was Supported by the projects Optimization of Agriculture Land Afforestation in Relation to Increase of Landscape Retention Potential (Project No. QJ1320122) and Internal Grant Agency (IGA No. B08/15), Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague. We thank two anonymous reviewers for their constructive comments and suggestions that helped improve the manuscript.

**Compliance with ethical standards**

**Conflict of interest** The authors have no conflict of interest.

## References

- Adame P, del Rio M, Canellas I (2008) A mixed nonlinear height-diameter model for pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.). *For Ecol Manage* 256:88–98
- Albrecht A, Hanewinkel M, Bauhus J, Kohnle U (2012) How does silviculture affect storm damage in forests of south-western Germany? Results from empirical modeling based on long-term observations. *Eur J For Res* 131:229–247
- Biging GS, Dobbartin M (1992) Comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *For Sci* 38:695–720
- Biging GS, Dobbartin M (1995) Evaluation of competition indices in individual tree-growth models. *For Sci* 41:360–377
- Bošela M, Konôpka B, Šebeň V, Vladovič J, Tobin B (2014) Modelling height to diameter ratio—an opportunity to increase Norway spruce stand stability in the Western Carpathians. *Lesnický Casopis For J* 60:71–80
- Burton PJ (1993) Some limitations inherent to static indices of plant competition. *Can J For Res* 23:2141–2152
- Canham CD, Uriarte M (2006) Analysis of neighborhood dynamics of forest ecosystems using likelihood methods and modeling. *Ecol Appl* 16:62–73
- Canham CD, LePage PT, Coates KD (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Can J For Res* 34:778–787
- Canham CD, Papaik MJ, Uriarte M, McWilliams WH, Jenkins JC, Twery MJ (2006) Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in new England forests. *Ecol Appl* 16:540–554
- Castedo-Dorado F, Crecente-Campo F, Álvarez-Álvarez P, Barrio-Anta M (2009) Development of a stand density management diagram for radiata pine stands including assessment of stand stability. *Forestry* 82:1–16
- Contreras MA, Affleck D, Chung W (2011) Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. *For Ecol Manage* 262:1939–1949

- Corral-Rivas JJ, Gonzalez JGA, Aguirre O, Hernandez F (2005) The effect of competition on individual tree basal area growth in mature stands of *Pinus cooperi* Blanco in Durango (Mexico). *Eur J For Res* 124:133–142
- Crecente-Campo F, Tomé M, Soares P, Dieguez-Aranda U (2010) A generalized nonlinear mixed-effects height-diameter model for *Eucalyptus globulus* L. in northwestern Spain. *For Ecol Manage* 259:943–952
- Cremer KW, Borough CJ, McKinnell FH, Carter PR (1982) Effects of stocking and thinning on wind damage in plantation. *NZJ For Sci* 12:244–268
- Ferguson IS, Leech JW (1978) Generalized least squares estimation of yield functions. *For Sci* 24:27–42
- FMI (2003). Inventarizace lesů, metodika venkovního sběru dat [Forest inventory, field data collection methodology]. Brandýs nad Labem 136 p
- Fu L, Sun H, Sharma RP, Lei Y, Zhang H, Tang S (2013) Nonlinear mixed-effects crown width models for individual trees of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) in south-central China. *For Ecol Manage* 302:210–220
- Gardiner B, Peltola H, Kellomäki S (2000) Comparison of two models for predicting the critical wind speeds required to damage coniferous trees. *Ecol Modell* 129:1–23
- Goreaud F, Pélissier R (1999) On explicit formulae of edge effect correction for Ripley's K-function. *J Veg Sci* 10:433–438
- Harrington TB, Harrington CA, DeBell DS (2009) Effects of planting spacing and site quality on 25-year growth and mortality relationships of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *For Ecol Manage* 258:18–25
- Hasenauer H, Monserud RA (1996) A crown ratio model for Austrian forests. *For Ecol Manage* 84:49–60
- Hasenauer H, Monserud RA, Gregoire TG (1998) Using simultaneous regression techniques with individual-tree growth models. *For Sci* 44:87–95
- Hegyí F (1974) A simulation model for managing jack-pine stands. In: Fries J (ed.), Growth models for tree and stand simulation. Royal College of Forestry, Stockholm, Research Note 30, p 74–90
- Hlásný T, Krístek Š, Holuša J, Trombik J, Urbaňcová N (2011) Snow disturbances in secondary Norway spruce forests in central Europe: regression modeling and its implications for forest management. *For Ecol Manage* 262:2151–2161
- Homeier J, Breckle S-W, Günter S, Rollenbeck RT, Leuschner C (2010) Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica* 42:140–148
- Jiao-jun Z, Feng-qin L, Yutaka G, Matsuzaki T, Yamamoto M (2003) Effects of thinning on wind damage in *Pinus thunbergii* plantation. *J For Res* 14:1–8
- Kamimura K, Shiraishi N (2007) A review of strategies for wind damage assessment in Japanese forests. *J For Res* 12:162–176
- Kamimura K, Gardiner B, Kato A, Hiroshima T, Shiraishi N (2008) Developing a decision support approach to reduce wind damage risk—a case study on sugi (*Cryptomeria japonica* (L.f.) D. Don) forests in Japan. *Forestry* 81:429–445
- Konôpka B, Konôpka J (2003) Static stability of forest stands in the seventh altitudinal vegetation zone in Slovakia. *J For Sci* 49:474–481
- Kozak A, Kozak R (2003) Does cross validation provide additional information in the evaluation of regression models? *Can J For Res* 33:976–987
- Lohmander P, Helles F (1987) Windthrow probability as a function of stand characteristics and shelter. *Scand J For Res* 2:227–238
- Lorimer CG (1983) Test of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *For Ecol Manage* 6:343–360
- MacDonald B, Morris DM, Marshall PL (1990) Assessing components of competition indices for young boreal plantations. *Can J For Res* 20:1060–1068
- Maily D, Turbis S, Pothier D (2003) Predicting basal area increment in a spatially explicit, individual tree model: a test of competition measures with black spruce. *Can J For Res* 33:435–443
- Mäkinen H, Nöjd P, Isomäki A (2002) Radial, height and volume increment variation in *Picea abies* (L.) Karst. Stands with varying thinning intensities. *Scand J For Res* 17:304–316
- Martin GL, Ek AR (1984) A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *For Sci* 30:731–743
- Martin GL, Ek AR, Monserud RA (1977) Control of plot edge bias in forest stand growth simulation models. *Can J For Res* 7:100–105
- Martín-Alcón S, González-Olabarría JR, Coll L (2010) Wind and snow damage in the Pyrenees pine forests: effect of stand attributes and location. *Silva Fenn* 44:399–410
- Mehtatalo L (2005) Height-diameter models for Scots pine and birch in Finland. *Silva Fenn* 39:55–66
- Mickovski SB, Stokes A, Beek LPH (2005) A decision support tool for wind throw hazard assessment and prevention. *For Ecol Manage* 216:64–76
- Mitchell SJ (2013) Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis. *Forestry* 86:147–157
- Monserud RA (1984) Height growth and site index curves for inland Douglas-fir based on stem analysis data and forest habitat type. *For Sci* 30:943–965
- Montgomery DC, Peck EA, Vining GG (2001) Introduction to linear regression analysis. Wiley, New York, pp 641
- Moore JR (2000) Differences in maximum resistive bending moments of *Pinus radiata* trees grown on a range of soil types. *For Ecol Manage* 135:63–71
- Morris DM, MacDonald GB (1991) Development of a competition index for young conifer plantations established on boreal mixed wood sites. *For Chron* 67:403–410
- Mustard J, Harper G (1998) A summary of the available information on height to diameter ratio. BC Ministry of Forests, Victoria, p 120
- Nykanen ML, Peltola H, Quine C, Kellomäki S, Broadgate M (1997) Factors affecting snow damage of trees with particular reference to European conditions. *Silva Fenn* 31:193–213
- O'Hara KL, Oliver CD (1999) A decision system for assessing stand differentiation potential and prioritizing pre-commercial thinning treatments. *West J Appl For* 14:7–13
- Opio C, Jacob N, Coopersmith D (2000) Height to diameter ratio as a competition index for young conifer plantations in northern British Columbia, Canada. *For Ecol Manage* 137:245–252
- Päätaalo M-L, Peltola H, Kellomäki S (1999) Modelling the risk of snow damage to forests under short-term snow loading. *For Ecol Manage* 116:51–70
- Peltola HM (2006) Mechanical stability of trees under static loads. *Am J Bot* 93:1501–1511
- Peltola H, Kellomäki S, Väisänen H, Ikonen VP (1999) A mechanistic model for assessing the risk of wind and snow damage to single trees and stands of Scots pine, Norway spruce, and birch. *Can J For Res* 29:647–661
- Peltola H, Kellomäki S, Hassinen A, Granander M (2000) Mechanical stability of Scots pine, Norway spruce and birch: an analysis of tree-pulling experiments in Finland. *For Ecol Manage* 135:143–153
- Pokladníková H, Rožnovský J, Mužíková B (2008) Vybrané argoklimatické charakteristiky České republiky na základě klimatických dat v gridu 10 km (Choosing argo-climatic characteristics of the Czech Republic on the basis of climatic data from (10 × 10) km grids. In: Litschmann T (ed) Rožnovský, J.

- Bioklimatologické aspekty hodnocení procesů v krajinně, Mikulov, pp 30–38
- Pretzsch H (2009) Forest dynamics, growth and yield: from measurement to model. Springer Verlag, Berlin, p 664
- Pretzsch H, Biber P (2010) Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Can J For Res* 40:370–384
- Pretzsch H, Biber P, Dursky J (2002) The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *For Ecol Manage* 162:3–21
- Purves DW, Lichstein JW, Pacala SW (2007) Crown plasticity and competition for canopy space: a new spatially implicit model parameterized for 250 North American tree species. *PLoS One* 2:e870
- Radtke PJ, Burkhardt HE (1998) A comparison of methods for edge-bias compensation. *Can J For Res* 28:942–945
- Raulier F, Lambert M-C, Pothier D, Ung C-H (2003) Impact of dominant tree dynamics on site index curves. *For Ecol Manage* 184:65–78
- Richards M, McDonald AJS, Aitkenhead MJ (2008) Optimization of competition indices using simulated annealing and artificial neural networks. *Ecol Modell* 214:375–384
- SAS Institute Inc (2008) SAS/ETS 9.1.3 User's Guide. SAS Institute Inc., Cary
- Schelhaas MJ, Kramer K, Peltola H, van der Werf DC, Wijdeven SMJ (2007) Introducing tree interactions in wind damage simulation. *Ecol Modell* 207:197–209
- Schindler D, Jr Bauhus, Mayer H (2012) Wind effects on trees. *Eur J For Res* 131:159–163
- Schütz J-P, Götz M, Schmid W, Mandallaz D (2006) Vulnerability of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forest stands to storms and consequences for silviculture. *Eur J For Res* 125:291–302
- Seynave I, Gegout JC, Herve JC, Dhote JF, Drapier J, Bruno E, Dume G (2005) *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understory vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Can J For Res* 35:1669–1678
- Sharma RP, Breidenbach J (2015) Modeling height-diameter relationships for Norway spruce, Scots pine, and downy birch using Norwegian national forest inventory data. *For Sci Tech* 11:44–53
- Sharma RP, Brunner A, Eid T, Øyen B-H (2011) Modelling dominant height growth from national forest inventory individual tree data with short time series and large age errors. *For Ecol Manage* 262:2162–2175
- Sharma RP, Brunner A, Eid T (2012) Site index prediction from site and climate variables for Norway spruce and Scots pine in Norway. *Scand J For Res* 27:619–636
- Sharma RP, Vacek Z, Vacek S (2016) Individual tree crown width models for Norway spruce and European beech in Czech Republic. *For Ecol Manage* 366:208–220
- Slodičák M (1995) Thinning regime in stands of Norway spruce subjected to snow and wind damage. In: Coutts MP, Grace J (eds) *Wind and trees*. Cambridge University, Cambridge, pp 436–447
- Slodicek M, Novak J (2006) Silvicultural measures to increase the mechanical stability of pure secondary Norway spruce stands before conversion. *For Ecol Manage* 224:252–257
- Šmelko ŠS, Merganič J (2008) Some methodological aspects of the national forest inventory and monitoring in Slovakia. *J For Sci* 54:476–483
- Smith JHG (1986) Projections of stand yields and values to age 100 for Douglas-fir western red cedar, and western hemlock and implications for management from the UBC forest spacing trials. Faculty of Forestry, University of British Columbia, Vancouver, p 16
- Soares P, Tomé M (2001) A tree crown ratio prediction equation for eucalypt plantations. *Ann For Sci* 58:193–202
- Soares P, Tomé M, Skovsgaard JP, Vanclay JK (1995) Evaluating a growth model for forest management using continuous forest inventory data. *For Ecol Manage* 71:251–265
- Staudhammer C, LeMay V (2000) Height prediction equations using diameter and stand density measures. *For Chron* 76:303–309
- Sweden Haglöf (2011) Vertex Laser VL402 user's manual. Långsele, Sweden, pp 41
- Temesgen H, LeMay V, Mitchell SJ (2005) Tree crown ratio models for multi-species and multi-layered stands of southeastern British Columbia. *For Chron* 81:133–141
- Thorpe HC, Astrup R, Trowbridge A, Coates KD (2010) Competition and tree crowns: a neighborhood analysis of three boreal tree species. *For Ecol Manage* 259:1586–1596
- Tilman D (1988) Plant strategies and the dynamics and the structure of plant communities. Princeton University, Princeton, pp 360
- Urata T, Shibuya M, Koizumi A, Torita H, Cha J (2011) Both stem and crown mass affect tree resistance to uprooting. *J For Res* 17:65–71
- Uzoh FCC, Oliver WW (2008) Individual tree diameter increment model for managed even-aged stands of ponderosa pine throughout the western United States using a multilevel linear mixed effects model. *For Ecol Manage* 256:438–445
- Vacek S, Lepš J (1996) Spatial dynamics of forest decline: the role of neighboring trees. *J Veg Sci* 7:789–798
- Vacek S, Hejzman M, Semelová V, Remeš J, Podrázský V (2009) Effect of soil chemical properties on growth, foliation and nutrition of Norway spruce stand affected by yellowing in the Bohemian Forest Mts., Czech Republic. *Eur J For Res* 128:367–375
- 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
- Vacek Z, Vacek S, Podrázský V, Bílek L, Štefančík I, Moser WK, Bulušek D, Král J, Remeš J, Králíček I (2015) Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. *Polish J Ecol* 63:233–246
- Valinger E, Fridman J (1997) Modelling probability of snow and wind damage in Scots pine stands using tree characteristics. *For Ecol Manage* 97:215–222
- Valinger E, Fridman J (2011) Factors affecting the probability of wind throw at stand level as a result of Gudrun winter storm in southern Sweden. *For Ecol Manage* 262:398–403
- Vanclay JK (1994) Modelling forest growth and yield. Applications to mixed tropical forests. CAB International, Oxon, p 312
- Vanclay JK, Skovsgaard JP (1997) Evaluating forest growth models. *Ecol Modell* 98:1–12
- von Oheimb G, Lang AC, Bruelheide H, Forrester DI, Wäsche I, Yu M, Härdtle W (2011) Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: the role of local neighborhood competition. *For Ecol Manage* 261:499–507
- Vospernik S, Monserud RA, Sterba H (2010) Do individual-tree growth models correctly represent height:diameter ratios of Norway spruce and Scots pine? *For Ecol Manage* 260:1735–1753
- Wallentin C, Nilsson U (2014) Storm and snow damage in a Norway spruce thinning experiment in southern Sweden. *Forestry* 87:229–238
- Wiklund K, Konôpka B, Nilsson LO (1995) Stem form and growth in *Picea abies* (L.) karst, in response to water and mineral nutrient availability. *Scand J For Res* 10:326–332
- Wonn HT, O'Hara KL (2001) Height: diameter ratios and stability relationships for four northern rocky mountain tree species. *West J Appl For* 16:87–94
- Yang YQ, Monserud RA, Huang SM (2004) An evaluation of diagnostic tests and their roles in validating forest biometric models. *Can J For Res* 34:619–629
- Zimmerman MH, Brown CL (1971) *Trees: structure and function*. Springer, New York, pp 336

## 6. Syntéza výsledků

V rámci předloženého souboru prezentovaných 6 publikovaných prací byly zjištěny cenné poznatky o: vztazích přírůstu a struktury porostů, vlivu spárkaté zvěře na přirozenou obnovu smrkojedlobukových porostů, změně prostorového rozmístění přirozených bukových porostů na výškovém gradientu, vysoké plasticitě korun buku lesního, vlivu horní etáže a mikroreliefu na přirozenou obnovu autochtonních bukových porostů, vlivu měsíčních teplot a srážek na radiální růst, modelování štíhlostního kvocientu a šířky korun smrku ztepilého a buku lesního i o dalších poznatcích o struktuře, vývoji a modelování lesních ekosystému.

Z konkrétních výsledků vyplývá, že prostorové rozmístění bukových porostů ve stadiu optima se s nadmořskou výškou mění od pravidelného rozmístění u květnatých bučin přes náhodné u acidofilních bučin až po agregované rozmístění bukových fragmentů, nacházejících se v ekotonu horní hranici lesa. Prostorové rozmístění silně ovlivňuje nejen nadmořská výška, ale také extrémní stanoviště, kde porosty ve stadiu optima mají shlukovitou prostorovou strukturu. Přirozená obnova buku je silně agregovaná, podobně jako dolní etáž porostu. Rozmístění stojícího a ležící odumřelého dřeva je náhodné. Horizontální struktura středů korun je vždy pravidelněji uspořádána než paty kmenů stromů a má ve většině případů pravidelnou distribuci. Na vysokou plasticitu korun buku také ukazuje signifikantně převládající směr vychýlení koruny po svahu. Z hlediska vlivu zvěře na přirozenou obnovu lze konstatovat že, škody okusem terminálního vrcholu jsou významným omezujícím faktorem pro výškový růst náletů a nárostů. Ve studované oblasti je na neoplocených TVP značně početně a druhově ochuzena fáze obnovy a počáteční stadium dorůstání. K největším škodám pak dochází u jedle bělokoré, jeřábu ptačího a javoru klenu. Ze studie vlivu mikroreliefu na přirozenou obnovu buku vyplývá, že nejvyšší průměrná výška byla zjištěna na šikmých částech svahu a sníženinách, naopak obnova nejhůře prosperuje na vyvýšeninách kvůli mělkému půdnímu profilu a zvýšené kamenitosti. Početnost přirozené obnovy je diferencována mnoha faktory: zápojem mateřského porostu, půdní kamenitostí, vegetačním pokryvem, hloubkou půdy a dalšími parametry. Ze zhodnocení vlivu klimatických faktorů na radiální růst stromu vyplývá, že se stoupající nadmořskou výškou klesá pozitivní vliv srážek a naopak stoupá vliv teploty, zejména pak ve vegetačním období současného roku. Z pohledu modelování lesa, prostorově explicitní modely oproti neexplicitním popisují větší variabilitu šířku koruny u smrku ztepilého a

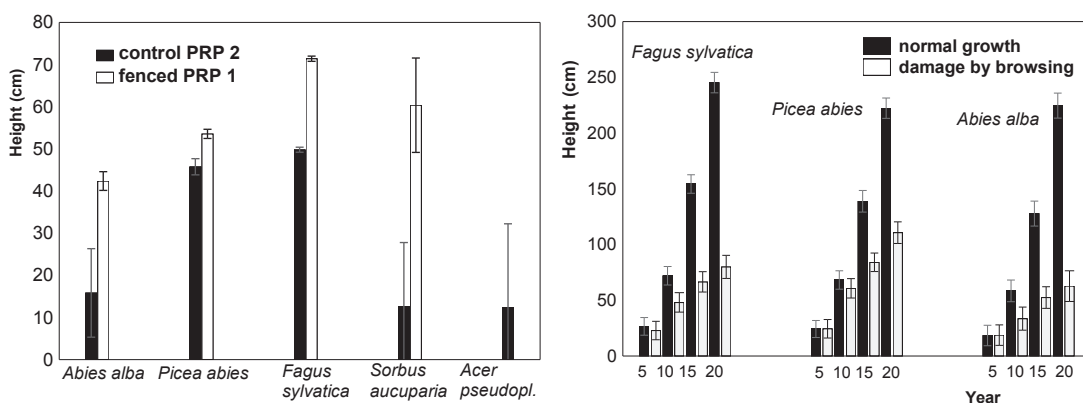
buku lesního a štíhlostního kvocientu u smrku ztepilého. Největší vysvětlující proměnou pro jednotlivé modely byla po DBH horní porostní výška. Mnoho dalších výsledků řešených v rámci disertační práce je prezentováno v předložených 6 publikacích. Syntéza výsledků dle tematických okruhů je uvedena v následujících třech kapitolách.

### **6.1. Obnova lesních porostů**

Řešení problematiky obnovy ve smíšených jedlosmrkobukových porostech v CHKO Orlické hory na svěžích stanovištích bylo zaměřeno především na vliv zvěře na parametry přirozené obnovy zastoupených dřevin (viz publikace 1).

Vliv zvěře na přirozenou obnovu a strukturu jedlosmrkobukových porostů byl zkoumán na oplocené (od r. 1985) TVP 1 a v těsné blízkosti situované neoplocené TVP 2 v CHKO Orlické hory v přírodní rezervaci Černý důl. Na oplocené TVP 1 počet jedinců v přepočtu na hektar byl následující: 28 680 buku, 9 412 smrku, 2 236 jedle, 92 jeřábu, tj. celkem 40 420 jedinců. Počet obnovy na neoplocené TVP 2 byl následující: 30 872 buku, 2 988 smrku, 104 jedle, 52 jeřábu a 24 klenu, tedy 34 040 ks.ha<sup>-1</sup> celkem. Normované stavy zvěře v Černém dole byly následující: 32 jelenů, 77 srnců a 16 prasat, avšak skutečné počty zvěře jsou vyšší: 51 jelenů, 45 srnců a 43 prasat na 1000 ha.

Při porovnání všech druhů dřevin byl nalezen statisticky významný rozdíl v průměrné výšce mezi dřevinami ( $F_{(1, 18\ 606)} = 1\ 609,0$   $P < 0,001$ ). Nejvíce patrný rozdíl byl u buku ( $F_{(1, 14\ 884)} = 2\ 437,0$   $P < 0,001$ ), u jeřábu ( $F_{(1, 32)} = 50,1$ ,  $P < 0,001$ ) a u jedle ( $F_{(1, 581)} = 33,2$ ,  $P < 0,001$ ) – (Obr. 9). Průměrná výška jedle dosahovala 42,4 cm  $\pm$  1,2 SE na TVP 1 a 15,8 cm  $\pm$  5,4 SE na TVP 2, kde poškození terminálu vrcholu okusem bylo pozorováno u 82 % všech stromků, zatímco u obnovy vyšší než 15 cm podíl okusu činil 100 %. U jeřábu byla průměrná výška v neoplocené části 12,6 cm  $\pm$  7,7 SE, v oplocence byla průměrná výška 60,4 cm  $\pm$  5,7 SE. Nejmenší rozdíl ve výškách obnovy byl zaznamenán u smrku s rozdílem 7,9 cm (53,3 cm  $\pm$  1,1 SE na TVP 1; 45,8 cm  $\pm$  1,4 SE na TVP 2). Při porovnání druhové diverzity, mezi těmito TVP nebyl nalezen rozdíl v druhové bohatosti, ale byl zjištěn signifikantní rozdíl v druhové heterogenitě a vyrovnanosti ( $F_{(1, 6)} = 12,6$ ,  $P < 0,05$ ).



Obr. 9: Průměrná výška jedinců obnovy jednotlivých dřevin na oplocené TVP 1 a neoplocené TVP 2 v PR Černý důl (vlevo) a vývoj běžného průměrného výškového růstu (*normal growth*) jednotlivých dřevin se sníženým růstem způsobeným okusem (*damage by browsing*) v NPR Trčkov (vpravo); chybové úsečky představují střední chybu průměru (SE).

Z porovnání vzorků pro výškový růst je patrné, že průměrná výška běžného růstu bez poškození byla významně vyšší než výška sníženého růstu způsobeného okusem jak u buku ( $F_{(1, 220)} = 68,4$ ,  $P < 0,001$ ), tak i u smrku ( $F_{(1, 236)} = 77,8$ ,  $P < 0,001$ ). V počáteční fázi obnovy (do 6 let,  $F_{(1, 14)} = 8,5$ ,  $P < 0,05$ , nebo do 8 let  $F_{(1, 14)} = 37,7$ ,  $P < 0,001$ ) studované dřeviny zde nebyly v podstatě poškozovány vysokou zvěří. Když však přesáhnou výšku bylinného patra, tak jsou pravidelně poškozovány okusem po mnoho let a jen výjimečně odrostly vlivu zvěře. Buk ve věku 26 let dosahoval v průměru výšky  $328 \text{ cm} \pm 15,4 \text{ SE}$ , pokud byl mimo dosah zvěře, ale při poškození okusem to bylo pouze  $88 \text{ cm} \pm 8,2 \text{ SE}$  výšky. Mnohem horší situace byla pozorována u jedle, jeřábu a javoru kleny (VACEK et al. 2014a).

Podobná situace byla pozorována i v NPR Trčkov (CHKO Orlické hory), vyplývající z porovnání průměrných hodnot vývoje běžného výškového přírůstu vzorníků v oplocence a sníženého okusem mimo oplocenku (Obr. 9). Nejvíce patrný rozdíl je zde u jedle a buku se statisticky významným rozdílem od 10 let ( $P < 0,001$ ). V juvenilním stadiu (cca do 9 let) nejsou sledované dřeviny zvěří v podstatě poškozovány. Naproti tomu jedle ve 20 letech na oplocené ploše měla průměrnou výšku  $220 \pm 14,1 \text{ SE cm}$ , ale při silném okusu zvěří jen  $63 \pm 6,4 \text{ SE cm}$ , tj. cca 28 % běžné výšky (VACEK et al. 2014b).

Tab. 5 dokumentuje škody způsobené zvěří u přirozené obnovy diferencovaně dle dřevin na neoplocené TVP 2 v PR Černý důl. Největší škody byly způsobeny na jeřábu

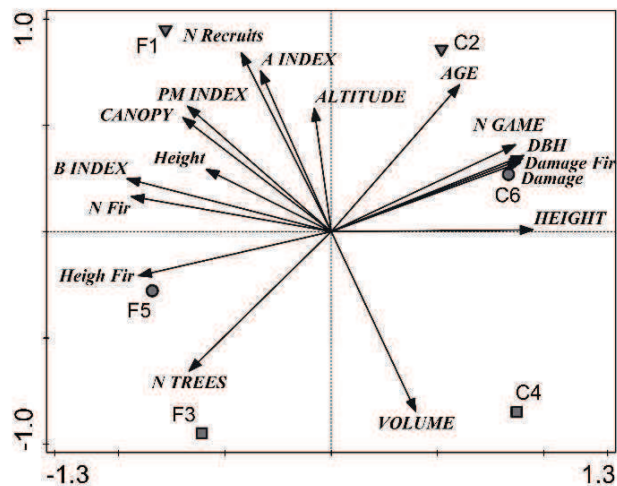


a jedli, buk byl poškozen v menší míře, nejmenší poškození bylo pozorováno u smrku. Přirozená obnova javoru klenu byla kompletně zničena okusem (VACEK et al. 2014a).

Tabulka 5: Škody okusem u přirozené obnovy na TVP 2 Černý důl diferencovaně dle dřevin.

Druh okusu		<i>Fagus sylvatica</i>		<i>Picea abies</i>		<i>Abies alba</i>		<i>Sorbus aucuparia</i>	
		ks.ha <sup>-1</sup>	%	ks.ha <sup>-1</sup>	%	ks.ha <sup>-1</sup>	%	ks.ha <sup>-1</sup>	%
Okus terminálního vrcholu	1×	8 372	27,12	356	11,91	22	21,15	8	15,38
	2-4×	6 737	21,82	217	7,26	26	25,00	17	32,69
	5+×	4 832	15,65	96	3,21	37	35,58	19	36,54
	celkově	19 941	64,59	669	22,39	85	81,73	44	84,62
Boční okus		13 945	45,17	416	13,92	81	77,88	31	59,62

Při celkovém porovnání 6 TVP v jedlosmrkobukových porostech v CHKO Orlické hory pomocí PCA analýzy je patrný rozdíl mezi 3 oplocenými (F – fenced; vlevo) a 3 neoplocenými (C – control; vpravo) plochami (Obr. 10). První čtyři ordinační osy ordinačního diagramu dohromady vysvětlují 97 % variability dat. První osa x prezentuje škody zvěří a parametry obnovy jedle, druhá osa y vertikální diverzitu a celkový počet obnovy. Kromě strukturálních a produkčních interakcí z diagramu vyplývá, že škody způsobené okusem byly pozitivně korelovány se stavem zvěře. Průměrná výška a počet přirozené obnovy jedle negativně korelovaly se stavem zvěře. Zvěř však nebyla hlavním limitujícím faktorem pro celkový počet jedinců přirozené obnovy zahrnující všechny dřeviny, ale negativně ovlivňovala její průměrnou výšku.

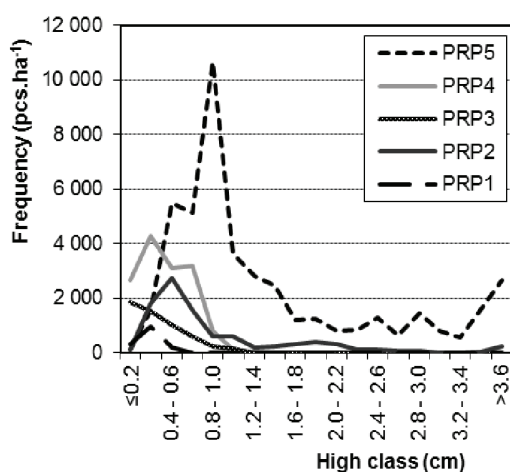


Obr. 10: Ordinační diagram ukazující výsledky PCA analýzy vztahu mezi stromovým patrem (*N TREES* – počet stromů, *DBH*, *HEIGHT* – výška, *AGE* – věk porostu,

*VOLUME* – zásoba, *CANOPY* – stupeň zápoje), stanovištěm (*ALTITUDE* – nadmořská výška), strukturálními indexy (viz. Metodika), přirozenou obnovou (*Height* – průměrná výška obnovy, *N Recruits* – počet jedinců přirozené obnovy, *Damage %* – poškození obnovy zvěří, *fir* – hodnoty u jedle) a zvěří (*N GAME* – počet kusů zvěře). Vysvětlivky: F – oplocené TVP, C – kontrolní neoplocené TVP; ▼ Černý důl, ● Trčkov 1, ■ Trčkov 2.

Řešení problematiky obnovy v porostech s dominantním bukem lesním v CHKO Broumovsko bylo zaměřeno především na vztah mikroreliefu a horní etáže na parametry přirozené obnovy zastoupených dřevin (viz publikace 2).

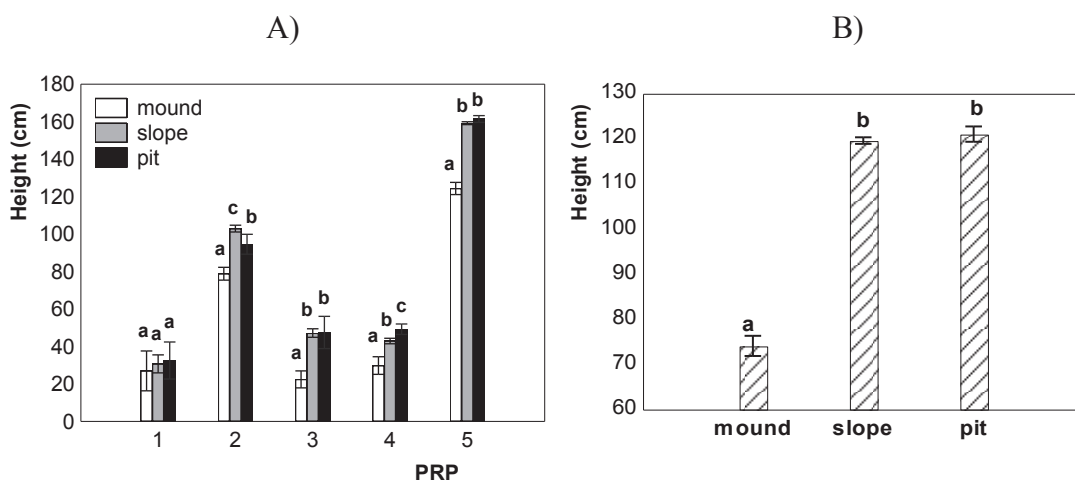
V porostech s převažujícím bukem lesním na TVP 1–5 v CHKO Broumovsko se průměrný počet přirozené obnovy do DBH < 4 cm pohyboval v průměru kolem hodnoty 15 000 ks.ha<sup>-1</sup>. Nejnižší počet byl zaznamenán na TVP 1 – 1 472 ks.ha<sup>-1</sup>, nejvyšší na TVP 5 – 44 888 ks.ha<sup>-1</sup>. Výrazně vyšší počet kusů obnovy a její diferenciace byly zaznamenány na plochách v počátečním stadiu rozpadu (TVP 3, 5), kde dochází k vytváření mezer v zápoji po odumírajících stromech, v porovnání s TVP ve stadiu optima (Obr. 11). Buk lesní byl v obnově převažující dřevinou (78,5–98,0 %). Poměrně hojně se také vyskytoval javor klen s podílem cca 20 % na TVP 2 a 4 (1 908 a 2 556 ks.ha<sup>-1</sup>). Velký podíl zaujímal i smrk ztepilý (0,2–8,2 %) a méně než 1 % jedle bělokorá, lípa srdčitá, jeřáb ptačí a jilm horský (VACEK et al. 2014c, 2015b).



Obr. 11: Distribuce výškových tříd přirozené obnovy na konkrétních TVP v NPR Broumovské stěny.

Obr. 12: dokumentuje průměrnou výšku přirozené obnovy diferencovaně dle TVP (A) a mikroreliefu (B). Statisticky významný rozdíl ve výšce byl zaznamenán na TVP 2 a

zejména na TVP 5 v počátečním stadiu rozpadu ( $P < 0,001$ ) ve srovnání s ostatními TVP. Nejvyšší průměrná výška jedinců obnovy byla na TVP 5 ( $148 \text{ cm} \pm 0,8 \text{ SE}$ ), která byla typická nízkým zápojem a nejpokročilejší fází obnovy, naopak nejnižší výška byla naměřena na TVP 1 ( $29,5 \text{ cm} \pm 4,6 \text{ SE}$ ) ve stadiu optima, kde z hlediska struktury byla zjištěna nejmenší celková diverzita porostu ( $B = 6,22$ ) a strukturální diferenciace ( $TM_h = 0,21$ ,  $TM_d = 0,36$ ), dosahující v některých případech pouze poloviční hodnoty strukturálních indexů oproti ostatním TVP. Porost na TVP 1 dosahoval také nejvyšších hodnot štihlостního kvocientu ( $88,5$ ) a běžného přírůstu ( $8,7 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$ ) – (VACEK et al. 2014c, 2015b).



Obr. 12: Průměrná výška přirozené obnovy diferencovaně dle TVP A) a typu mikroreliéfu B); statisticky významné rozdíly ( $P < 0.05$ ) mezi typy mikroreliéfu (*mound* – vyvýšenina, *slope* – šikmina, *pit* – sníženina) jsou označeny různými písmeny; chybové úsečky představují střední chybu průměru (SE).

Z hlediska vlivu mikroreliéfu na výšku přirozené obnovy se signifikantně vyšší jedinci obnovy nacházeli na šikminách a sníženinách při porovnání s vyvýšeninami ( $F_{(2, 18843)} = 191,8$ ,  $P < 0.001$ ). To je způsobeno vlivem vysokého obsahu skeletu a skalních výstupů na studovaných plochách. Na vyvýšeninách byla 2–5 krát tenčí vrstva půdy ve srovnání se sníženinami, kde se navíc vyskytovala silnější vrstva humusu. Při porovnání sníženin a šikmin nebyl nalezen žádný rozdíl v průměrné výšce jedinců ( $P = 0,44$ ). Průměrná výška obnovy na vyvýšeninách byla  $74,0 \text{ cm} \pm 2,2 \text{ SE}$ , na šikminách  $119,5 \text{ cm} \pm 0,7 \text{ SE}$  a ve sníženinách  $121,0 \text{ cm} \pm 1,7 \text{ SE}$  (Obr. 12). Nejvyšší jedinci byli nalezeni na TVP 5, zejména ve sníženinách ( $161,5 \text{ cm} \pm 1,8 \text{ SE}$ ), následovány TVP 2,

zvláště pak na šikminách ( $102,9 \text{ cm} \pm 1,8 \text{ SE}$ ). Nejnižší jedinci se nacházeli na TVP 3, zejména na vyvýšeninách ( $22,5 \text{ cm} \pm 4,5 \text{ SE}$ ), následovány TVP 1, opět na vyvýšeninách ( $27,0 \text{ cm} \pm 10,6 \text{ SE}$ ). Na většině ploch jedinci byli nejvyšší ve sníženinách a nejnižší na vyvýšeninách (Obr. 10). Na TVP 1 nebyly nalezeny žádné rozdíly ve výškách obnovy diferencovaně dle typu mikroreliefu ( $P > 0,05$ ; VACEK et al. 2015b).

Z hlediska prostorového rozmístění přirozená obnova byla silně agregovaná na všech TVP. Výsledky párové korelační analýzy ukázaly, že horní etáž má signifikantně negativní vliv ( $\alpha = 0,05$ ) na přirozenou obnovu při menších vzdálenostech ( $< 1,0 - 2,5 \text{ m}$ ), distribuce při větším rozestupu byla většinou náhodná, resp. nebyl zjištěn prostorový vztah (VACEK et al. 2015b). Podobná situace byla i na jiných plochách na Broumovsku (Kozínek), ale i v Krkonoších (Chojník a Łomniczka) a v Orlických horách (Trčkov, Pod Vrchmezím), kde horní etáž měla negativní vliv na obnovu ve vzdálenosti od paty kmene do  $0,8 - 4,2 \text{ m}$  od stromu. Naproti tomu v porostech pod výrazným vlivem vrcholového fenoménu a v ekotonu horní hranice lesa (Bukačka, Nad Benzinou) mělo stromové patro pozitivní vliv na rozmístění přirozené obnovy do vzdálenosti  $< 2,1 - 3,8 \text{ m}$ , lokálně zesílené hřížením buku.

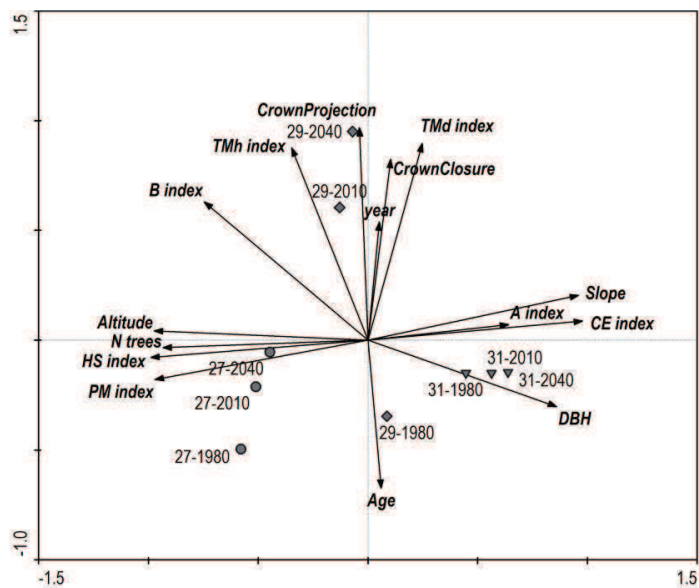
## **6.2. Struktura lesních porostů**

Řešení problematiky struktury autochtonních bukových porostů v oblasti Sudetské soustavy bylo zaměřeno především na dynamiku horizontální struktury a její změny ve výškovém gradientu květnatých a acidofilních bučin i bioskupin buku v ekotonu horní hranice lesa (viz publikace 3).

Dlouhodobé výsledky horizontální struktury bukových porostů na TVP (Obr. 13) na Rýchorách v KRNAP poukazují na skutečnost, že typ prostorového rozmístění jedinců stromového patra se během jejich vývoje podstatně nezmění od počátku sledování v roce 1980 až po predikci do r. 2040. Horizontální struktura bohaté květnaté bučiny s nejnižší nadmořskou výškou (TVP 31) byla většinou pravidelná až mírně náhodná, acidofilní horské bučiny (TVP 29) převážně náhodná a ve fragmentech bioskupin buku lesního v ekotonu horní hranice lesa byla silně agregovaná (TVP 27) – (VACEK et al. 2015a).

Historický vývoj TVP s predikcí na 30 let pomocí růstového simulátoru SIBYLA je znázorněn PCA analýzou ve formě ordinačního diagramu na Obr. 13. První čtyři osy

dohromady vysvětlují 98 % variabilitu sledovaných dat. První osa x prezentuje prostorové rozmístění a druhá osa y prezentuje dynamiku během 30 let od roku 1980 do roku 2010 s predikcí vývoje do r. 2040. HS a PM indexy navzájem pozitivně korelovaly s nadmořskou výškou a počtem stromů, resp. negativně s CE indexem a dosahovaly nejvyšších hodnot (shlukovitosti) u TVP 27. Plocha korunových projekcí byla pozitivně korelovaná se stupněm zápojem a v průběhu času se zvyšovala, zatímco průměrný věk porostu v té době klesal. Dynamika parametrů v průběhu 60 let byla výrazná především u TVP 29 – přechod ze stadia optima do počátečního stadia rozpadu. U této plochy došlo v průběhu dynamiky ke zvýšení tloušťkové ( $TM_d = 0,33 \rightarrow 0,47$ ) a výškové diferenciaci ( $TM_h = 0,22 \rightarrow 0,39$ ) a celkové diverzity porostu ( $B = 6,16 \rightarrow 8,36$ ). Naopak nejmenší hodnoty indexu celkové diverzity ( $B = 4,93$ ) a výškové diferenciaci ( $TM_h = 0,16$ ) byly a stále v průběhu sledovaného období klesaly u TVP 31, kde se porost nacházel ve vrcholném stadiu optima a tvořil téměř halovou výstavbu (VACEK et al. 2015a).

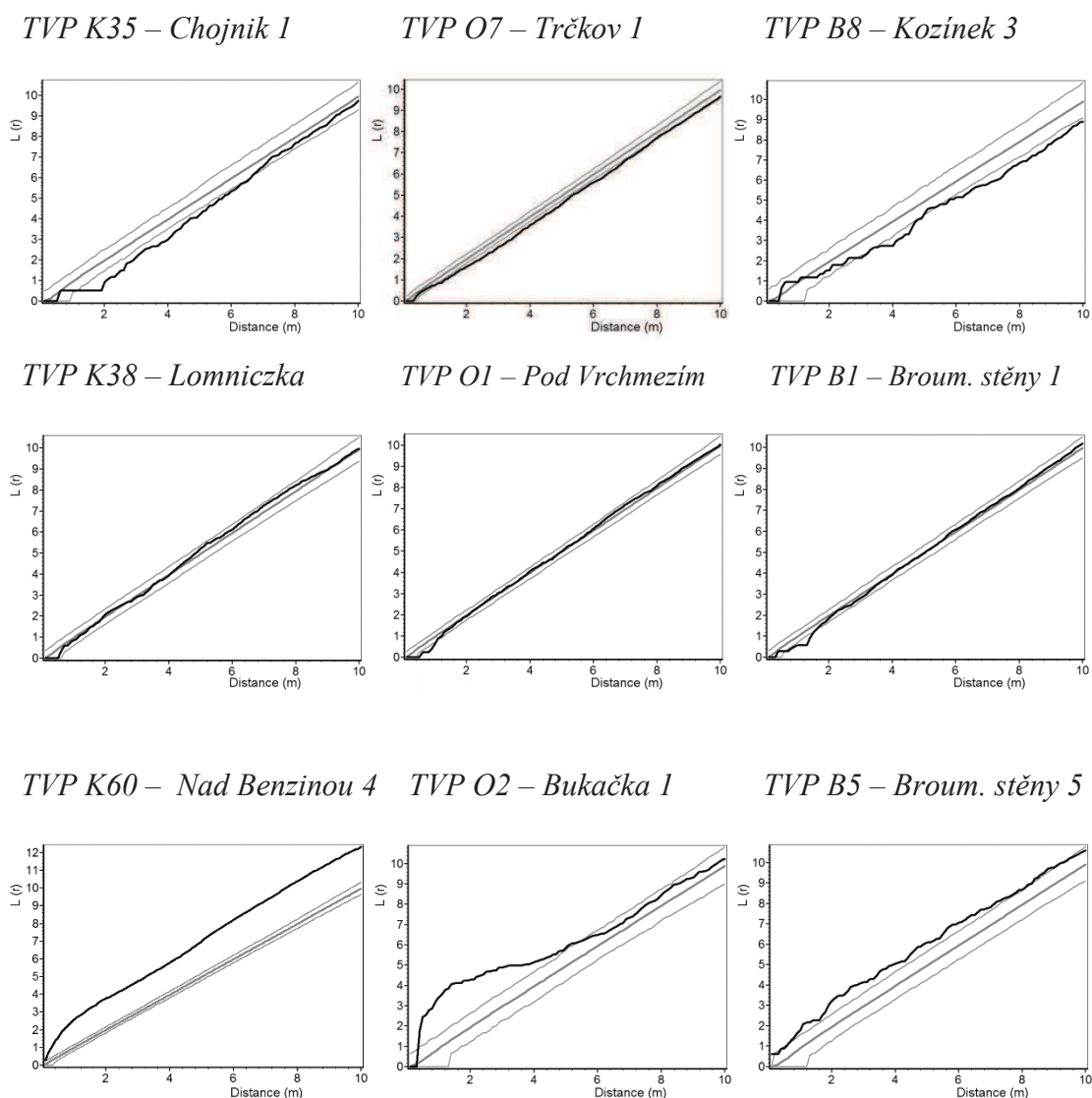


Obr. 13: Ordinační diagram ukazující výsledky PCA analýzy vztahu mezi počtem stromů (*N trees*), *DBH*, věkem porostu (*Age*), stupněm zápoje (*Crown closure*), plochou korunových projekcí (*Crown projection area*), nadmořskou výškou (*Altitude*), teplotou (*Temperature*), sklonem terénu (*Slope*), kamenitostí (*Stoniness*) a strukturálními indexy (viz. Metodika).

Z komplexního hlediska prostorového rozmístění stromového patra bukových porostů ve stadiu optima (věk porostů 95-175 let) v národních parcích Krkonoš (ČR,

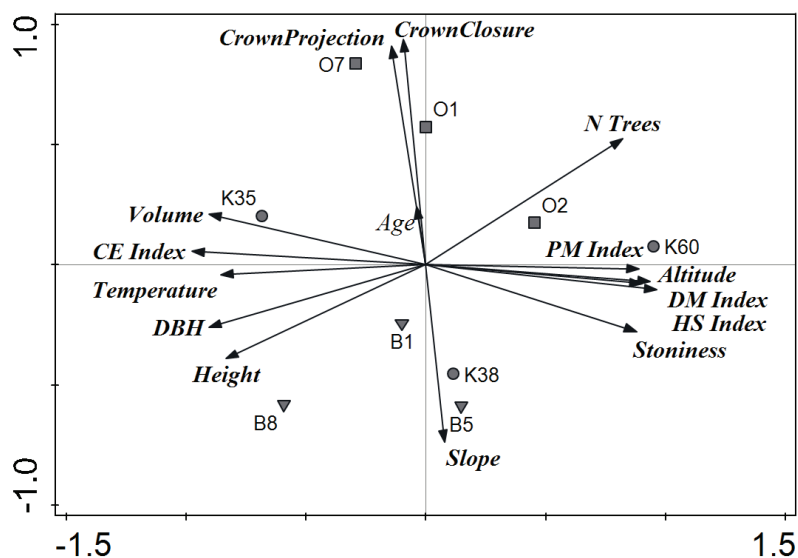
PL), CHKO Orlické hory a Broumovsko, v Krkonoších byly stromy ve stanovištně nepříznivější květnaté bučině (TVP K35 s nejnižší nadmořskou výškou) podle agregačních indexů rozmístěny převážně pravidelně (Obr. 14). Z podrobnější analýzy horní a dolní etáže vyplývá, že stromy úrovně a nadúrovně tvořily pravidelné rozmístění s inklinací k náhodnosti. Oproti tomu struktura zastíněných a vrůstavých stromů byla signifikantně ( $\alpha = 0,05$ ) agregovaná. Shodně podle všech strukturálních indexů a *L*-funkce byly jedinci stromového patra acidofilní bučiny na druhé ploše v Polsku (TVP K38) rozmístěny náhodně. Na nejvýše položené TVP (K60 – 1310 m n. m. s nejméně příznivými klimatickými a stanovištními podmínkami) byli jedinci stromového patra rozmístěni podle všech indexů a *L*- funkce shlukovitě (Obr. 14). Obdobné výsledky jako v Krkonoších byly zjištěny i v CHKO Orlické hory a CHKO Broumovsko. Nejnižše položené plochy v porovnávaných územích (TVP O7 a B8), charakteristické nevhodnějšími klimatickými a stanovištními podmínkami, se podle většiny indexů vyznačovaly pravidelným uspořádáním jedinců stromového patra. Stromy, nacházející se v acidofilních bučinách (TVP O1 a B1), byly rozmístěny náhodně. Na TVP (O2) situované na hřebenu (výrazně ovlivňované extrémním klimatem vrcholového fenoménu) a TVP (B5), nacházející se na prudkém skalnatém svahu s mělkým půdním profilem se značnou skeletovostí, bylo prostorové rozmístění stromů shlukovitě.

Při porovnání hodnot indexů středů horizontální projekce (těžišť) korun s kmeny stromů na všech TVP došlo k signifikantnímu posunu směrem k pravidelnosti ( $P < 0,001$ ). Například struktura stromů na některých TVP byla náhodná, přičemž rozmístění středů korun vykazovalo pravidelnou distribuci (K35). Rozmístění korun u TVP (K60) blízko horní hranice lesa bylo shlukovitě, ale byla zde menší shlukovitost než u kmenů. Na zbylých šesti TVP v CHKO Orlické hory a Broumovsko byly středy korun stromů oproti jejich kmenům též uspořádány pravidelněji, což ukazuje na vysokou plasticitu korun buku. Vychýlenost středu koruny od kmene dosahovala v průměru od 0,92 m na TVP O1 až po 2,32 m (s maximem 5,5 m) na TVP K60 v ekotonu horní hranice lesa. Z hlediska převládajícího směru vychýlení měl sklon signifikantní vliv na morfologii koruny ( $F_{(3, 32)} = 29,5$ ,  $P < 0,001$ ). Signifikantně převládající směr vychýlení koruny po svahu dosahoval 52,7 %, oproti podílu korun vychýlených do svahu 7,7 %, do prava 23,2 % a do leva 16,4 % z hlediska sklonu. Ze studie dalších TVP vyplývá, že zvyšující se sklon svahu měl pozitivní vliv na převládající směr vychýlení korun po svahu, přičemž velikost vychýlení středu korun od paty kmene závisela na nadmořské výšce.



Obr. 14: Prostorové rozmístění autochtonních porostů s dominantním bukem na TVP v Sudetské soustavě vyjádřené  $L$ -funkcí.

Výsledky PCA analýzy z 9 TVP v oblasti Sudet jsou reprezentovány formou ordinačního diagramu na Obr. 15. První čtyři ordinační osy dohromady vysvětlují 95 % variability dat. Kamenitost, nadmořská výška a hustota porostu byly společně pozitivně korelovány s agregačními indexy (negativně s CE indexem), zatímco tyto parametry byly negativně korelovány s teplotou, DBH, výškou a zásobou porostu. Ukazatelé zápoje byly pozitivně korelovány s věkem porostu, zatímco tyto parametry byly negativně korelovány se sklonitostí terénu. TVP s nejvyšší nadmořskou výškou (K60, O2) měly shlukovité prostorové uspořádání stromů, zatímco porosty inklinovaly k pravidelnosti ve stadiu optima v nejnižších nadmořských výškách (K35, B8).



Obr. 15: Ordinační diagram ukazující výsledky PCA analýzy vztahu mezi stromovým patrem (*N trees* – počet stromů, *DBH*, *Height* – výška, *Age* – věk porostu, *Volume* – zásoba, *Crown closure* – stupeň zápoje, *Crown projection area* – plocha korunových projekcí), stanovištními parametry (*Altitude* – nadmořská výška, *Temperature* – teplota, *Slope*– sklon terénu, *Stoniness* – kamenitost) a horizontálními indexy. Vysvětlivky: ● Krkonoše, ▼ Broumovsko, ■ Orlické hory

Z hlediska struktury odumřelého dřeva byly paty ležících kmenů na TVP distribuovány náhodně. Prostorové rozmístění stojícího dřeva bylo ve většině případů náhodné, pouze na TVP se silně agregovaným stromovým patrem bylo nevýrazně shlukovité, podobně jako u pahýlů menších dimenzí ( $DBH < 12 \text{ cm}$ ) – (VACEK et al. 2014c, 2015a, 2015d). Z hlediska objemu odumřelého dřeva v Krkonoších, Orlických horách a Broumovsku (vyjma rašelinných smrčín a porostů nad horní hranicí lesa), objem kolísal od  $41,1 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  ve smrkových porostech I. zóně KRNAP na lokalitě u Vosecké boudy, resp. od  $43,9 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  v bukových porostech ve stadiu optima v PR Broumovské stěny do  $241,6 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  ve smrkobukových porostech ve stadiu pokročilého rozpadu na lokalitě Bažinky, resp. do  $318,2 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  ve smrkových porostech po kůrovcové kalamitě na Strmé Stráni, též v I. zóně KRNAP. Naproti tomu zásoba živých stromů zkoumaných porostů byla v rozmezí od  $63 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  v podmáčených smrčínách v Krkonoších až po  $942 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  v květnatých bučinách na polské straně Krkonoš (Chojník). V průběhu 40 let dynamiky porostů objem odumřelého dřeva na některých lokalitách dosáhl až šesti násobku. U stojícího odumřelého dřeva obecně převládá 2. a



3. stupeň rozkladu, naopak u ležící odumřelého dřeva 4. a 5. stupeň. Z hlediska hlavních dřevin u smrku převládali počáteční stupně rozkladu, naopak u buku 4. a 5. stupeň dekompozice (KRÁL et al. 2015; VACEK et al. 2014c, 2015d).

Řešení problematiky struktury porostů s dominantní olší lepkavou, vzniklých kombinovanou obnovou na bývalých zemědělských půdách v Krkonoších a v Orlických horách, bylo zaměřeno především na růstové parametry, kvantitu a kvalitu produkce a biodiverzitu (viz publikace 4).

Počet živých stromů na TVP 41, 43 a 44 v Krkonoších a TVP Z2 v Orlických horách se pohyboval v rozmezí od 556 do 828 stromů.ha<sup>-1</sup> s indexem hustoty porostu 0,67–0,77. Stupeň zápoje byl  $0,85 \pm 0,05$  SE a plocha korunových projekcí  $1,43 \pm 0,14$  SE. Zásoba hroubí sdruženého porostu dosahovala 247–393 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>, z toho připadalo 209–384 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> na olší lepkavou, 35–46 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> na olší šedou (pouze na TVP 43 a 44) a zbývající podíl 2,1 – 12,1 % z celkové zásoby tvořily vtroušené dřeviny (smrk ztepilý, javor klen, jasan ztepilý, vrba jíva, bříza bělokorá, osika obecná, třešeň ptačí). Největší zásoba porostu byla zjištěna na PRP Z2 393 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> a nejnižší na PRP 41 – 247 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>. Celkově zásoba porostů na hladině významnosti 0,05 negativně korelovala se stoupající nadmořskou výškou ( $r = -0,95$ ). Celkový běžný přírůst kolísal v rozmezí 7,2–10,0 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>.rok<sup>-1</sup> a celkový průměrný přírůst 3,5–6,5 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>.rok<sup>-1</sup>.

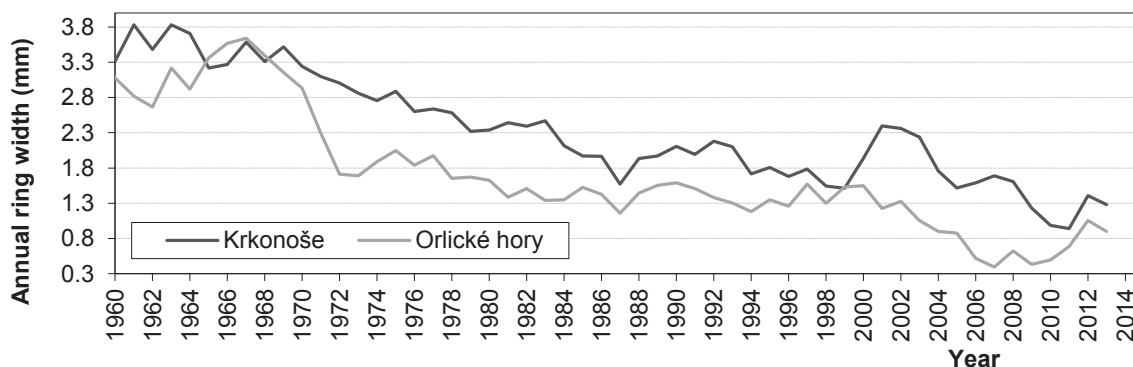
Z hodnocení růstu a průběhu kmenů vyplývá, že na TVP převládaly stromy s rovným průběžným kmenem (68 %). Jedinci se šikmým průběžným kmenem zaujímali 18 % z celkového počtu stromů. Z hlediska povrchu kmene výrazně dominovaly kmeny hladké (87 %). Stromy zdravé byly zastoupeny 84 %, tvrdá hniloba v oddenkových částech kmene byla zjištěna u 10 % jedinců a měkká u 6 %. V průměru 52 % stromů mělo velmi dobré čištění kmene od větví a 42 % jedinců má čištění kmene od větví dobré.

Vertikální struktura porostů s dominantní olší lepkavou byla málo rozrůzněná ( $A = 0,23–0,33$ ). Výšková i tloušťková diference struktury byla malá ( $TM_h = 0,06–0,16$ ,  $TM_d = 0,18–0,26$ ). Celková diverzita na TVP 41, 43 a 44 značila nerovnoměrnou výstavbu ( $B = 6,71–7,40$ ) a na TVP Z2 rovnoměrnou výstavbu ( $B = 4,73$ ). Podle zjišťovaných agregačních indexů byli jedinci stromového patra na TVP 41 rozmístěni shlukovitě a na TVP 43, 44 a Z2 náhodně až shlukovitě. Na TVP Z2 při rozestupu stromů od 3,6 m byli jedinci uspořádáni náhodně (do 3,6 m pravidelné rozmístění). Na

PRP 41 do vzdálenosti 2,2 m byla horizontální struktura jedinců náhodná, nad 2,2 m se jednalo o shlukovité uspořádání.

Jednotlivé stromy se v rámci jedné plochy příliš nelišily v rychlosti radiálního růstu, průměrná šířka letokruhu na TVP 41 dosahovala  $2,2 \text{ mm} \pm 1,5 \text{ SD}$ , na TVP 43  $2,3 \text{ mm} \pm 1,8 \text{ SD}$ , na TVP 44  $2,7 \text{ mm} \pm 1,6 \text{ SD}$  a TVP Z2  $2,2 \text{ mm} \pm 1,6 \text{ SD}$ . Ve věku 20 let průměrná DBH na nejvýše položené TVP 41 byla 11,3 cm, tedy přírůst byl  $4,6 \text{ mm} \pm 2,5 \text{ SD}$  za rok, v 50 letech byla už tloušťka 21,5 cm, tedy přírůst  $3,3 \text{ mm} \pm 1,0 \text{ SD}$  za rok. Oproti tomu na nejnižše položené TVP Z2 tloušťkový přírůst ve věku 20 let dosahoval  $6,4 \text{ mm}$  za rok  $\pm 2,1 \text{ SD}$ , v 50 letech  $2,8 \text{ mm}$  za rok  $\pm 1,3 \text{ SD}$ . Nejrychleji v mládí rostly stromy na TVP Z2 v Orlických horách, v Krkonoších byla rychlost růstu byla nejnižší na TVP 41 a nejvyšší na TVP 44, která se nachází o 105 m n. m. níže.

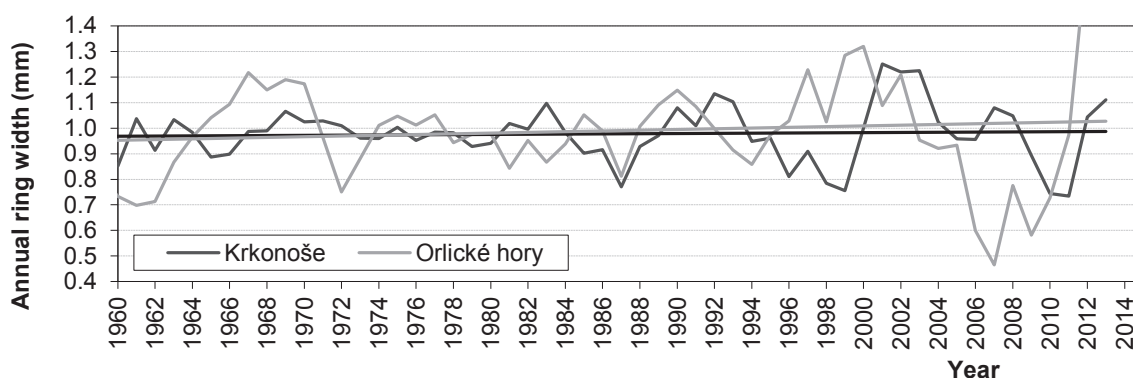
Z regionálních standardních letokruhových chronologií (synchronizace t-testu  $\geq 3,2$ ) v letech 1960–2013 je patrný odlišný vývoj v olšínách v Krkonoších a v Orlických horách (Obr. 16). Letopočty s nízkým radiálním přírůstem byly v Krkonoších potvrzeny analýzou významných negativních let – 1987, 1996, 2010 a 2011. V Orlických horách to byly roky 1972 a 2005–2010 (Obr. 17), které byly typické zejména extrémně suchou a mrazivou zimou nebo vysokými teplotami v létě (VACEK et al. 2016).



Obr. 16: Průměrné letokruhové křivky olše lepkavé v Krkonoších a v Orlických horách.

Korelace tloušťkového přírůstu olše v letech 1976–2011 vykazovala v Krkonoších kladné statisticky průkazné korelace s teplotou v lednu, březnu, květnu a v srpnu aktuálního roku ( $r= 0,41, 0,36, 0,43$  a  $0,51$ ). Dále byla zjištěna záporná statisticky průkazná korelace s úhrnem srážek v květnu předcházejícího roku ( $r= -0,36$ ). V Orlických horách byly kladné statisticky průkazné korelace se srážkami zjištěny v červnu a v srpnu předcházejícího roku ( $r= 0,35$  a  $0,41$ ) a v únoru aktuálního roku ( $r=$

0,36). Závislost radiálního růstu na teplotě zde nebyla statisticky prokázána (VACEK et al. 2016).



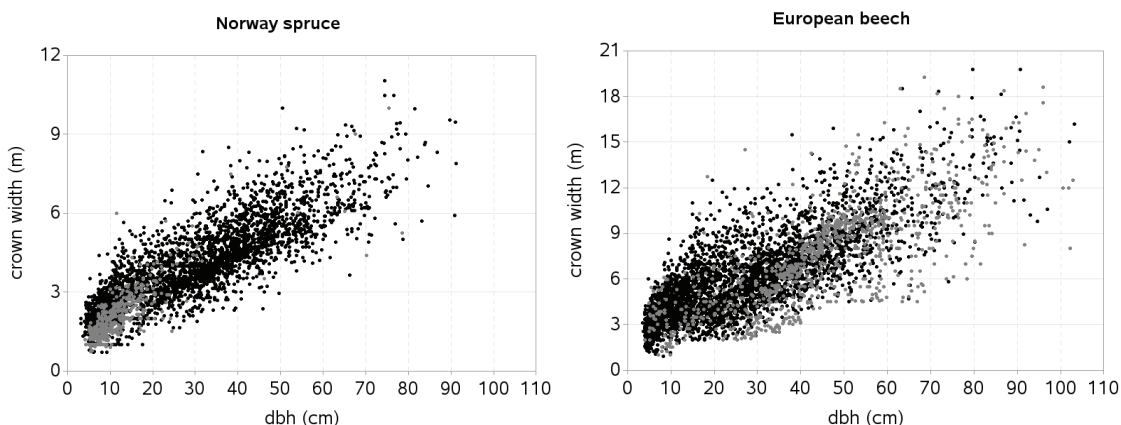
Obr. 17: Průměrný přírůst letokruhů za celou monitorovanou oblast olšin v Krkonoších a v Orlických horách po odstranění věkového trendu v programu Arstan.

Při studiích vlivu klimatických faktorů na smrk ztepilý bylo zjištěno, jako u olše, že se stoupající nadmořskou výškou klesá pozitivní vliv srážek a naopak stoupá vliv teploty. Konkrétně, největší pozitivní vliv na tloušťkový přírůst smrku v horských oblastech měly teploty v červnu, červenci a srpnu aktuálního roku (KRÁL et al. 2015; VACEK et al. 2015c).

### 6.3. Modelování lesních porostů

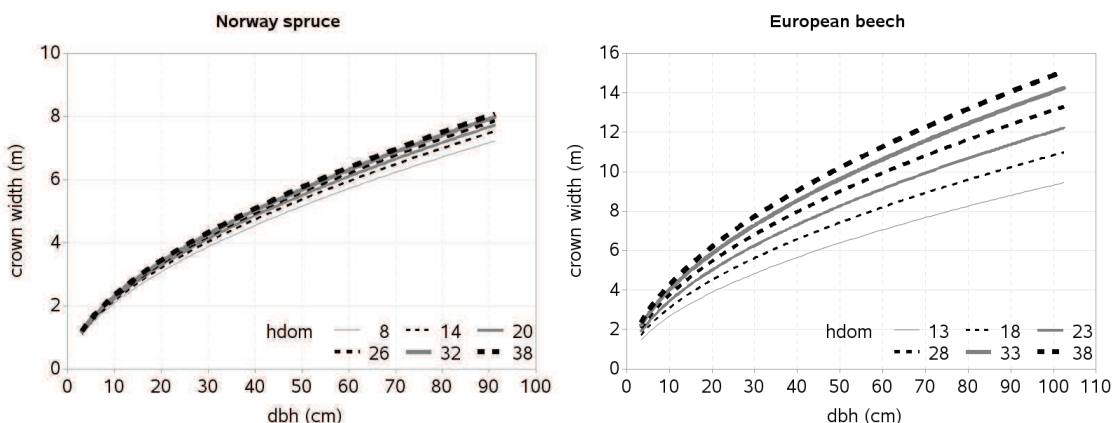
Řešení problematiky modelování lesních porostů na TVP v různých oblastech ČR, s těžištěm v Sudetské soustavě, bylo zaměřeno na tvorbu modelů šířky korun stromů smrku ztepilého a buku lesního (viz publikace 5). Modelování vycházelo z naměřených dat ze 40 nesmíšených a 60 smíšených porostů (celkově 40 TVP s dominantním smrkem a 58 TVP s bukem).

Z hlediska přesnosti a nadměrné parametrizace byly vybrány pouze ty stromy (3888 pro smrk a 4584 pro buk) a proměnné, které signifikantně přispěly k tvorbě modelů šířky koruny (Obr. 18). Mezi nejvýznamnější prognostické proměnné patřila horní výška (Obr. 19), štíhlostní kvocient, poměr výšky a nasazení živé koruny a celková DBH všech stromů na TVP.



Obr. 18: Vztah šířky koruny a výšky diferencovaně dle hustoty porostu (husté porosty – černé tečky; řídké porosty – šedé tečky) pro smrk ztepilý a buk lesní.

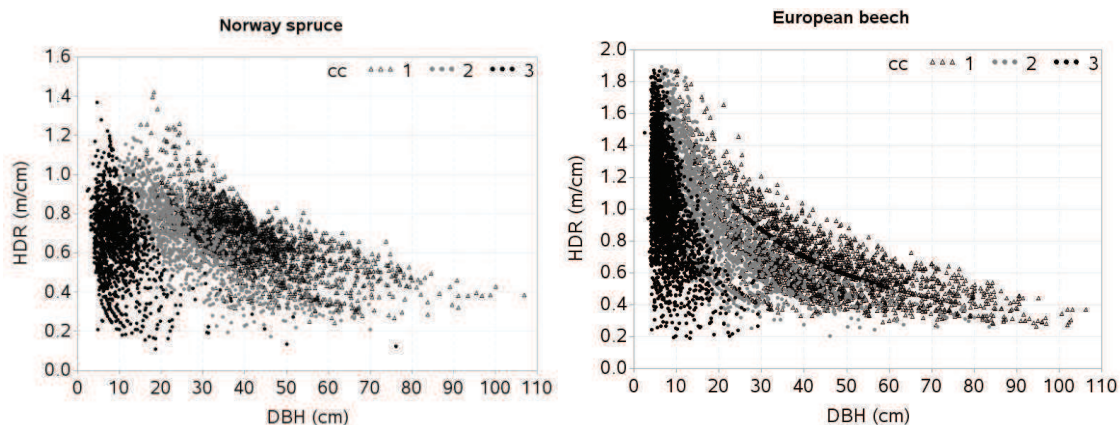
Šířka koruny se zvětšovala s rostoucí horní výškou, ale klesala se zvyšujícím se štíhlostním kvocientem, poměrem výšky a nasazení koruny a konkurencí mezi stromy uvnitř daných porostů. Průměrná šířka koruny dosahovala u smrku  $3,8 \text{ m} \pm 1,6 \text{ SD}$  (maximálně 11,0 m) a u buku  $6,2 \text{ m} \pm 3,0 \text{ SD}$  (maximálně 19,8 m). Prostorově explicitní (za použití Hegyiho indexu) i neexplicitní modely popsaly relativně velkou část variability jak pro smrk ztepilý ( $R^2 = 0,76 - 0,78$ ), tak i pro buk lesní ( $R^2 = 0,70 - 0,73$ ) bez významných residuálních trendů. Všechny modely pro smrk charakterizovaly podstatně větší část variability šířky koruny než u buku. Pro obě dřeviny prostorově explicitní modely vykazovaly větší vliv na šířku koruny. Z toho vyplývá, že prostorově explicitní modely jsou vhodnější pro popis růstové dynamiky stromu, než prostorově neexplicitní modely. Největší vysvětlující proměnou po DBH byl štíhlostní kvocient pro smrk a horní výška pro buk (SHARMA et al. 2016a).



Obr. 19: Závislost šířky koruny na výčetní tloušťce diferencovaně dle horní výšky pro smrk ztepilý a buk lesní.

Řešení problematiky modelování lesních porostů na 100 TVP v různých oblastech ČR s těžištěm v oblasti Sudetské soustavy bylo zaměřeno dále na tvorbu modelů štíhlostního kvocientů stromů smrku ztepilého a buku lesního (viz publikace 6).

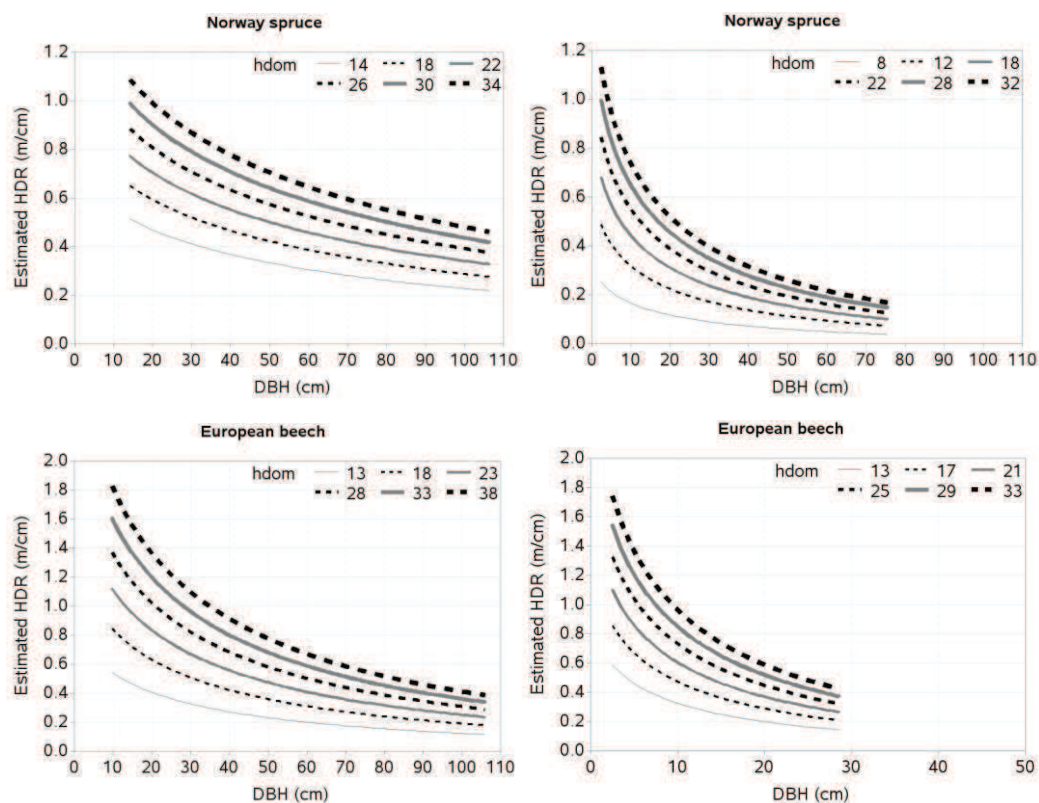
Pro modelování štíhlostního kvocientu bylo vyselektováno 4483 jedinců smrku a 7000 jedinců buku. Modelování variability štíhlostního kvocientu bylo rozčleněno dle stromových tříd (Obr. 20) podle IUFRO klasifikace. Z hlediska proměnných byly kromě DBH použity další signifikantní vysvětlující parametry jako horní výška (Obr. 21), horní výčetní tloušťka, kvadratický průměr DBH pro prostorově neexplicitní modely a Hegyiho index pro prostorově explicitní konkurenční modely.



Obr. 20: Vztah štíhlostního kvocientu a tloušťky diferencovaně dle stromových tříd (CC1 – horní, CC2 – střední, CC3 – spodní vrstva) pro smrk ztepilý a buk lesní.

Štíhlostní kvocient se zvětšoval s rostoucí horní výškou a konkurenčním indexem, naopak měl klesající tendenci s rostoucí horní tloušťkou a kvadratickým průměrem DBH. Z toho vyplývá, že bonita stanoviště a hustota porostu měla významný vliv na štíhlostní kvocient. Průměrná hodnota štíhlostního kvocientu dosahovala u smrku  $73 \pm 22$  SD (rozmezí 12–143) a u buku  $89 \pm 27$  SD (rozmezí 18–191). Oba modely, jak prostorově explicitní, tak i prostorově neexplicitní modely, popsaly velkou část variability štíhlostního kvocientu bez významných residuálních trendů. Koefficient determinace pro smrk ztepilý dosahoval  $R^2 = 0,66$  a pro buk lesní  $R^2 = 0,72$ . Na rozdíl od buku prostorově explicitní modely pro smrk poněkud lépe popsaly variabilitu štíhlostního kvocientu při porovnání s prostorově neexplicitními modely. Po DBH a horní výšce byly nejdůležitějšími vysvětlujícími proměnnými pro obě dřeviny horní výčetní tloušťka, následovaná kvadratickým průměrem DBH a konkurenčním indexem.

Vzhledem k velmi malým rozdílům mezi oběma typy uvedených modelů jsou pro predikci štíhlostního kvocientu doporučeny neexplicitní modely, protože výpočet zahrnující konkurenční index je mnohem početně složitější a zahrnuje také časovou náročnost sběru dat v terénu (prostorové rozmístění stromů) – (SHARMA et al. 2016b).



Obr. 21: Závislost štíhlostního kvocientu na výčetní tloušťce diferencovaně dle horní výšky pro smrk ztepilý a buk lesní pro horní stromovou vrstvu (vlevo) a spodní stromovou vrstvu (vpravo).

## 7. Diskuze

### 7.1. Obnova lesních porostů

Řešení problematiky obnovy ve smíšených jedlosmrkobukových porostech bylo zaměřeno především na vliv zvěře na parametry přirozené obnovy zastoupených dřevin, zejména s akcentem na jedli bělokorou (viz publikace 1).

Z historických dokladů vyplývá, že studované smrkjedlobukové porosty v CHKO Orlické hory byly v průběhu 16. až 18. století ovlivňovány pastvou dobytka (cf. VACEK, MOUCHA et al. 2012), což mohlo mít vliv na snížení podílu stínomilných a zejména pak listnatých dřevin a na udržování některých světlomilných druhů (cf. HEINKEN,

RAUDNITSCHKA 2002). Při inventarizaci lesa v zájmovém území PR Černý důl v roce 1983 vyplývá, že přirozená obnova byla řídká a nepřesahovala 40 cm (VACEK et al. 2014a). V současnosti na neoplocených plochách jsou přirozená obnova a juvenilní fáze porostu silně ovlivňovány spárkatou zvěří.

Přirozená obnova na ploše chráněné oplocením v PR Černý důl dosahovala 40 420 ks.ha<sup>-1</sup>, resp. o 16 % více než na neoplocené TVP, kde byl největší rozdíl v počtech u jedle bělokoré (95% redukce) a u jeřábu ptačího (43% redukce). Významný tlak zvěře tak negativně působí na druhové složení těchto cenných autochtonních porostů (VACEK et al. 2014a). Snižující podíl jedle působený spárkatou zvěří byl pozorován též v přírodě blízkých smíšených porostech v Bosně a Hercegovině, kde ve výškovém rozpětí 10–100 cm došlo k 67% poklesu u jedle, u buku pouze k 17% a u smrku k 10% (BOTTERO et al. 2011). K podobným poznatkům o škodách spárkatou zvěří na přirozené obnově ve srovnatelných smíšených porostech v Krkonoších dospěli VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. (2009). Ze studie smrkojedlobukových porostů ve Slovinských Alpách vyplývá, že za posledních 54 let došlo k poklesu podílu jedle o 13 % ve prospěch buku, u smrku byl podíl víceméně konstantní (FIRM et al. 2009). JAWORSKI et al. (2002), kteří se zabývají výzkumem této problematiky v Západních Karpatech v Polsku, také potvrzují klesající zastoupení jedle destruktivním vlivem spárkaté zvěře v rozmezí 4–15 %, a to především ve prospěch buku. Patrný úbytek jedle ve smíšených porostech byl zaznamenán i na Slovensku, kde je taktéž nahrazována především bukem lesním (ŠTEFANČÍK 2006). Rovněž SANIGA et al. (2013) konstatují prosazování buku lesního v přírodním lese v NPR Skalná Alpa.

Jedle v PR Černý důl byla zastoupena téměř výhradně jen v silných tloušťkových třídách a při následném odumření těchto jedinců nedocházelo k dorůstání nových exemplářů a z toho zákonitě plyne snižování podílu jedle v těchto porostech. Též VRŠKA et al. (2009) z bukojedlových porostů po celých Karpatech (CZ, SK, UA) dokládají snižující se podíl jedle bělokoré v rozsáhlých lesních rezervacích. Např. v Mionši došlo k poklesu v zastoupení jedle o 80 % za 47 let a na Salajce o 40 % za 20 let (VRŠKA et al. 2009).

Též ze studie ve smíšených porostech ve Slovinsku vyplývá postupné stárnutí populace jedle spolu s nedostatečným dorůstáním mladých jedlí vlivem silného tlaku zvěře (KLOPCIC et al. 2010). K největšímu poškození až eliminaci jedlového zmlazení zvěří docházelo ve výškových třídách od 20 do 50 cm a vyšší zmlazení se zde již v důsledku okusu nevyskytovalo. Na oplocené lokalitě (před 35 lety) byla hustota

přirozené obnovy jedle 4,8krát vyšší než v neoplocené části (KLOPCIC et al. 2010). V PR Černý důl tento rozdíl byl ještě výraznější (v oplocence byl podíl zmlazení jedle 21,5krát vyšší). DIACI et al. (2010) upozorňují, že úbytek jedle ve Slovinsku není působen pouze devastací přirozené obnovy býložravci, ale také znečištěním ovzduší (emisemi SO<sub>2</sub>), na které je jedle relativně citlivá. Obdobné poznatky o vlivu znečištění ovzduší na zdravotní stav a ústup porostů jedle bělokoré v Krkonoších uvádějí též VACEK et al. (2007).

Podobná situace byla zjištěna i NPR Trčkov v CHKO Orlické hory. Na oplocené TVP (od r. 1989) se nacházelo 928 stromů.ha<sup>-1</sup>, na neoplocené TVP o 408 stromů.ha<sup>-1</sup> méně. Porost na neoplocené TVP byl značně ochuzen o počáteční stadium dorůstání (VACEK et al. 2014b). Zcela zde v juvenilních stádiích chyběla jedle i jeřáb, jež spárkatá zvěř výrazně potravně upřednostňuje, podobně tomu bylo i v jiných studiích (SENN, SUTER 2002; MOTTA 2003). U nárostu (h ≥ 50 cm) se na neoplocené TVP nacházelo celkem 1 852 ks.ha<sup>-1</sup>, což bylo téměř 3krát méně než na oplocené ploše. Obnovy ≥ 150 cm na oplocené ploše převyšovala ostatní třídy 6–20krát ve srovnání s neoplocenou TVP. Nejvíce byly opět poškozovány jedle a jeřáb, přičemž žádný jedinec zde nepřesahoval výšku 110 cm. Podobně tomu bylo i v Italských Alpách, kde se jeřáb ve výškové třídě 100–160 cm vlivem okusu téměř nevyskytoval, ale smrk byl ve výškovém rozmezí 10–150 cm poškozován pouze u 10–16 % jedinců (MOTTA 2003). Ve smíšených horských lesích v Bavorsku také okusem nejsilněji trpěly jedle a buk, smrk jím byl ovlivněn méně (AMMER 1996).

Pro shrnutí této problematiky lze konstatovat, že škody okusem terminálního vrcholu jsou významným omezujícím faktorem pro výškový růst náletů a nárostů. Spárkatá zvěř tak výrazně snižuje vertikální vývoj zmlazení, což mnohdy vede k jeho udržování po desetiletí v neproduktivním stavu a v kritické výšce neustále ohrožované okusem. Zvěř však není hlavním limitujícím faktorem pro celkový počet jedinců přirozené obnovy zahrnující všechny dřeviny, ale negativně ovlivňuje jejich průměrnou výšku a zastoupení jednotlivých dřevin. Zkoumané bohatě strukturované porosty jsou na neoplocené ploše početně a druhově ochuzeny, zejména o jedli a jeřáb, o fázi obnovy a počáteční stadium dorůstání. Pro ochranu těchto cenných porostů je nezbytné přistoupit k redukci spárkaté zvěře na úroveň ekologicky únosných škod, nebo přirozené zmlazení dlouhodobě chránit účinným oplocením (VACEK et al. 2014a, 2014b, 2015e).



Řešení problematiky obnovy v porostech s dominantním bukem lesním v CHKO Broumovsko bylo zaměřeno především na studium vlivu mikroreliefu na parametry přirozené obnovy zastoupených dřevin, zejména buku lesního, ve vazbě ke stromovému patru (viz publikace 2).

Úspěšnost přirozené obnovy záleží především na její početnosti, resp. na přežívání semenáčků. KORPEL (1978) v přirozených bukových porostech v nadmořské výšce 600–760 m zjistil počet biologicky zabezpečených semenáčků (3letých a starších), a to v průměru kolem 25 000 ks.ha<sup>-1</sup>. Pro obnovní zabezpečení v daných podmínkách předpokládal minimální počet semenáčků 20 000 ks.ha<sup>-1</sup>. Na sledovaných plochách v CHKO Broumovsko byl průměrný počet přirozené obnovy okolo 15 000 ks.ha<sup>-1</sup> (VACEK et al. 2015b). Obdobné počty přirozené obnovy v jedlobučinách v jihovýchodním Slovinsku dokládají NAGEL et al. (2006), a to v rozmezí 11 654 – 14 615 ks.ha<sup>-1</sup>. Mírně nižší počty zmlazení z acidofilních a mezofilních bučin byly sledovány v severovýchodním Německu (OHEIMB et al. 2005). Průměrná denzita přirozené obnovy zde byla v rozmezí od 3 202 do 9 408 ks.ha<sup>-1</sup>. Podstatně vyšší počty přirozené obnovy v rozmezí 19 259–29 844 ks.ha<sup>-1</sup> byly zjištěny v přirozených bučinách v Albánii (MEYER et al. 2002). KORPEL (1989) pro vybrané objekty pralesového charakteru 4. lesního vegetačního stupně na Slovensku (Vihorlatský Kyjov, Rožok a Havešová) uvádí počet jedinců v podrostu od 11 674 do 21 345 ks.ha<sup>-1</sup>. Ještě větší rozmezí (9 020–75 778 ks.ha<sup>-1</sup>) přirozené obnovy ve Voděradských bučinách uvádějí BÍLEK et al. (2014).

Výrazně větší druhová a prostorová diverzita včetně výškových četností byla zaznamenána v porostech v počátečním stadiu rozpadu ve srovnání s porosty ve stadiu optima. Jednoznačně více přirozené obnovy se nacházelo ve světlinách než v uzavřeném zápoji. Celkový počet přirozené obnovy byl negativně korelován se stupněm zápoje horní etáže (VACEK et al. 2015b), podobně to uvádějí i další studie (OLESEN, MADSEN 2008; SEFIDI et al. 2011; BÍLEK et al. 2014). Růst přirozené obnovy buku, jako stínomilné dřeviny, pozitivně ovlivňují mezery v porostním zápoji (SZWAGRZYK et al. 2001). Nicméně, vztah mezi zápojem mateřského porostu a hustotou přirozené obnovy může být poměrně variabilní a může se značně měnit v závislosti na okolní konkurenci (COLLET, LE MOGUEDEC 2007).

Naše výsledky také ukázaly, že mikrostanovištní podmínky – mikrorelief, bylinná vegetace, mechové patro či hrabanka významně ovlivňují počet a výškový růst přirozené obnovy, a to podobně jak uvádějí i další studie (DIACI 1997; HUNZIKER,

BRANG 2005; KATHKE, BRUELHEIDE 2010). Z hlediska mikroreliefu byli průkazně vyšší jedinci obnovy zjištěni ve sníženinách a šikminách oproti vyvýšeninám. Na studovaných TVP v CHKO Broumovsko je to dáno velmi značnou skeletovitostí půd s četnými skalními výchozy. Na vyvýšeninách se nacházela až 5krát tenčí vrstva půdy ve srovnání se sníženinami, kde se navíc vyskytovala silnější vrstva humusu (VACEK et al. 2015b). Nedostatek půdy, nízká půdní vlhkost, půdní eroze a náchylnost k mrazu a vysychání negativně ovlivňuje růst obnovy na vyvýšeninách (VODDE et al. 2010; WAGNER et al. 2010). Výška obnovy pozitivně korelovala s hloubkou půdy, protože hlubší půdy byly živinově bohatší a vhodné pro růst v bučinách, podobné výsledky vyplývají též ze studií MADSEN, LARSEN (1997) a DIACI et al. (2005). Pokud jde o vliv okolní vegetace na výškový růst obnovy, který probíhal na 10 TVP v Krkonoších, nejnižší průměrné výšky byly naměřeny na mikrostanovišti s dominancí *Avenella flexuosa*, kde byla obnova až 3krát nižší při porovnání s ostatními typy stanovišť. Na lokalitách s dominancí *A. flexuosa* byly zjištěny velmi chudé půdy s mělkým půdním profilem. Velmi nízká průměrná výška jedinců byla zjištěna v *Calamagrostis villosa*, kde obnova byla limitována silnou konkurencí trsů této trávy. Při porovnání s přírodě blízkými lesy ve středních Čechách, stejný rod *Calamagrostis* (*C. epigejos*) zvyšoval významně konkurenci pro přirozenou obnovu, zejména v porostních mezerách (BÍLEK et al. 2014). V Krkonoších byla nejvyšší výška jedinců zjištěna na hrabance bez konkurence okolní vegetace a následně při výskytu *Galium odoratum*. I další studie ze stejné oblasti uvádějí variabilitu množství přirozeného zmlazení buku diferencovaně podle topografie a pokryvu bylinného i mechového patra (cf. VACEK, MATĚJKA 2003).

Z hlediska prostorového rozmístění přirozená obnova byla silně agregovaná na všech TVP, stejně jako v jiných studiích přirozené obnovy *Fagus sylvatica* v celé Evropě (ROZAS 2003; NAGEL et al. 2006; PALUCH 2007; SZEWCZYK, SZWAGRZYK 2010; VACEK et al. 2010, 2015a). Srovnatelné poznatky o agregovaném rozmístění přirozené obnovy byly zjištěny i ze smrkojedlobukových porostů v Orlických (VACEK et al. 2013b, 2014a, 2014b). K obdobným výsledkům ze smíšených lesů Boubínského pralesa dospěli ŠEBKOVÁ et al. (2011) a ze smíšených jedlových porostů v západních Karpatech JANIK et al. (2013). Z výsledků prostorových analýz také vyplývá, že horní etáž měla negativní vliv na přirozenou obnovu při menších vzdálenostech (< 1,0–2,5 m), distribuce při větším rozestupu byla většinou náhodná, resp. nebyl zjištěn prostorový vztah (VACEK et al. 2015b). Podobná situace byla zjištěna i na jiných lokalitách na Broumovsku, ale i v Krkonoších a v Orlických horách na TVP s příznivými porostními

podmínkami. Naproti tomu v porostech pod výrazným vlivem vrcholového fenoménu a v ekotonu horní hranice lesa mělo stromové patro pozitivní vliv na rozmístění přirozené obnovy do vzdálenosti < 2,1–3,8 m od kmene, které bylo lokálně zesílené hřížením buku (cf. VACEK, HECJMAN 2012).

## **7.2. Struktura lesních porostů**

Řešení problematiky struktury autochtonních bukových porostů v Krkonoších, v Orlických horách a v Sudetském mezihoří bylo zaměřeno především na změny horizontální struktury ve výškovém gradientu květnatých a acidofilních bučin i bioskupin buku v ekotonu horní hranice lesa (viz publikace 3). V porostech ponechaných samovolnému vývoji má detailní znalost horizontální struktury značný význam nejen pro potřeby diferencované tvorby přírodě blízkého managementu lesních ekosystémů (ZAHRADNÍK et al. 2010), ale i pro stanovení stupňů přirozenosti lesních porostů a parametrů jejich dynamiky v rámci malého vývojového cyklu lesa (VACEK, LEPŠ 1996; MORAVČÍK et al. 2010).

Správné porozumění prostorového uspořádání nejen horní etáže (PRETZSCH 2006; ZAHRADNÍK et al. 2010; RUGANI et al. 2013; VACEK et al. 2010a, 2015a) a přirozené obnovy (NAGEL 2006; SZEWCZYK, SZWAGRZYK 2010; VACEK et al. 2010b, 2014a, 2015a), ale i odumřelého dřeva (ROUVINEN, KOUKI 2002; AMANZADEH 2013; VACEK et al. 2015d) je základním klíčem pro management s cílem napodobit dynamiku přírodních lesů. Pro objektivní posouzení horizontální struktury nestačí pouze studie zápoje, zakmenění a hustoty porostu, ale je také nutná analýza prostorového rozdělení pomocí strukturálních indexů a funkcí. Tyto algoritmy neposkytují pouze informace, týkající se statické struktury, ale současně charakterizují stadium vývoje, ve kterém se dané společenstvo právě nachází, resp. jakým směrem bude jeho vývoj směřovat (VACEK et al. 2015a). Na druhou stranu ze zjištěných výsledků vyplývá, že více druhů indexů a funkcí by měly být použity současně, protože jsou citlivé na mírně jiné typy vývojových procesů (CORRAL-RIVAS 2010).

Ze získaných výsledků vyplývá, že hodnoty indexů agregace ve výškovém gradientu nejvýše položené TVP v 1 310 m n. m. poukazují na shlukovité uspořádání jedinců stromového patra, jež je způsobeno extrémními podmínkami vrcholového fenoménu. V těchto extrémních podmínkách dochází k růstu jedinců buku v bioskupinách. Tento trend odklonu od náhodného uspořádání je zde ještě více zesílen vegetativním množením jako adaptací na extrémní podmínky růstu (DOLEŽAL, ŠRŮTEK 2002; VACEK

et al. 2010a; VACEK, HEJCMAN 2012). Obdobný trend shlukovitého uspořádání jedinců stromového patra acidofilních horských bučin byl zaznamenán v oblasti výrazného vrcholového fenoménu v CHKO Orlické hory (Bukačka, Sedloňovský vrch, Komáří vrch) nebo s extrémními edafickými poměry (se silnou skeletovitostí a se skalními výchozy) v CHKO Broumovsko (Broumovské stěny). Z toho vyplývá, že na shlukovitost jedinců stromového patra v porostech ponechaných samovolnému vývoji působí jak extrémní klimatické, tak edafické poměry (cf. VACEK, LEPŠ 1987; ZAHRADNÍK et al. 2010; VACEK et al. 2015a).

Na níže položené TVP v pásmu acidofilních horských bučin průkazně převládalo náhodné uspořádání všech jedinců stromového patra, což je typické pro většinu porostů v pokročilém stadiu optima a v počátečním stadiu rozpadu. Obdobné výsledky byly zjištěny i v CHKO Orlické hory a v CHKO Broumovsko. Velmi často se vyskytující náhodné uspořádání porostů bylo pozorováno např. u horní etáže v přírodě blízkých bukových fragmentech v severním Německu (VON OHEIMB et al. 2005).

Distribuce stromů v porostech vysoce produktivních květnatých bučinách ve stadiu optima (Boberská stráň, Chojník, Kozínek, Trčkov) ukázala tendenci k pravidelnému rozmístění. Pravidelný rozestup, který se v přírodě nachází jen v malém rozsahu, je zde způsoben značnou konkurencí mezi sousedními stromy. Prostorové analýzy ukázaly, že horní etáž byla rozmístěna pravidelně, avšak stromy v nižších vrstvách vykazovaly shlukovité uspořádání. Toto uspořádání bylo též pozorováno i v bukových porostech na Slovinsku (RUGANI et al. 2013). Tento model je také platný v dalších evropských přirozených lesích s dominantním bukem (SZWAGRZYK, CZERWCZAK 1993; COMMARMOT et al. 2005). Sklon k agregaci ve spodní vrstvě je výsledkem zdárného odrůstání přirozené obnovy v mezerách zápoje vytvořených po odumřelých stromech (ZEIBIG et al. 2005; SZWAGRZYK, SZEWCZYK 2008). Přejít od výrazně shlukovitého rozmístění nových jedinců přes náhodné až k pravidelnému uspořádání stromů (od DBH > 32,5 cm) byl také pozorován v přírodě blízkých lesích ve Francii (WIJDEVEN 2003).

Na základě analýzy horizontální struktury korun lze konstatovat, že jejich centroidy byly pravidelněji distribuovány než paty kmenů stromů, a tak plasticita korun umožňuje efektivnější využití růstového prostoru v mezerách zápoje. V některých případech tak došlo k přesunu ze shlukovitého na náhodné rozmístění, resp. z náhodného na pravidelné uspořádání. Tento trend potvrzují výsledky dalších prací zabývajících se adaptabilitou a variabilitou korun (LONGUETAUD et al. 2008; SCHRÖTER et al. 2012). V naší studii průměrné vychýlení mezi těžištěm koruny a patou kmene dosahovalo 1,5 m;

nejvyšší průměrná vzdálenost byla pozorována na TVP situované v blízkosti horní hranice les (2,3 m). Nejen nadmořská výška, ale i svah měl významný vliv na morfologii korun, převládající směr vychýlení koruny po svahu dosahoval 52,7 %, oproti tomu podíl korun vychýlených do svahu byl pouze 7,7 %. Celkově lze podle korelačních matic říci, že zvyšující se sklon svahu měl pozitivní vliv na převládající směr vychýlení korun po svahu, přičemž velikost vychýlení středu korun od kmene stromu závisela na nadmořské výšce.

Prostorové rozdělení pahýlů a stojících odumřelých stromů bylo převážně náhodné. Na tento typ rozmístění pahýlů poukazují hodnoty horizontálních indexů z bučin v Německu (VON OHEIMB et al. 2005), z jedlobukových porostů v západních Karpatech (JANIK 2013), ale i z porostů s dominancí *Fagus orientalis* v Iránu (AMANZADEH et al. 2013). Podle studií ze Švédska (ROUVINEN, KOUKI 2002) a Finska (EDMAN, JONSSON 2001) odumřelé stromy ukazují jinou prostorovou strukturu – tenké odumřelé stromy jsou uspořádány shlukovitě a silné odumřelé stromy náhodně. Podobný charakter rozmístění byl analyzován na některých TVP, kde bylo patrné shlukovité uspořádání pahýlů s DBH < 12 cm. Shlukovitost slabých odumřelých stromů lze vysvětlit dynamikou zmlazování přirozené obnovy ve skupinách a jejich následnou autoredukci, zatímco náhodné uspořádání velkých odumřelých stromů je důsledek mortality jednotlivých stromů způsobené dosažením fyzické zralosti (ROUVINEN, KOUKI 2002). U odumřelého dřeva byly sledovány jak kvantitativní, tak i kvalitativní charakteristiky. Objem odumřelého dřeva v Krkonoších, Orlických horách a Broumovsku kolísal ve smrkových porostech od 41 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> (U Vosecké boudy) do 318 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> (Strmá stráň) v I. zóně KRNAP, kde v minulosti byl tento porost postižen kůrovcovou kalamitou. U smíšených porostů s převahou buku se objem odumřelého dřeva pohyboval od 44 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> v porostech ve stadiu optima v CHKO Broumovsko (PR Broumovské stěny) do 242 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> ve smrkobukových porostech ve stadiu pokročilého rozpadu v I. zóně KRNAP (lokalita Bažinky), což je větší rozmezí než udává ALBRECHT (1991), tj. 50–200 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>. V rámci studie odumřelého dřeva v 86 bukových rezervacích po celé Evropě bylo zjištěno v průměru 150 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> (CHRISTENSEN et al. 2005), v zájmové oblasti Sudet se v bukových porostech nacházelo v průměru okolo 110 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>. U stojícího odumřelého dřeva převládal 2. a 3. stupeň rozkladu, podobně jako u smrku ztepilého, naopak u ležícího odumřelého dřeva dominovali pokročilejší stupně dekompozice, podobně jako u buku lesního (KRÁL et al. 2015; VACEK et al. 2014c, 2015d).

Z monitoringu vývoje struktury autochtonních bukových porostů na TVP na Rýchorách v KRNAP od r. 1980 vyplývá, že typ prostorového rozmístění jedinců stromového patra se během jejich vývoje podstatně nezměnil od počátku sledování až po predikci růstovým simulátorem SIBYLA do r. 2040. Horizontální struktura bohaté květnaté bučiny na Boberské stráni s nejnižší nadmořskou výškou byla pravidelná až mírně náhodná, acidofilní horské bučiny převážně náhodná a ve fragmentech bioskupin buku lesního v ekotonu horní hranice lesa ve Dvorském lesa byla silně agregovaná (VACEK et al. 2015a). Podobné výsledky potvrdil KORPEL (1995), který došel k závěru, že rozsáhlé disturbance v přírodních bukových porostech jsou velmi vzácné. Tloušťková a výšková diferenciace a celková diverzita se v porostech ve stadiu počátečního rozpadu vykazovaly pozitivní vývoj během sledovaného období. Tyto změny strukturních charakteristik lze očekávat v důsledku „gap“ dynamiky a postupného dorůstání přirozené obnovy do registrační hranice (cf. FRANKLIN et al. 2002). Dynamika těchto parametrů v průběhu 60 let byla výrazná především na TVP 29, kde došlo k přesunu ze stadia optima do počátečního stadia rozpadu, resp. z rovnoměrné porostní výstavby do poměrně složité struktura lesa dle *B* indexu. Naopak nejmenší hodnoty indexu celkové diverzity a výškové diferenciace, které stále v průběhu sledovaného období a predikce klesaly, byly u TVP 31, kde se porost nachází ve stadiu optima s halovou výstavbou (VACEK et al. 2015a).

Z hlediska predikce vývoje, výsledná hodnota spolehlivosti simulace je závislá na chybě růstu simulátoru, který vyjadřuje odchylku následně modelovaného porostu od jeho aktuálního stavu (PRETZSCH 2001). Autor růstového simulátoru byodynamiky lesa Sibyla FABRIKA (2005) uvádí, že SE hektarové zásoby při  $\alpha = 95\%$  pro predikci při délce periody 50 let je  $\pm 5\%$  pro nesmíšené stejnověké porosty generované ze stromových údajů včetně souřadnic, zatímco již  $\pm 15\%$  (SE DBH  $\pm 8\%$ , střední výšky  $\pm 6\%$ ) pro smíšený porost s etážovou výstavbou generovaný z porostních dat. Nejen náš výzkum, ale i ostatní studie potvrdily poměrně vysokou kvalitu predikce použitého modelu růstu (ŠPULÁK, SOUČEK 2010) a jeho časté využití při modelování vývoje porostů (BOŠELA et al. 2013; VACEK et al. 2013b; AMBROŽ et al. 2015). Výzkum ŠPULÁK, SOUČEK (2009) pouze poukazuje na malé rozdíly v hodnocených strukturálních indexech mezi realitou a modelem, kterou mohou být v současnosti sníženy nově aplikovaným modelem přirozené obnovy lesa. Ve skutečnosti je nutné také vzít v úvahu, že dynamika bukových lesů může být ovlivněna nepředvídatelnými disturbancemi (MOUNTFORD 2002; CLOSSET-KOPP et al. 2006). Na druhou stranu,

bukové lesy v horském pásmu jsou méně vystaveni těmto událostem při porovnání s nížinnými bukovými lesy (CHRISTENSEN et al. 2005).

Řešení problematiky struktury smíšených porostů s dominantní olší lepkavou, vzniklých kombinovanou obnovou na bývalých zemědělských půdách v Krkonoších a v Orlických horách, bylo zaměřeno především na růstové parametry, kvantitu a kvalitu produkce a biodiverzitu (viz publikace 4). Přestože olše lepkavá nepatří v lesním hospodářství ČR k nejdůležitějším dřevinám, má výzkum této dřeviny vzhledem k jejímu možnému mnohostrannému využití nejen v lesnictví, ale i v jiných oborech lidské činnosti, své opodstatnění.

Specifikou zakládání lesních porostů na bývalých zemědělských půdách jsou lokality ovlivněné vodou vhodné pro olši, a to jak lepkavou, tak i šedou. Tyto oba druhy jsou vysoce produktivní jak na minerálních, tak i na organických půdách (RYTTER 1995; TELENUS 1999). Porosty olše chrání břehy vodních toků před erozí (VALTÝNI, JAKUBIS 1999) a příznivě působí na zlepšování chemických a fyzikálních vlastností půd (MOLLEROVÁ, ULBRICHOVÁ 2002; TOBITA et al. 2010). V posledních letech jsou olšové porosty zajímavé i z hlediska produkce cenné dřevní suroviny (CLAESSENS et al. 2010). Přestože olše lepkavá je strom s celoevropským rozšířením (GÖMÖRY, PAULE 2002), struktuře a vývoji potočních a prameništích olšin je však věnována malá pozornost. Nejen z výsledků této práce, ale i z ostatních studií (CLAESSENS 2003) vyplývá, že olše lepkavá je rychle rostoucí dřevina s dobrým přizpůsobením pro růst ve vlhkých ekosystémech vodních toků, avšak znalost vývoje sekundární sukcese z mokřadních pastvin na olšové porosty je stále nedostatečná (DOUDA et al. 2009).

Pro zkoumanou oblast Sudet se počet živých stromů pohyboval v rozmezí od 556 do 828 kusů.ha<sup>-1</sup> s indexem hustoty porostu 0,67–0,77, oproti tomu na Slovensku byly zjištěny téměř poloviční počty (296–464 stromů.ha<sup>-1</sup>; BUGALA, PITTNER 2010). KRSTINIČ et al. (2002) uvádějí, že ve věku ve věku 60 let počet olší dosahuje 363–595 stromů.ha<sup>-1</sup>. Průměrná DBH ve věku cca 63 let dosahovala 22–29 cm, což se je o něco méně než v olšových porostech v Belgii ve věku 60 let; DBH = 25–34 cm (CLAESSENS et al. 2010). Zásoba hroubí sruženého porostu byla 247–393 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>, z toho připadalo 209–384 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> na olši lepkavou, 35–46 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> na olši šedou a zbytek byl podíl vtroušených dřevin. Celkově zásoba porostů klesala se stoupající nadmořskou výškou v gradientu 680–890 m (VACEK et al. 2016). Podobně v oblasti východních Karpat dochází u olše k poklesu tloušťkového přírůstu s nadmořskou výškou do jejího optima okolo 370 m n. m. (BUGALA, BALANDA 2014). Celkový běžný přírůst dosahoval 10,0

$\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$  a celkový průměrný přírůst  $6,5 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ , což rámcově odpovídá hodnotám zjištěným v Německu, resp.  $6,4 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$  (KRSTINIČ et al. 2002). Průměrný tloušťkový přírůst v 63 letech byl 0,3–0,5 cm, podobně CLAESSENS et al. (2010) eviduje v obdobných podmínkách přírůst 0,4–0,6 cm. Kruhová základna se pohybovala v rozmezí  $33,6\text{--}41,0 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$  (VACEK et al. 2016). Obdobné hodnoty produkce jako v našem případě v Krkonoších a v Orlických horách v porostech olše lepkavé v Polsku zjistili ORZEL et al. (2005). Např. v porostech o věku 66–76 let se hustota pohybovala v rozmezí  $367\text{--}700 \text{ stromů} \cdot \text{ha}^{-1}$ , výčetní kruhová základna byla  $22,7\text{--}44,1 \text{ m}^2$  a zásoba  $218,0\text{--}447,6 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ .

Pro porovnání produkce smíšených olšových porostů s ostatními dřevinami v oblasti Sudetské soustavy lze uvést, že zásoba živých stromů zkoumaných porostů byla v rozmezí od  $63 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  v podmáčených smrčínách ve věku 157 let v Krkonoších (U Vosecké boudy) ve stadia rozpadu (KRÁL et al. 2015) až po  $942 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  v květnatých bučinách ve věku 175 let na polské straně Krkonoš (Chojník) ve stadia optima. Maximální objemová produkce ve smíšených porostech ve stadiu optima v porostech s dominantním smrkem dosahovala  $737 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  ve věku 146 let v Orlických horách (Trčkov), u jasanu  $601 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  ve věku 80 let v Krkonoších (Antonínovo údolí) – (VACEK et al. 2015f) a u porostů s výrazným zastoupením jedle opět v KRNAP (Janské Lázně) –  $598 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  ve věku 108 let (VACEK et al. 2015e).

Vertikální struktura studovaných olšových porostů byla málo výškově rozrůzněná (dle  $A_p$  indexu), podobně jako výšková i tloušťková diferenciací struktury (dle  $TM$  indexu). Na výraznou výškovou nivelizovanost olšových porostů na Slovensku též poukazují BUGALA, PITTNER (2010). K podobným výsledkům při hodnocení struktury olšových porostů v NPR Jurský Šúr na Slovensku dospěl též KORPEE (1991). Uvádí, že zejména značné nároky olše lepkavé na světlo a výrazný proces autoredukce, vyvolaný zmenšováním růstového prostoru jedinců, způsobuje rychlé odumírání podúrovňových stromů. V důsledku tohoto procesu ve všech porostech rezervace převládá jednovrstevná, výškově málo diferencovaná výstavba. Celková diverzita (dle  $B$  indexu) v našem případě značila rovnoměrnou až nerovnoměrnou výstavbu. Horizontální struktura jedinců stromového patra byla na TVP shlukovitá až náhodná (VACEK et al. 2016). Shlukovité rozmístění jedinců je vázáno na mikrostanoviště s vysoko položenou hladinou spodní vody. Shlukovité uspořádání stromového patra v porostech olše lepkavé též dokládají BUGALA, PITTNER (2010), kteří uvádějí, že významným faktorem ovlivňujícím vzájemnou agregaci jedinců je intenzivní pařezová výmladnost.



Z hlediska celkové kvality produkce na TVP výrazně převládaly stromy s rovným průběžným a hladkým kmenem, stromy zdravé a s velmi dobrým čištěním kmene od větví. Avšak kvůli krátkověkosti této dřeviny po 60–70 letech docházelo často k hnilobě (CLAESSENS 2005). Hniloba v oddenkových částech kmene byla zjištěna u 16 % stromů, což je vhodné pouze pro energetické účely. Tyto hodnoty jsou nižší než údaje zjištěné v Belgii (THIBAUT et al. 1998), v Německu (IMMLER 2004) či v přírodě blízkých porostech olše lepkavé na Slovensku (LUKÁČIK 2000; LUKÁČIK, BUGALA 2004, 2005).

Popisná statistika v některých studiích ukázala, že chronologie růstu olše lepkavé je srovnatelná s ostatními listnatými dřevinami z lesů mírného pásma střední Evropy (LEBOURGEOIS et al. 2005; ROZAS 2005). Změny v růstu a reakci stromů na klima může být působeny v důsledku zvýšení hladiny spodní vody (LINDERHOLM, LEINE 2004; DOUDA et al. 2009). Zvýšení hladiny spodní vody způsobuje stres v důsledku nedostatku kyslíku (DITTERT et al. 2006), což se projevuje poklesem fixace dusíku a příjmu živin (IREMONGER, KELLY 1988), zvýšením hladiny toxických minerálů v půdě, snížením rychlosti fotosyntézy (ESCHENBACH, KAPPEN 1999) a také k poškozením kořenového systému (GLENZ et al. 2006; LUCASSEN et al. 2006). Korelace tloušťkového přírůstu v Krkonoších na výše položených plochách ukázali kladné vztahy s některými měsíčními teplotami aktuálního roku (zejména v květnu a srpnu), oproti tomu vliv srážek zde byl minimální. Nicméně několik dendroklimatologických studií prokázalo poměrně slabý vztah mezi radiálním růstem stromů a podnebím v mokřadech (LINDERHOLM 1999; LINDERHOLM, LEINE 2004). V našem případě je to patrné v Orlických horách, kde nebyla vůbec prokázána závislost radiálního přírůstu na teplotě. Tyto poznatky, tak odpovídají tvrzením LAGANIS et al. (2008), že radiální růst *Alnus glutinosa* je relativně nezávislý na teplotních a srážkových výkyvech. Celkově lze na základě naší studie konstatovat, že teplota je limitujícím faktorem pro růst v horských oblastech, resp. že se stoupající nadmořskou výškou klesá pozitivní vliv srážek. Z hlediska negativních let, radiální růst byl silně ovlivněn zejména extrémně suchými a mrazivými zimami nebo vysokými teplotami v létě.

Pozitivní vliv teploty na přírůst s rostoucí výškou a naopak klesající význam srážek byl potvrzen tedy nejen u olše (VACEK et al. 2016), ale například i u smrku ztepilého (MEYER, BRÄKER 2001; MÄKINEN et al. 2002; ANDREASSEN et al. 2006; HAUCK et al. 2012). Z našich výsledků z horských oblastí Krkonoš a Orlických hor vyplývá, že smrk byl pozitivně korelován s teplotou především v dubnu, červnu, červenci a srpnu současného roku, naproti tomu vliv srážek, zejména na vodou ovlivněných stanovištích,

byl malý, resp. až negativní (KRÁL et al. 2015; VACEK et al. 2015c). Podobně velmi slabá korelace mezi srážkami a růstem byla zjištěna v rašelinných smrčínách ve Finsku (MÄKINEN et al. 2001). Ze studií v Norsku (ANDREASSEN et al. 2006) a Švýcarsku (MEYER, BRÄKER 2001) také vyplývá, že teplota v červnu a červenci měla největší vliv na přírůst. Naopak v níže položených smrkových porostech Beskydech byl potvrzen převládající pozitivní vliv srážek, opět v červnu aktuálního roku (RYBNÍČEK et al. 2010). Je však nutné zdůraznit, že efekt klimatických faktorů závisí na nejen na nadmořské výšce, ale i na zeměpisné šířce (MÄKINEN et al. 2002) a především na stanovišti (VACEK et al. 2015c).

### **7.3. Modelování lesních porostů**

Řešení problematiky modelování lesních porostů bylo zaměřeno na modely šířky koruny smrku ztepilého a buku lesního na sérii TVP v jednodruhových i smíšených porostech v ČR s těžišťem v Sudetech (viz publikace 5). Rozsáhlý soubor dat zahrnuje značně variabilní TVP, které prezentují rozdílné stanovištní a porostní podmínky a režim hospodaření.

Vzhledem k tomu, že CW a DBH jsou silně korelovány, může být DBH použita jako jediná prognostická proměnná v alometrických CW modelech (RAUTIAINEN, STENBER 2005; SÖNMEZ 2009; PRETZSCH et al. 2015). Nicméně, tyto modely mají tendenci k nadhodnocení rozměrů koruny v přehoustlých porostech či náchylnost k jejímu podceňování v řídkých porostech (THORPE et al. 2010). Na CW mají významný vliv i porostní podmínky, jako bonita, klimatické faktory, konkurence mezi jednotlivými stromy nebo hustota porostu (THORPE et al. 2010; URBAN et al. 2010). Proto by tyto proměnné měli být zahrnuty do CW modelů za účelem snížení jeho zkreslení (HASENAUER, MONSERUD 1996; SÁNCHEZ-GONZALEZ et al. 2007; FU et al. 2013). Naše modely potvrdily významné rozdíly v jejich chování v přehoustlých a řídkých porostech (SHARMA et al. 2016a).

Z velkého množství predikčních proměnných za použití dvoustupňové přístupu byly vybrány pouze ty, které vysvětlovaly největší část variability CW (CASTEDO-DORADO et al. 2005; SHARMA, BREIDENBACH 2015). Tyto HDR modely popsaly velkou část variabilitu CW, resp. pro smrk ztepilý  $R^2 = 0,76-0,78$  a pro buk lesní  $R^2 = 0,70-0,73$ , a to bez závažných residuálních trendů. Vzhledem k mnohem širší variabilitě CW

u buku, dosáhl CW model o něco nižší spolehlivosti oproti u smrku (SHARMA et al. 2016a).

Po DBH se horní výška jako nepřímý kazatel kvality stanoviště ukázala jako druhá nejvíce vysvětlující proměnná CW modelů pro buk a třetí pro smrk. CW se s rostoucí horní výškou zvyšovala (SHARMA et al. 2016a). Výška největšího stromu, resp. horní výška výrazně odráží kvalitu stanoviště a dynamiku porostu (MONSERUD 1984; HYNYNEN 1995; EERIKAINEN 2003). Index kvality stanoviště (bonity) lze odhadnout s využitím růstových modelů horní výšky (MONSERUD 1984; SHARMA et al. 2011), nebo predikčních modelů indexů bonity (SEYNAVE et al. 2005; SHARMA et al. 2012). Nicméně když tyto modely nejsou k dispozici, tak horní výška může být zahrnuta jako ukazatel indexu bonity, včetně u modelování CW (SÁNCHEZ-GONZÁLEZ et al. 2007; CRECENTE-CAMPO et al. 2010; FU et al. 2013).

Vytvořené modely ukazují, že CW výrazně klesala se zvyšujícím se HDR (SHARMA et al. 2016a), jenž je důležitým ukazatelem stability porostu (WONN, O'HARA 2001; VOSPERNIK et al. 2010). Stabilnější stromy s nižším HDR mají větší velikost koruny. Stromy s vyšší konkurencí sousedů, tj. stromy s větším HDR, mají užší CW a dochází ke zkracování koruny odumíráním spodních větví v důsledku nedostatku světla (PUTZ et al. 1984). Také nasazení zelené koruny mělo značný vliv na CW modely (SHARMA et al. 2016a), jako i u ostatních modelů (CRECENTE-CAMPO et al. 2013; FU et al. 2013; FU et al. 2015; HAO et al. 2015). Odumírání spodních větví koruny a výškový růst stromu jsou v dynamice nasazení koruny dva významné základní faktory ovlivňující její rozměry (POWER et al. 2012). Rychlost zmenšování koruny je ovlivněna různými faktory, jako je dostupnost světla, hustota porostu, rychlost výškového růstu nebo interakce mezi větvemi v korunovém zápoji (PUTZ et al. 1984; SORRENSEN-COTHERN et al. 1993; KANTOLA et al. 2007). Na rozdíl od buku, tak u smrku dochází k menší redukci koruny v důsledku konkurence sousedních větví, a tudíž nasazení živé koruny může mít menší vliv na CW.

Konkurence mezi jednotlivými stromy významně ovlivňuje CW, proto kromě prostorově neexplicitních modelů, byly vytvořeny prostorově explicitní modely vycházející z konkurenčních indexů. Pro obě dřeviny tyto prostorově explicitní modely, za využití metody nejmenších čtverců a modelů se smíšených efekty, měly výraznější vliv na CW oproti prostorově neexplicitním modelům. CW se zvyšovala s klesající konkurencí mezi jednotlivými stromy v porostu (SHARMA et al. 2016a). Pro stromy v homogenních porostech s horizontálním zápojem je vliv konkurence mnohem

výraznější než v bohatě strukturovaných porostech (PURVES et al. 2007; DAVIES, POMMERENING 2008; THORPE et al. 2010). Také mezidruhová interakce měla významný vliv na CW (SHARMA et al. 2016a), jako i v jiných studiích (RÍO, STERBA 2009; CONDÉS et al. 2013; STERBA et al. 2014). Čím se v porostu nachází méně dřevin, tím je konkurence mezi stromy větší a CW je menší (STERBA et al. 2014). Také z našeho výzkumu vyplývá, že CW byla mírně větší ve smíšených porostech oproti porostům stejnorodým (SHARMA et al. 2016a). Rozdíl v parametrech koruny ve smíšených a stejnorodých porostech je zapříčiněn lepším využitím korunového prostoru ve smíšených porostech (BINKLEY et al. 2004; BAYER et al. 2013). Efektivita využívání prostoru, způsobená odlišenostmi v úhlu nasazení větví, délce větví, typem větvení či počtem větví, je ve smíšených porostech vyšší (BAYER et al. 2013; PRETZSCH 2009, 2014).

Prostorově explicitní modely jsou tedy vhodnější pro popis růstové dynamiky stromu, než prostorově neexplicitní modely. Celkově největší vysvětlující proměnnou po DBH byl štíhlostní kvocient pro smrk a horní výška pro buk, následováno konkurenční soutěží vypočítanou pomocí prostorového uspořádání stromů. Z toho vyplývá, že interakce mezi stromy v porostu má zásadní význam pro dynamiku CW. Naopak nejméně byl model ovlivněn nasazením zelené koruny a celkovou DBH všech stromů na ploše. Nicméně, vzhledem k malým rozdílům mezi prostorově explicitními a prostorově neexplicitními modely, lze k přesné predikci CW také použít novější modely smíšených efektů, přestože nevyžadují prostorově explicitní konkurenční indexy, které jsou početně složité. Vzhledem k velké heterogenitě porostů na TVP, pokud jde o jejich stáří, bonitu stanoviště, hustotu porostu, smíšení dřevin a zejména geografické pokrytí, lze navrhované CW modely pro Českou republiku aplikovat s dostatečnou přesností (SHARMA et al. 2016).

Řešení problematiky modelování lesních porostů bylo dále zaměřeno na modely štíhlostního kvocientu smrku ztepilého a buku lesního na sérii TVP v jednodruhových i smíšených porostech nejen v Sudetské soustavě, ale i v ostatních částech ČR v rozsáhlém výškovém gradientu od nížin po horské oblasti (viz publikace 6).

Pro vytvoření alometrického HDR modelu, může být jako jediná predikční proměnná použita DBH, která je silně korelována s HDR (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010; BONNESOEUR et al. 2013). Nicméně, opět jako u předešlých CW modelů, pouze DBH nestačí k vytvoření spolehlivých HDR modelů, protože vztah mezi HDR a DBH je do značné míry ovlivňován také porostními a stanovištními charakteristikami,

jako jsou parametry stromového patra, bonita, hustota prostu nebo konkurence okolních stromů (CORRAL-RIVAS et al. 2005; PRETZSCH 2009). Proto tyto parametry byly do modelování zahrnuty, tj. horní výška, horní výčetní tloušťka, kvadratický DBH a konkurenční Hegyiho index (SHARMA et al. 2016b).

Prezentované modely popsaly velkou část variability štíhlostního kvocientu bez významných residuálních trendů. Koeficient determinace pro smrk ztepilý dosahoval  $R^2 = 0,66$  a pro buk lesní  $R^2 = 0,72$ . Z hlediska residuí bylo pouze sledováno mírné podhodnocení pro jedince s DBH v okolí 10 cm pro obě dřeviny a nadhodnocení pro DBH v okolí 20 cm u buku způsobené výskytem velmi odlehlých hodnot (SHARMA et al. 2016b). Přesnost HDR modelu může být zvýšena začleněním více potenciálních prognostických proměnných, ale to vede k nadměrnému přeparametrizování modelů, které ohrožuje jejich stabilitu (MONTGOMERY et al. 2001). Pro lepší aplikační možnosti nebyli některé proměnné, jako je šířka a délka koruny (jež také úzce koreluje s HDR) kvůli časové a finanční náročnosti použity. Vhodné modely pro efektivní lesní management by měly být relativně jednoduché a přesné (VANCLAY 1994).

Pro obě dřeviny i všechna stromová patra se opět horní výška ukázala jako nejvíce vysvětlující proměnná HDR modelů. Jen relativně málo studií (BOŠELA et al. 2014) používá index bonity jako jeden z prognostických proměnných v HDR modelech, ale žádný z HDR modelů doposud nepoužil horní výšku. Z našich výsledků i z práce BOŠELA et al. (2014) také vyplývá, že HDR má tendenci se zvyšovat s rostoucím indexem bonity (SHARMA et al. 2016b).

HDR je také významně ovlivněn konkurencí okolních stromů. Pro danou bonitu se HDR s rostoucí konkurencí zvyšoval, resp. snižovala se horní výčetní tloušťka a kvadratický průměr DBH (SHARMA et al. 2016b). Ve snaze podúrovňových stromů dosáhnout většího světelného požitku, mají tyto stromy menší tloušťkový přírůst na jednotku výšky při porovnání se stromy v horním stromovém patru (CREMER et al. 1982; NYKÄNEN et al. 1997; MÄKINEN et al. 2002). Naopak u úrovňových a nadúrovňových stromů dochází ke zvýšenému tloušťkovému růstu oproti výškovému a proto mají větší HDR a jsou stabilnější (WONN, O'HARA 2001). Stromy s extrémně velkým HDR mohou růst pouze v hustém porostu pod vlivem vzájemné konkurence okolních stromů (NYKÄNEN et al. 1997; VOSPERNIK et al. 2010; VALINGER FRIDMAN 2011; BOŠELA et al. 2014). Z tohoto důvodu bylo do modelování kromě prostorově neexplicitní proměnných zahrnuto také prostorové uspořádání stromů, jež by mělo lépe

vysvětlit variabilitu HDR, zejména u více strukturovaných porostů (CORRAL-RIVAS et al. 2005; PRETZSCH 2009). U smrku prostorově explicitní modely měly výraznější HDR než u prostorově neexplicitních modelů, tj. jako u HDR modelů. Opačný případ nastal u buku, což může být vysvětleno méně heterogenními porostními podmínkami na TVP ve srovnání se smrkem. Konkurenční indexy fungují odlišně jak podle porostních charakteristik (dřevina, provenience, tvar lesa, porostní struktura, hustota porostu), tak i stanovištních charakteristik (bonita, nadmořská výška, sklon svahu, klimatické faktory) – (FABRIKA 2005; PRETZSCH, BIBER 2010; MARTÍN-ALCÓN et al. 2010; CONTRERAS et al. 2011; BOŠELA et al. 2014).

Z hlediska jednoduchosti je pro obě naše hlavní dřeviny doporučeno použití prostorově neexplicitního modelu, který vyžaduje hospodářskou soutěž vyjádřenou pouze hodnotou pro celý porost (kvadratický průměr DBH, horní výška) bez nutnosti znalostí souřadnic jednotlivých stromů. Vzhledem k tomu, že HDR slouží jako spolehlivý ukazatel stability porostu, navrhované HDR modely mohou sloužit jako užitečné nástroje pro hodnocení pěstebních opatření a stability smrku a buku, související se sněhovými a větrnými škodami. Z tohoto pohledu mohou tyto modely také sloužit pro posouzení kvality a efektivnosti výchovných zásahů, protože prořezávky a probírky významně ovlivňují HDR stromového patra. Vytvořené modely jsou užitečné pro identifikaci potenciálně náchylnějších stromů ke škodám způsobených sněhem a větrem a pro doporučení k jejich vytěžení (SHARMA et al. 2016b).

## **8. Závěr a doporučení pro využití poznatků v praxi**

Řešená problematika výzkumu struktury, vývoje a modelování lesních porostů s akcentem na smíšené porosty, a to především na smrk ztepilý a buk lesní v Sudetské soustavě i ve vybraných porostech v celé České republice je originální zejména v tom, že postihuje stav lesů po výrazné imisně ekologické zátěži a následně i jejich regenerační procesy. Dizertant ve své práci vycházel z postulátu, že spolehlivé poznání struktury a vývoje studovaných modelových autochtonních porostů na TVP ve velkoplošných chráněných územích je základem a nezbytným předpokladem pro plánování a realizaci managementových opatření za použití přírodě blízkých způsobů obhospodařování a péče o studované cenné lesní ekosystémy.

Získaná data a jejich vyhodnocení po vhodné managementové aplikaci zajistí přispěje k ekologické stabilizaci a zvýšení biodiverzity lesních ekosystémů v zájmových

oblastech, a to jak v lesích hospodářských, tak i v lesích zvláštního určení a lesích ochranných. Vzhledem k tomu, že smrk ztepilý, resp. alochtonní smrkové monokultury na stanovištích smíšených a listnatých porostů patří k ekologicky nejlabilnějším lesním ekosystémům a v důsledku globálních klimatických změn se jejich labilita bude ještě výrazně zhoršovat, je důležité začít s ekologickou stabilizací těchto porostů včas.

Přínosem této práce je zejména integrace výzkumu biodiverzity a ekologické stability v rámci sjednocené rozsáhlé sítě TVP, čímž se docílila vzájemná srovnatelnost jednotlivých dlouhodobých výzkumných šetření. Dalším přínosem je pokračování v dlouhodobém sledování (často více než 35 let) vývoje lesních ekosystémů umožňující odhadnout dopad dílčích globálních změn na jejich stanovištní a porostní poměry, zejména pak na jejich strukturu a druhové složení. Získané výsledky o struktuře, vývoji a modelování porostů budou směřovat k vytvoření metodiky managementu lesních ekosystémů s akcentem na udržení či posílení biodiverzity a ekologické stability lesních ekosystémů ve vazbě na zkoumané porostní a stanovištní poměry. Uživateli výsledků budou odborná veřejnost a instituce státní správy a samosprávy (Správy KRNAP, CHKO Broumovsko, CHKO Orlické hory), Lesy ČR, s.p., obecní a městské lesy a další.

Získané poznatky s akcentem na přírodě blízké hospodaření, využívající přírodních procesů, a to zejména přirozené obnovy (jak spontánní, tak i řízené) byly již využity při přípravě LHP pro LHC v Krkonoších, Orlických horách a na Broumovsku. Naměřená a analyzovaná data byla taktéž využita k řešení projektů NPV II MŠMT 2B06012 „Management biodiverzity v Krkonoších a na Šumavě“, TA02020873 „Ekologicky opodstatněný management lesních ekosystémů v Krkonošském národním parku podle typů vývoje lesa“ a dále v rámci interní grantové agentury FLD k řešení skupinového projektu B002/14 „Přírodě blízké pěstební postupy podporující kontinuitu a zvyšující komplexitu lesních porostů při zachování jejich produkční funkce“, projektu B08/15 „Optimalizace pěstebních postupů podporující ekologickou stabilitu, biodiverzitu a komplexitu lesních ekosystémů v širokém výškovém gradientu České republiky“ a v současnosti navazujícího projektu B02/16 „Dynamika, adaptabilita a management lesních ekosystémů v širokém geografickém gradientu s akcentem na produkci, ekologickou stabilitu a biodiverzitu při postupujících globálních klimatických změnách“. Jednotlivé výsledky byly prezentovány v rámci několika vědeckých mezinárodních konferencí a zpracovány formou vědeckých publikací.

## 9. Seznam literatury a použitých zdrojů

- ADAMEC Z. (2015): Využití moderních regresních metod pro modelování výškové křivky. MENDELU v Brně, LDF, 214 s.
- ALBRECHT A., HANEWINKEL M., BAUHUS J., KOHNLE U. (2012): How does silviculture affect storm damage in forests of south-western Germany? Results from empirical modeling based on long-term observations. *European Journal of Forest Research*, 131: 229–247.
- ALBRECHT L. (1991): Die Bedeutung des toten Holzes im Wald. *Forstw. Cbl.*, 110/2: 106–113.
- AMANZADEH B., SAGHEB-TALEBI K., FOUMANI B.S., FADAIE F., CAMARERO J.J., LINARES J.C. (2013): Spatial Distribution and Volume of Dead Wood in Unmanaged Caspian Beech (*Fagus orientalis*) Forests from Northern Iran. *Forests*, 4: 751–765.
- AMBROŽ R., VACEK S., VACEK Z., KRÁL J., ŠTEFANČÍK I. (2015): Current and simulated structure, growth parameters and regeneration of beech forests with different game management in the Lány Game Enclosure. *Forestry Journal*, 61(2): 78–88.
- AMMER C. (1996): Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management*, 88(1): 43–53.
- AMMER C., STIMM B., MOSANDL R. (2008): Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth. *Tree Physiology*, 28: 721–728.
- ANDREASSEN K., SOLBERG S., TVEITO O.E., LYSTAD S.L. (2006): Regional differences in climatic responses of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) growth in Norway. *For. Ecol. Manage.*, 222(1): 211–221.
- ANGELSTAM P., KUULUVAINEN T. (2004): Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective. *Ecological Bulletins*, 117–136.
- ANTIPOV V. (1979): Tree plants' resistance to industrial gases. *Science and Technics*, Minsk.
- AOPK (2013): Rozbory Chráněné krajinné oblasti Broumovsko. Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky: 187.



- AOPK (2014): Plán péče o CHKO Orlické hory na období 2015–2024. Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky: 164.
- AOSAAR J., VARIK M., URI V. (2012): Biomass production potential of grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench.) in Scandinavia and Eastern Europe: a review. *Biomass and Bioenergy*, 45: 11–26.
- ARRIETA S., SUAREZ F. (2005): Spatial patterns of seedling emergence and survival. *For. Ecol. Manage.*, 205: 267–282.
- ASSMANN E. (1961): *Waldertragskunde; organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen*. München, BLV Verlagsgesellschaft, 490 p.
- ASSMAN E. (1970): *The principles of forest yield studies*. Pergamon press, Oxford: 506.
- ASSUNÇÃO R. (1994): Testing spatial randomness by means of angles. *Biometrics* 50: 531–537.
- BADEA O., TANASE M., GEORGETA J., ANISOARA L., PEIOV A., UHLÍŘOVÁ H. et al. (2004): Forest health status in the Carpathian Mountains over the period 1997–2001. *Environmental Pollution*, 130(1): 93–98.
- BAKYS R., VASAITIS R., BARKLUND P., THOMSEN I.M., STENLID J. (2009): Occurrence and pathogenicity of fungi in necrotic and non-symptomatic shoots of declining common ash (*Fraxinus excelsior*) in Sweden. *Eur. J. For. Res.*, 128: 51–60.
- BARNA M. (2011): Natural regeneration of *Fagus sylvatica* L.: a Review. *Austrin Journal of Forest Science*, 128: 71–91.
- BARNES B.V., ZAK D.R., DENTON S.R., SPURR S.H. (1998): *Forest ecology* (4th ed.), John Wiley & Sons, Inc., NewYork, N.Y.
- BARNES B.V., WAGNER JR. W.H. (2003): *Michigan Trees: Revised and Revisited*. University of Michigan Press, Ann Arbor, MI.
- BAYER D., SEIFERT S., PRETZSCH H. (2013): Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. *Trees*, 27: 1035–1047.
- BIGING G.S., DOBBERTIN M. (1995): Evaluation of competition indices in individual tree-growth models. *For. Sci.*, 41: 360–377.
- BÍLEK L., BERNATE J.F., REMEŠ J. (2013): National Nature Reserve Voděradské bučiny. 30 Years of Forestry Research. 1<sup>st</sup> Ed. *Folia Forestalia Bohemica*, Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o., 26: 86.

- BÍLEK L., REMEŠ J., PODRÁZSKÝ V., ROZENBERGAR D., DIACI J., ZAHRADNÍK D. (2014): Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia – the role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology*, 71: 59–71.
- BINKLEY D., STAPE J.L., RYAN M.G. (2004): Thinking about efficiency of resource use in forests. *For. Ecol. Manage.*, 193(1-2): 5-16.
- BIONDI F., WAIKUL K. (2004): Dendroclim 2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree ring chronologie. *Comput. Geosci.*, 30 (3): 303–311.
- BONCINA A. (2000): Comparison of structure and biodiversity in the Rajhenav virgin forest remnant and managed forest in the Dinaric region of Slovenia. *Global Ecology and Biogeography*, 9(3): 201–211.
- BONNESOEUR V., FOURNIER M., BOCK J., BADEAU V., FORTIN M., COLIN F. (2013): Improving statistical windthrow modeling of 2 *Fagus sylvatica* stand structures through mechanical analysis. *Forest Ecology and Management*, 289: 535-543.
- BOŠELA M., PETRÁŠ R., ŠEBEŇ V., MECKO J. MARUŠÁK R. (2013): Evaluating competitive interactions between trees in mixed forests in the Western Carpathians: Comparison between long-term experiments and SIBYLA simulations. *Forest Ecology and Management*, 310: 577–588.
- BOŠELA M., KONÔPKA B., ŠEBEŇ V., VLADOVIČ J., TOBIN B. (2014): Modelling height to diameter ratio- an opportunity to increase Norway spruce stand stability in the Western Carpathians. *Lesnický Casopis Forestry Journal*, 60: 71–80.
- BOTTERO A., GARBARINO M., DUKIC V., GOVEDAR Z., LINGUA E., NAGEL T.A., MOTTA R. (2011): Gapphase dynamics in the old-growth forest of Lom, Bosnia and Herzegovina. *Silva Fenn.*, 45: 875–887.
- BRANG P. (2005): Wissenschaftlicher Schlussbericht des Projekts «Minimale Baumverjüngung in Schutzwäldern: Herleitung von Sollwerten mit Simulationsmodellen», WSL, Birmensdorf.
- BRASSEUR G. P., HAUGLUSTAINE D. A., WALTERS S., RASCH P. J., MULLER J.F., GRANIER C., TIE X. X. (1998): MOZART, a global chemical transport model for ozone and related chemical tracers, 1, Model description, *J. geophys. Res.*, 103 (28): 265–289.
- BUBLINEC E. (1994): Koncentrácia, akumulácia a kolobeh prvkov v bukovom a smrekovom ekosystéme. *Acta Dendrobiologica*, Ústav ekológie lesa Slovenskej akadémie vied Zvolen, 85 s.

- BUČEK A., LACINA J. (1999): Geobiocenologie II. 1. vyd., Mendelova zemědělská a lesnická universita, Brno. 240 s.
- BUGALA M., PITTNER J. (2010): Analýza štruktúrálnej diverzity porastov jelše lepkavej (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) na území VŠLP TU vo Zvolene. [Analysis of structural diversity of alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) stands at the territory of the University Forest Enterprise, TU in Zvolen]. Acta Facultatis Forestalis Zvolen, 52: 43–54.
- BUGMANN H. (1994): On the ecology of mountainous forests in a changing climate: a simulation study. Ph.D. thesis no. 10638, Swiss Federal Institute of Technology Zurich, Switzerland.
- BUITEVELD J., VENDRAMIN G.G., LEONARDI S., KAMER K., GEBUREK T. (2007): Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. For. Ecol. Manage., 247: 98–106.
- BYTNEROWICZ A., BADEA O., BARBU I., FLEISCHER P., FRACZEK W., GANCZ V., GODZIK B., GRODZINSKA K. et al. (2003): New international long-term ecological research on air pollution effects on the Carpathian Mountain forests, Central Europe. Environment International, 29: 367e376.
- BYTNEROWICZ A., GODZIK B., GRODZINSKA K., FRACZEK W., MUSEELMAN R., MANNING W., BADEA O., POPESCU F., FLEISCHER P. (2004): Ambient ozone in forests of the Central and Eastern European mountains. Environmental Pollution, 130: 5e16.
- CANAVAN S.J., RAMM C.W. (2000): Accuracy and Precision of 10 Year Predictions for Forest Vegetation Simulator--Lake States. North. J. Appl. For., 17: 62–70.
- CARVALHO J.P.F. (2011): Composition and structure of natural mixed-oak stands in northern and central Portugal. For. Ecol. Manage., 262: 1928–1937.
- CASTAGNERI D., STORAUNET K.O., ROLSTAND J. (2013): Age and growth patterns of old Norway spruce trees in Trillemarka forest, Norway. Scand. J. Forest. Res., 28: 232–240.
- CASTEDO-DORADO F., ANTA M.B., PARRESOL B.R., GONZALEZ J.G.A. (2005): A stochastic height-diameter model for maritime pine ecoregions in Galicia (northwestern Spain). Ann. For. Sci., 62: 455-465.
- CAVARD X., BERGERON Y., CHEN H.Y., PARÉ D., LAGANIÈRE J., BRASSARD B. (2011): Competition and facilitation between tree species change with stand development. Oikos, 120(11): 1683–1695.

- CLAESSENS H. (2003): The alder populations of Europe. Forestry Commission Bulletin 126: 5–14.
- CLAESSENS H. (2005): L'aulne glutineux. Ses stations et sa sylviculture. ASBL Forêt Wallonne, 189 p.
- CLAESSENS H., OOSTERBAAN A., SAVILL P., RONDEUX J. (2010): A review of the characteristics of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) and their implications for silvicultural practices. Forestry, cfp038.
- CLARK P.J., EVANS F.C. (1954): Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations. Ecology, 35: 445–453.
- CLOSSET-KOPP D., SCHNITZLER A., ARAN D. (2006): Dynamics in natural mixed-beech forest of the Upper Vosges. Biodiversity and Conservation 15: 1063–1093.
- CLUTTER J.L., FORTSON J.C., PIENAAR L.V., BRISTER G.H., BAILEY R.L. (1983): Timber management: a quantitative approach. Wiley, New York, 333 p.
- COLLET C., LE MOGUEDEC G. (2007): Individual seedling mortality as a function of size, growth and competition in naturally regenerated beech seedlings. Forestry, 80: 359–370.
- COLLT C., CHENOST C. (2006): Using competition and light estimates to predict diameter and height growth of naturally regenerated beech seedlings growing under changing canopy conditions. Forestry, 79: 489–502.
- COMMARMOT B., BACHOFEN H., BUNDZIAK Y., BÜRGI A., RAMP B., SHPARYK Y. et al. (2005): Structures of virgin and managed beech forests in Uholka (Ukraine) and Sihlwald (Switzerland): a comparative study. Forest Snow and Landscape Research, 79(1/2): 45–56.
- CONDÉS S., RÍO M., STERBA H. (2013): Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. For. Ecol. Manage., 292: 86-95.
- CONDÉS S., STERBA H. (2005): Derivation of compatible crown width equations for some important tree species of Spain. For. Ecol. Manage., 217 203–218.
- CONTRERAS M.A., AFFLECK D., CHUNG W. (2011): Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. Forest Ecology and Management, 262: 1939-1949.
- CORRAL-RIVAS J.J., GONZALEZ J.G.A., AGUIRRE O., HERNANDEZ F. (2005): The effect of competition on individual tree basal area growth in mature stands of *Pinus*

- cooperi Blanco in Durango (Mexico). *European Journal of Forest Research*, 124: 133-142.
- CORRAL-RIVAS J.J., WEHENKEL CH., CASTELLANOS-BOCAZ H.A., VARGAS-LARRETA B., DIÉGUEZ-ARANDA U. (2010): A permutation test of spatial randomness: application to nearest neighbour indices in forest stands. *Journal of Forest Research*, 15: 218–225.
- COTTA H. (1821): *Hülftafeln für forstwirthe und forsttaxatoren*. Arnold. Dresden: 80.
- CRECENTE-CAMPO F., MARSHALL P., RODRÍGUEZ-SOALLEIRO R. (2009): Modeling non-catastrophic individual-tree mortality for *Pinus radiata* plantations in northwestern Spain. *For. Ecol. Manage.*, 257: 1542–1550.
- CREMER K.W., BOROUGH C.J., MCKINNELL F.H., CARTER P.R. (1982): Effects of stocking and thinning on wind damage in plantation. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 12: 244-68.
- 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 p.
- CROW T.R., BUCKLEY D.S., NAUERTZ E.A., ZASADA J.C. (2002): Effects of management on the composition and structure of northern hardwood forests in Upper Michigan. *Forest Sci.*, 48: 129–145.
- ČERMÁK P., MRKVA R. (2003): Browsing damage to broadleaves in some national nature reserves (Czech Republic) in 2000-2001. *Ekológia (Bratislava)*, 22: 132–141.
- ČERMÁK P., HORSÁK P., ŠPIŘÍK M., MRKVA R. (2009): Relationships between browsing damage and woody species dominance. *J. For. Sci.*, 55(1): 23–31.
- ČERNÝ K., STRNADOVÁ V. (2010): *Phytophthora* alder decline: disease symptoms, causal agent and its distribution in the Czech Republic. *Plant Protection Science*, 46: 12–18.
- DÄSSLER H.G. (1981): *Einfluß der Luftverunreinigungen auf die Vegetation. Ursachen, Wirkungen, Gegenmaßnahmen*. – VEB Gustav Fischer Verlag. Jena.
- DAVID F.N., MOORE P.G. (1954): Notes on contagious distributions in plant populations. *Annals of Botany of London*, 18: 47–53.

- DAVIES O., POMMERENING, A. (2008): The contribution of structural indices to the modelling of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and birch (*Betula* spp.) crowns. For. Ecol. Manage., 256: 68–77.
- DE VRIES W., REINDS G.J., VAN DOBBEN H., DE ZWART D., AMLID D., NEVILLE P., POSCH M., AUÉE J.CH., VOOGD E.M. (2003): Intensive Monitoring of Forest Ecosystems a Europe, Technical Report. EC, UN/ECE, Brussels, Geneva.
- DESPLANQUE C., ROLLAND C., SCHWEINGRUBER F.H. (1999): Influence of species and abiotic factors on extrême tree ring modulation: *Picea abies* and *Abies alba* in Tarentaise and Maurienne (French Alps). Trees, 13(4): 218–227.
- DIACI J. (1997): Experimentelle Felduntersuchungen zur Naturverjüngung künstlicher Fichtenwälder auf Tannen-Buchenwaldstandorten (*Homogyno sylvestris-Fagetum*) in den Savinja-Alpen (Slowenien) mit besonderer Berücksichtigung der Ansamlungsphase und unter Einfluss der Faktoren Licht, Vegetation, Humus und Kleinsäuger. Beiheft zur Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen, 80: 197.
- DIACI J., PISEK R., BONCINA A. (2005): Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps – Eur. J. For. Res., 124: 29–36.
- DIACI J., ROZENBERGAR D., BONCINA A. (2010): Stand dynamics of Dinaric old-growth forest in Slovenia: Are indirect human influences relevant? Plant Biosystems, 144(1): 194–201.
- DITTERT K., WÖTZEL J., SATTE LMACHER B. (2006): Responses of *Alnus glutinosa* to anaerobic conditions – mechanisms and rate of oxygen flux into the roots. Plant Biol., 8: 212–223.
- DOBROWOLSKA D. (1998): Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the Jata reserve in Poland. Forest Ecology and Management, 110: 237–247.
- DOBROWOLSKÁ D., HEIN S., OOSTERBAAN A., WAGNER S., CLARK J., SKOVSGAARD J.P. (2011): A review of European ash (*Fraxinus excelsior* L.): implications for silviculture. Forestry, 84 (2): 133–148.
- DOLEŽAL J., ŠRŮTEK M. (2002): Altitudinal changes in composition and structure of mountain-temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. Plant Ecology, 158: 201–221.
- DOUDA J., ČEJKOVÁ A., DOUDA K., KOCHÁNKOVÁ J. (2009): Development of alder carr after the abandonment of wet grasslands during the last 70 years. Annals of Forest Science 66 (7): 712–725.

- DRÖBLER L., LÜPKE von B. (2005): Canopy gaps in two virgin beech forest reserves in Slovakia. *Journal of Forest Science*, 51: 446–457.
- DUFOUR S., PIÉGAY H. (2008): Geomorphological controls of *Fraxinus excelsior* growth and regeneration in floodplain forests. *Ecology*, 89: 205–215.
- ĎURSKÝ J. (2001): Uplatnenie rastových simulátorov v lesnom hospodárstve. In: Nová strategie zpracování lesních hospodářských plánů. Sborník referátů. LDF MZLU Brno.
- DYRENKOV S.A. (1984): Structure and dynamics of taiga spruce forest. – Leningrad, Nauka Publ., in Russian.
- EDMAN M., JONSSON B.G. (2001): Spatial pattern of downed logs and wood-living fungi in an old-growth spruce forest. *Journal of Vegetation Science*, 12: 609–620.
- EERIKAINEN K. (2003): Predicting the height-diameter pattern of planted *Pinus kesiya* stands in Zambia and Zimbabwe. *For. Ecol. Manage.*, 175: 355-366.
- ELLENBERG H., WEBER H., DULL R., WIRTH V., WERNER W., PAULIBEN D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobot.*, 18: 1–258.
- ELLENBERG H. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart, UTB: 1357.
- ESCHENBACH C., KAPPEN L. (1999): Leaf water relations of black alder [*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.] growing at neighbouring sites with different water regime. *Trees* 14: 28–38.
- FABRIKA M. (2005): Simulátor biodynamiky lesa SIBYLA, koncepcia, konštrukcia a programové riešenie. Habilitačná práca. Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene, 238 s.
- FABRIKA M., ĎURSKÝ J. (2005): Algorithms and software solution of thinning models for SIBYLA growth simulator. *Journal of Forest Science*, 51 (10): 431–445.
- FABRIKA M., PRETZSCH H. (2011): Analýza a modelovanie lesných ekosystémov. Technická Univerzita vo Zvolene, Zvolen 2011, s. 15 – 599.
- FALTYSOVÁ H., MACKOVČÍN P., SEDLÁČEK P. et al (2002): Chráněná území ČR, svazek V. Královéhradecko. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha.
- FIRM D., NAGEL T.A., DIACI J. (2009): Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *For. Ecol. Manag.*, 257: 1893–1901.

- FISCHLIN A., BUGMANN H., GYALISTRAS D. (1995): Sensitivity of a forest ecosystem model to climate parametrization schemes. *Environ. Pollut.*, 87: 267-282.
- FLOUSEK J. et al. (1994): Plán péče o Krkonošský národní park a jeho ochranné pásmo. Vrchlabí, Správa KRNAP Vrchlabí.
- FRANKLIN J. F., CROMACK K., DENISON W., MCKEE A., MASER C., SEDELL J., SWANSON F., JUDAY G. (1981): Ecological characteristics of old-growth Douglas-Fir forest. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-118., 48 p.
- FRANKLIN J.F. (1988): Structural and functional diversity in temperate forests. In: Wilson, E.O., Peters, F.M. (Eds.), *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC, pp. 166–175.
- FRANKLIN J.F., SPIES T.A., VAN PELT R., CAREY A.B., THORNBURGH D.A., BERG D.R. et al (2002): Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155:399–423.
- FRIDMAN J., WALHEIM M. (2000): Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 131: 23–36.
- FU L., SUN H., SHARMA R.P., LEI Y., ZHANG H., TANG S. (2013): Nonlinear mixed-effects crown width models for individual trees of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) in south-central China. *For. Ecol. Manage.*, 302: 210–220.
- FU L., ZHANG H., LU J., ZANG H., LOU M., WANG G. (2015): Multilevel nonlinear mixed-effect crown ratio models for individual trees of Mongolian Oak (*Quercus mongolica*) in northeast China. *PLoS ONE*, 10: e0133294.
- FUHRER J., BENISTON M., FISCHLIN A., FREI CH., GOYETTE S., JASPER K., PFISTER CH. (2006): Climate risks and their impact on agriculture and forests in Switzerland. *Climatic Change*, 79: 79–102.
- FÜLDNER K. (1995): Strukturbeschreibung von Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern, Dissertation Forstliche Fakultät Göttingen, Cuvillier Verlag, Göttingen, Germany.
- GLENZ C., SCHLAEPFER R., IORGULESCU I., KIENAST F. (2006): Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. *Forest Ecol. Manage.*, 235: 1–13.
- GLONČÁK P. (2009): Dynamika vegetácie prírodných horských smrečín. Dizertačná práca, Technická univerzita vo Zvolene, 93 s.
- GOFF N.L., OTTORINI J-M., NINGRE F. (2011): Evaluation and comparison of size–density relationships for pure even-aged stands of ash (*Fraxinus excelsior* L.),



- beech (*Fagus sylvatica* L.), oak (*Quercus petraea* Liebl.), and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.). *Annals of Forest Science*, 68: 461–475.
- GÖMÖRY D., HYNEK V., PAULE, L. (1998): Delineation of seed zones for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Czech republic based on isozyme gene markers. *Annales des Sciences Forestières*, 55 (4): 425–436.
- GÖMÖRY D., PAULE L. (2002): Spatial and microgeographical genetic differentiation of black alder (*Alnus glutinosa* Gaertn.) populations. *Forest ecology and management*, 160(1): 3-9.
- GRATZER G., DARABANT A., CHHETRI P. B. et al. (2004): Interspecific variation in the response of growth, crown morphology and survivorship to light for six tree species in the conifer belt of the Bhutan Himalayas. *Can. J. For. Res.*, 34: 1093–1107.
- GRISSINO-MAYER, H.D., HOLMES, R.L., FRITTS, H.C. (1992): International tree-ring data bank program library: user's manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tuscon, 104 pp.
- GÜSEWELL S., LE NÉDIC C. (2004): Effects of winter mowing on vegetation succession in a lakeshore fen. *Appl. Veg. Sci.*, 7: 41–48.
- HÁJEK M. et al (2002): Královehradecko. In: Mackovič P., Sedláček M. (eds.): *Chráněná území ČR, svazek V. AOPAK ČR a EkDCentrum Brno*, Praha: 410.
- HALAJ J. (1955): *Tabuľky jednotných hmotových kriviek pre určovanie hmoty porastov*. SVPL Bratislava: 220.
- HALAJ J. (1959): Prieskum výškovej vzrastavosti drevín na Slovensku a návrh stupnic výškových bonít. *Lesnícký časopis*, 3–4: 173–204.
- HALAJ et al. (1987): *Rastové tabuľky hlavných drevín ČSSR*. *Príroda Bratislava*, 361 s.
- HANEWINKEL M., PEYRON J.L. (2014): Tackling Climate Change: The contribution of scientific knowledge in forestry (editorial). *Annals of Forest Science*, 71: 113–115.
- HANSEN K.H. (2003): Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180: 199–213.
- HAO X., YUJUN S., XINJIE W., JIN W., YAO F. (2015): Linear mixed-effects models to describe individual tree crown width for China-fir in Fujian province, southeast China. *PLoS ONE*, 10: e0122257.
- HÄRKÖNEN S., MÄKINEN A., TOKOLA T., RASINMÄKI J., KALLIOVIRTA J. (2010): Evaluation of forest growth simulators with NFI permanent sample plot data from Finland. *Forest Ecology and Management*, 259(3): 573–582.

- HARMON M. E. et al. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, 15: 133–276.
- HARMON M.E., FRANKLIN J.F., SWANSON, F.J., SOLLINS P., GREGORY S.V., LATTIN J.D., ANDERSON, N.H., CLINE S.P., AUMEN N.G., SEDELL J.R., LIENKAEMPER G.W., CROMACK K. JR., CUMMINS K.W. (1986): Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15: 133–302.
- HART S.A., CHEN H.Y.H. (2006): Understory Vegetation Dynamics of North American Boreal Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25: 381–397.
- HARTIG R. (1868): Die Rentabilität der Fichtennutzholz- und Buchenbrennholzwirtschaft im Harze und im Wesergebirge. Cott, Stuttgart: 199.
- HASENAUER H. (1994): Ein Einzelbaumwachstumssimulator für ungleichaltrige Fichten-Kiefern- und Buchen-Fichtenmischbestände. Österreichische Gesellschaft für Waldökosystemforschung und Experimentelle Baumforschung, Vienna, Austria, 152 pp.
- HASENAUER H., MONSERUD R.A. (1996): A crown ratio model for Austrian forests. *For. Ecol. Manage.*, 84: 49–60.
- HASENAUER H., MONSERUD R.A. (1997): Biased predictions for tree height increment models developed from smoothed 'data'. *Ecol. Modell.*, 98: 13–22.
- HASENAUER H., MONSERUD R.A., GREGOIRE T.G. (1998): Using simultaneous regression techniques with individual-tree growth models. *For. Sci.*, 44: 87–95.
- HAUCK M., ZIMMERMANN J., JACOB M., DULAMSUREN C., BADE C., AHRENDTS B., LEUSCHNER C. (2012): Rapid recovery of stem increment in Norway spruce at reduced SO<sub>2</sub> levels in the Harz Mountains, Germany. *Environ. Pollut.*, 164: 132–141.
- HEGYI F. (1974): A simulation model for managing jack-pine stands. In: Fries J (ed.), *Growth models for tree and stand simulation*. Royal College of Forestry, Stockholm, Research Note 30, p. 74–90.
- HEILMANN-CLAUSEN, J., E. AUDE A M. CHRISTENSEN (2005): Cryptogam communities on decaying deciduous wood - does tree species diversity matter? - *Biodiversity and Conservation*, 14: 2061–2078.
- HEINKEN T., RAUDNITSCHKA D. (2002): Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in Central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwiss. Cent.*, 121: 179–194.
- HEJNÝ S., SLAVÍK B. (1997): *Květena ČR - 1. díl*. Academia Praha: 216.

- HÉLY C., BERGERON Y., FLANNIGAN M.D. (2000): Coarse woody debris in the southeastern Canadian boreal forest. Composition and load variations in relation to stand replacement. *Can. J. For. Res.*, 30: 674–687.
- HILL M.O. (1973): Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427–432.
- HOFMEISTER Š., SVOBODA M., SOUČEK J., VACEK S. (2008): Spatial pattern of Norway spruce and silver fir natural regeneration in uneven aged mixed forests of northeastern Bohemia. *Journal of Forest Science*, 54: 92–101.
- HOLEKSA J. (2001): Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstw. Cbl.*, 120: 256–270.
- HOMER J., BRECKLE S.W., GÜNTER S., ROLLENBECK R.T., LEUSCHNER C. (2010). Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42: 140–148.
- HOPKINS B., SKELLAM J.G. (1954): A new method of determining the type of distribution of plant individuals. *Annals of Botany*, 18: 213–227.
- HUBBES M. (1983): A review of the potential diseases of *Alnus* and *Salix* in energy plantations. Report No.5, international energy agency/FE program group B. Maple, ON, Canada: Ministry of Natural Resources: 35.
- HŮNOVÁ I., ŠANTROCH J., OSTATNICKÁ J. (2004): Ambient air quality and deposition trends at rural stations in the Czech Republic during 1993–2001. *Atmospheric Environment*, 38(6): 887–898.
- HUNZIKER U., BRANG P. (2005): Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management*, 210: 67–79
- HYNYNEN J. (1995): Predicting the growth response to thinning for Scots pine stands using individual-tree growth models. *Silva Fenn.*, 29: 225–246.
- HYTTIÄINEN K., ILOMÄKI S., MÄKELÄ A. (2006): Kinnunen Economic analysis of stand establishment for Scots pine *Can. J. For. Res.*, 36: 1179–1189.
- CHALOUPSKÝ J. (1983): Geologický vývoj. In: *Krkonošský národní park*. Sýkora, B. (ed.), Praha, SZN : 11–18.
- CHRISTENSEN M., HAHN K., MOUNTFORD E. P., ÓDOR P., STANDOVÁR T., ROZENBERGAR D., DIACI J., WIJDEVEN S., MEYER P., WINTER S., VRŠKA, T. (2005): Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 210: 267–282.

- IMMLER T. (2004): Waldbauliches Konzept zur Pflege der Schwarzerle. Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Beiträge zur Scharzzerle. LWF Wissen, 42: 27–30.
- IREMONGER S.F., KELLY D.L. (1988): The response of four Irish wetland tree species to raise soil water levels. *New Phytol.*, 109: 491–497.
- ISHII H., ASANO S. (2010): The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. *Ecological research*, 25(4): 715–722.
- JAEHNE S.C., DOHRENBUSCH A. (1997): Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 116: 333–345.
- JALAS J., SOUMINEN J. (1973): *Atlas Florae Europaeae*. 2. Gymnospermae (Pinaceae to Ephedraceae). Maps 151–200, 40 pages.
- JALOVIAR P. (2005): Biomasa a nekromasa jemných koreňov v bukovom prírodnom lese Havešová. *Acta facultatis forestalis*, 47: 157–167.
- JANIK D., ADAM D., HORT L., KRÁL K., ŠAMONIL P., UNAR P., VRŠKA T., HORAL D. (2013): Spatiotemporal differences in tree spatial patterns between alluvial hardwood and mountain fir-beech forests: Do characteristic patterns exist? *J. Veg. Sci.*, 24: 1141–1153.
- JARČUŠKA B. (2009): Growth, survival, density, biomass partitioning and morphological adaptations of natural regeneration in *Fagus sylvatica*. A review. *Dendrobiology*, 61: 3–11.
- JAWORSKI A., KARZMARSKI J. (1995): Budowa, struktura, dynamika i możliwości produkcyjne górnoreglowych borów świerkowych w Babiogórskim Parku Narodowym. *Acta Agraria et Silvestria, Series Silvestris*, 33: 75–113.
- JAWORSKI A. (2000): Zasady hodowli lasów górskich na podstawach ekologicznych. In: Poznański, R., Jaworski, A. (ed.): *Nowoczesne metody gospodarowania w lasach górskich*. Warszawa, Centrum Informacyjne Lasów Państwowych: 81–228.
- JAWORSKI A., KOŁODZIEJ Z. (2002): Natural loss of trees, recruitment and increment in stands of primeval character in selected areas of the Bieszczady Mountains National Park (South-Eastern Poland). *Journal of Forest Science*, 48(4): 141–149.
- JAWORSKI A., KOŁODZIEJ Z.B., PORADA K. (2002): Structure and dynamics of stands of primeval character in selected areas of the Bieszczady National Park. *J. For. Sci.*, 48: 185–201.

- JAWORSKI A., PACH M. (2014): A comparison of lower montane natural forest (*Abies*, *Fagus*, *Picea*) in Oszast Reserve and spruce monocultures in the Żywiecki Beskid and Śląski Beskid. *Forest Research Papers*, 75(1): 13–23.
- JENÍK J. (1979): Ecological meaning of stability. In: *Stability of spruce forest ecosystems*. Symposium MAB, Brno: 7–15.
- JENÍK J. (1980): *Das große Bilderlexikon des Waldes*. Praha, Artia: 501.
- JENÍK J. (1994): Lesní ekosystém základem lesního hospodářství. *Bulletin NLK*, 1: 3–5.
- JENÍK J. (1998): Biodiversity of the Hercynian Mountains of Central Europe. *Pirineos*, 151/152: 83–99.
- JENÍK J. et al. (1994): *Biosphere Reserves on the Crossroad of Central Europe, Czech Republic – Slovak Republic*. Praha, Empora: 168.
- JENÍK J., ŠTURSA J. (2003): Vegetation of the Giant Mountains, Central Europe. In: Nagy, L., Grabherr, G., Körner, Ch., Thompson, D.B.A. (eds), *Alpine biodiversity in Europe*. *Ecological Studies*, 167: 47–51.
- JIAO-JUN Z., FENG-QIN L., YUTAKA G., MATSUZAKI T., YAMAMOTO M. (2003): Effects of thinning on wind damage in *Pinus thunbergii* plantation. *Journal of Forestry Research*, 14: 1–8.
- JOHANSSON T. (2005): Stem volume equations and basic density for grey alder and common alder in Sweden. *Forestry*, 78: 249–262.
- JONÁŠOVÁ M., VÁVROVÁ E., CUDLÍN P. (2010): Western Carpathian mountain spruce forest after a windthrow: Natural regeneration in cleared and uncleared areas. *Forest Ecology and Management*, 259: 1127–1134.
- JONSSON B.G. (2000): Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.*, 11: 51–56.
- KADLUS Z. (1971): Rozšíření lesních dřevin v Orlických horách. *Sborník Orlické hory – Podorlicko*, 4: 22–46.
- KAHN M. (1994): Modellierung der Höhenentwicklung ausgewählter Baumarten in Abhängigkeit vom Standort. *Forstliche Forschungsberichte München*, Band, 141: 204 p.
- KAJBA D., GRACAN J. (2003): EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for Black Alder (*Alnus glutinosa*). *International Plant Genetic Resources Institute*, Rome, Italy, p. 6.

- KANTOLA A., MÄKINEN H., MÄKELÄ A. (2007): Stem form and branchiness of Norway spruce as a sawn timber-predicted by a process based model. *For. Ecol. Manage.*, 241: 209-222.
- KANTOR P. (2001): Přirozená obnova v závislosti na stanovištních a porostních podmínkách. In Sborník z konference: Podrostní způsob hospodaření na živných stanovištích s využitím přípravy půdy. Hynčice u Krnova, ČLS: 8–14.
- KASHIANA D.M, WITTER J.A. (2011): Assessing the potential for ash canopy tree replacement via current regeneration following emerald ash borer-caused mortality on southeastern Michigan landscapes. *Forest Ecology and Management*, 261: 480–488.
- KATHKE S., BRUELHEIDE H. (2010): Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*. *Forest Ecology and Management*, 259: 1597–1605.
- KERR G., CAHALAN C. (2004): A review of site factors affecting the early growth of ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Forest Ecology and Management*, 188: 225–234.
- KERSHAW JR J.A., MAGUIRE D.A., HANN D.W. (1990): Longevity and duration of radial growth in Douglas-fir branches. *Can. J. For. Res.*, 20: 1690–1695.
- KLOPCIC M., JERINA K., BONCINA A. (2010): Long-term changes of structure and tree species composition in Dinaric uneven-aged forests: are red deer an important factor? *Eur. J. For. Res.*, 129: 277–288.
- KNEESHAW D., GAUTHIER S. (2003): Old-growth in the boreal forest: a dynamic perspective at the stand and landscape level. *Environ. Rev.*, 11: 99–114.
- KNIBBE B. (2007): Past4, Personal analysis system for treering research, Version 4.2. Vienna, SCIEM: 161.
- KONÔPKA B., KONÔPKA J. (2003): Static stability of forest stands in the seventh altitudinal vegetation zone in Slovakia. *Journal of Forest Science*, 49: 474–481.
- KONŠEL J. (1931): Stručný nástin tvorby a pěstění lesů v biologickém ponětí. Praha, Česká Matice lesnická, 552 s.
- KORHONEN L., KORHONEN K.T., RAUTIAINEN M., STENBERG P. (2006): Estimation of forest canopy cover: a comparison of field measurement techniques. *Silva Fenn.*, 40: 577–588.
- KORPEL Š., VINŠ B. (1965): Pestovanie jedle. Bratislava, Slovenské vydavateľstvo podohospodárskej literatúry, 340 s.
- KORPEL Š. (1982): Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. *Acta. Fac. For.*, 24: 9–30.

- KORPEL Š. (1989): Pralesy Slovenska. 1<sup>st</sup> Ed. Bratislava, Veda – Slovenská akadémia vied: 328.
- KORPEL Š. (1991): Pestovanie lesa. Bratislava, Príroda: 465.
- KORPEL Š. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York., 310 p.
- KORPEL Š., SANIGA M. (1993): Výberný hospodársky spôsob. Písek, VŠZ LF Praha a Matice lesnická, 128 s.
- KOWALSKI T. (2006): *Chalara fraxinea* sp nov associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. For. Pathol., 36: 264–270.
- KOZLOWSKI T.T. (2002): Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. Forest Ecology and Management, 158: 195–221.
- KOZLOWSKI T.T., KRAMER P.J., PALLARDY S.G. (1991): The physiological ecology of woody plants. 1<sup>st</sup> Ed. San Diego, Academic Press Inc.: 657.
- 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. Lesn. Cas. For. J., 61: 175–187.
- KRÁL K., VRŠKA T., HORT L., ADAM D., ŠAMONIL P. (2010): Developmental phases in a temperate natural spruce-fir-beech forest: determination by a supervised classification method. Eur. J. Forest Res., 129: 339–351.
- KRICHER J. (2011). Tropical ecology. Princeton, New Jersey: Princeton University Press: 188–226.
- KRSTINIČ, A., GAČAN, J., KAJBA, D. (2002): *Alnus* spp. genetic resources conservation strategy. In: Turok, J., Eriksson, G., Russell, K., Borelli, S.: Noble Hardwoods Network, Report of the fourth meeting, 4 - 6 September 1999, Gmunden, Austria, and the fifth meeting, 17 - 19 May 2001, Blessington, Ireland. IPGRI, Rome, Italy 2002. p. 44-49.
- KUCBEL S., JALOVIAR P., SANIGA M., VENCURIK J., KLIMAŠ V. (2010): Canopy gaps in an old-growth fir-beech forest remnant of Western Carpathians. European journal of forest research, 129(3): 249–259.
- KUCBEL S., SANIGA M., JALOVIAR P., VENCURIK J. (2012): Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the northwestern Carpathians: A 40-years perspective. For. Ecol. Manage., 264: 125–133.

- KUNCA A., ZÚBRIK M., NOVOTNÝ J. et al. (2007): Škodlivé činitele lesných drevín a ochrana pred nimi. NLC, Zvolen, 208 s.
- KUNSTLER G., CURT T., BOUCHAUD M., LEPART J. (2005): Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Can. J. For. Res.*, 35: 1657–1668.
- KUPFERSCHMID A.D., ZIMMERMANN S., BUGMANN H. (2013): Browsing regime and growth response of naturally regenerated *Abies alba* saplings along light gradients. *For. Ecol. Manag.*, 310: 393–404.
- KUPREVICIUS A., AUTY D., ACHIM A., CASPERSEN J.P. (2014): Quantifying the influence of live crown ratio on the mechanical properties of clear wood. *Forestry*, 87: 449–458.
- KUULUVAINEN T. (1991): Relationships between crown projected area and components of above-ground biomass in Norway spruce trees in even-aged stands: Empirical results and their interpretation. *For. Ecol. Manage.*, 40: 243–260.
- KUULUVAINEN T., SYRJÄNEN K., KALLIOLA R. (1998): Structure of a pristine *Picea abies* forest in north-eastern Europe. *J. Veg. Picea abies forest in north-eastern Europe. J. Veg. Picea abies Sci.*, 9: 563–574.
- KUULUVAINEN T., MÄKI J., KARJALAINEN L., LEHTONEN H. (2002): Tree age distributions in oldgrowth forest sites in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. *Silva Fenn.*, 36: 169–184.
- LAGANIS J., PECKOV A., DEBELJAK M. (2008): Modelling radial growth increment of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) tree. *Ecol. Model.*, 215: 180–189.
- LANDMANN G. (1991): Ground Monitoring of Forest Vitality. French Research Into Forest Decline. Landmann, G. (ed.). DEFORPA Programme 2nd report, ISBN-2-85710-033-7. ENGREF. 14 Rue Girardet, F- 54042 Nancy, France, 120 p.
- LAWTON R.O., PUTZ F.E. (1988): Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology*, 69: 764-777.
- LEBOURGEOIS F., BRÉDA N., ULRICH E., GRANIER A. (2005): Climatetree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees Struct. Funct.*, 19: 385–401.
- LEDERMANN T. (2006): Description of PrognAus for Windows 2.2 H. Hasenauer (Ed.), Sustainable Forest Management. Growth Models for Europe, Springer, Berlin Heidelberg, pp. 71–78
- LEIBUNDGUT H. (1993): Europäische Urwälder. Paul Haupt, Bern.



- LERTZMAN K.P., KREBS C.J. (1991): Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(12): 1730–1741.
- LIEPELT S., CHEDDADI R., DE BEAULIEU J. L., FADY B., GÖMÖRY D., HUSSENDÖRFER E., ZIEGENHAGEN B. (2009): Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.)—a synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153(1): 139–149.
- LINDERHOLM H.W. (1999): Climatic and anthropogenic influences on radial growth of Scots pine at Hanvedsmossen, a raised peat bog, in south central Sweden. *Geografiska Annaler*, 81A(1): 75–86.
- LINDERHOLM H.W., LEINE M. (2004): Assessing twentieth century tree-cover changes on a southern Swedish peatland combining dendrochronological and remote sensing methods. *Wetlands*, 24: 357–363
- LINDNER, M., MAROSCHEK, M., NETHERER, S., KREMER, A., BARBATI, A., GARCIA-GONZALO, J. et al. (2010): Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4): 698–709.
- LIOCOURT F. (1898): De l'aménagement des sapinières. Besançon.
- LÖF M., WELANDER N.T. (2004): Influence of herbaceous competitors on early growth in direkt seeded *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. *Annals of Forest Science*, 61: 781–788.
- LOKVENC T. (1978): Toulky krkonošskou minulostí. Hradec Králové, Kruh, 258 s.
- LOMSKÝ B., ŠRÁMEK V., NOVOTNÝ R. (2012): Changes in the air pollution load in the Jizera Mts.: effects on the health status and mineral nutrition of the young Norway spruce stands. *Eur. J. For. Res.*, 131(3): 757–771.
- LONGUETAUD F., SEIFERT T., LEBAN J., PRETZSCH H. (2008): Analysis of longterm dynamics of crowns of sessile oaks at the stand level by means of spatial statistics. *Forest Ecology and Management*, 255: 2007–2019.
- LORENZ M. (1995): International co-operative programme on assessment and monitoring of air pollution effects on forests – ICP forests. *Water Air and Soil Pollution*, 85 (3): 1221–1226.
- LUCASSEN E.C., SMOLDERS A.J.P, BOEDE LTJE G., VAN DEN MUNCKHOF P.J.J., ROELOFS J.G.M. (2006): Groundwater input affecting plant distribution by controlling ammonium and iron availability. *J. Veg. Sci.*, 17: 425–434.

- LUKÁČIK I. (2000): Premenlivosť rastová charakteristika a ekológia drevín *Alnus incana* L. (Gaertn.), *Pinus mugo* turra a *Taxus baccata* L. V lesných porastoch slovenska. TU, Zvolen 183-195 s.
- LUKÁČIK I., BUGALA M. (2004): Premenlivosť kvalitatívnych znakov kmeňov, korún a rastových vlastností jelše lepkavej (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) a jelše sivej (*Alnus incana* (L.) Moench.) v Turčianskej Kotline. Acta facultatis forestalis Zvolen, 46: 23–35.
- LUKÁČIK I., BUGALA M. (2005): Premenlivosť, rastová charakteristika a ekológia jelše lepkavej (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) a jelše sivej (*Alnus incana* (L.) Moench.) na Slovensku. Vědecké a pedagogické aktuality. Technická univerzita Zvolen: 68.
- MADSEN P., LARSEN J.B. (1997): Natural regeneration of beech *Fagus sylvatica* L. with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. Forest Ecology and Management, 97: 95–105.
- MÄKINEN H., NÖJD P., KAHLE H.P., NEUMANN U., TVEITE B., MIELIKÄINEN K., RÖHLE H., SPIECKER H. (2002): Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe. For. Ecol. Manage., 171(3): 243-259.
- MÄKINEN H., NÖJD P., MIELIKÄAINEN K. (2001): Climatic signal in Antal growth variation in damaged and healthy stands of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in southern Finland. Trees, 15:177–185.
- MALÍK K., REMEŠ J., VACEK S., ŠTÍCHA V. (2014): Development and Dynamics of Mountain Spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) Stand Regeneration . Journal of Forest Science, 60 (2): 61–69.
- MANDER Ü., LÖHMUS K., TEITER S., URI V., AUGUSTIN J. (2008): Gaseous nitrogen and carbon fluxes in riparian alder stands. Boreal Environment Research, 13: 231–241.
- MARGALEF R. (1958): Information theory in ecology. General Systematics, 3: 36–71.
- MARTIN G.L., EK A.R. (1984): A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. For. Sci., 30: 731–743.
- MARTÍN-ALCÓN S., GONZÁLEZ-OLABARRÍA J.R., COLL L. (2010): Wind and snow damage in the Pyrenees pine forests: effect of stand attributes and location. Silva Fennica, 44: 399-410.
- MASER C., TARRANT R.F., TRAPPE J.M., FRANKLIN J. F. (1998): From the forest to the sea: a story of the fallen tree. General Technical Report, PNW-GTR-229, 153 pp.

- MATERNA J. (1999) Development and causes of forest damage in the Ore Mts. *J. For. Sci.*, 45: 147–152
- MATUSZKIEWICZ J.M. (2008): *Zespoły leśne Polski*. PWN, Warszawa.
- MATUSZKIEWICZ J.M., KOWALSKA A., KOZŁOWSKA A., ROO-ZIELIŃSKA E., SOLON J. (2013): Differences in plant-species composition, richness and community structure in ancient and post-agricultural pine forests in central Poland. *For. Ecol. Manage.*, 310: 567–576.
- MATYSSEK R., WIESER G., CALFAPIETRA C., DE VRIES W., DIZENGREMEL P., ERNST D., JOLIVET Y., MIKKELSEN T.N. et al. (2012): Forests under climate change and air pollution: Gaps in understanding and future directions for research. *Environmental Pollution*, 160: 57–65.
- MAUER O. (2005): *Zakládání lesů*. MZLU, Brno: 93.
- MAYER H. (1992): *Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage*. Stuttgart, G. Fischer: 522.
- MCCARTHY J. (2001): Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forest. *Environ. Rev.*, 9: 1–59.
- MCELHINNY C., GIBBONS P., BRACK C., BAUHUS J. (2005): Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, 218(1): 1–24.
- MENHINICK C.F. (1964): A comparison of some species–individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, 45: 859–861.
- MEYER F.D., BRÄKER O.U. (2001): Climate response in dominant and suppressed spruce trees, *Picea abies* (L.) Karst., on subalpine and lower montana site in Switzerland, *Ecoscience*, 8: 105–114.
- MEYER P., TABAKU V., LÜPKE B. VON (2003): Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder-Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 122: 47–58.
- MIHOK B., GALHIDY L., KENDERES K., STANDOVAR T. (2007): Gap regeneration patterns in a semi-natural beech forest stand in Hungary. *Acta Silv. Lign. Hung.*, 3: 31–45.
- MICHAJLOFF I. (1943): Zahlenmäßiges Verfahren für die Ausführung der Bestandeshöhenkurven. *Forstw. Cbl.*, 6: 273–279.
- MÍCHAL I. (1999): Ponechávání odumřelého dřeva z hlediska péče o biologickou rozmanitost. In: *Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech*, Vranov nad Dyjí: 9-17.

- MIKESKA et al. (2000): Oblastní plán rozvoje lesů – PLO 24 – Sudetské mezihoří. ÚHÚL Brandýs nad Labem, Hradec Králové.
- MIKITA T., KLIMÁNEK M. (2013): Odvozování lesnívkých porostních charakteristik na základě dat leteckého laserového skenování. In: Inspektor T., Horák J., Růžička J., GIS Ostrava 2013 Geoinformatika pro společnost, 21. – 23. 1. 2013, Ostrava, Sborník příspěvků, 7 s.
- MIKYŠKA R. (1972): Die Wälder der böhmischen mittleren Sudeten und ihrer Vorberge. Rozpr. Českoslov. Akad. Věd, Řada MPV, 82, 3: 162.
- MINISTERSTVO ZEMĚDĚLSTVÍ (2014): Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství ČR 2013. Praha. 25 s.
- MITCHELL S.J. (2013). Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis. Forestry, 86: 147–157.
- MOLLEROVÁ J., ULBRICOVÁ I. (2002): Růst sazenic olše v různých podmínkách. In: Karas, J., Podrázský, V., (eds.): Současné trendy v pěstování lesů. Česká zemědělská univerzita, Praha, 90–93.
- MONSERUD R.A., STERBA H. (1999): Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. For. Ecol. Manage., 113: 109–123.
- MONTGOMERY D.C., PECK E.A., VINING G.G. (2001): Introduction to linear regression analysis. 3<sup>rd</sup> edn. New York, Wiley, pp. 641.
- MORAVČÍK M., SARVAŠOVÁ Z., MERGANIČ J., SCHWARZ M. (2010): Forest Naturalness: Criterion for Decision Support in Designation and Management of Protected Forest Areas. Environmental Management, 46: 908–919.
- MORIN P.J. (2009): Community ecology. John Wiley & Sons: 406.
- MOTTA R. (1996): Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. For. Ecol. Manag., 88: 93–98.
- MOTTA R. (2003): Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. For. Ecol. Manage., 181(1): 139–150.
- MOUNTFORD E.P. (2002): Fallen dead wood levels in the near-natural beech forest at La Tillaie reserve, Fontainebleau, France. Forestry, 75: 203–208.
- MOUNTFORD M.D. (1961): On E. C. Pielou's index of nonrandomness. Journal of Ecology, 49: 271–275.
- MULLER-EDZARDS C., DE VRIES W., ERISMAN J.W. (Eds.), (1997): Ten Years of Monitoring Forest Condition in Europe. EC-UN/ECE, Brussels, Geneva.

- MUSIL I., HAMERNÍK J. (2003): Jehličnaté dřeviny. Lesnická dendrologie 1. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- MUSIL I., HAMERNÍK J. (2008): Jehličnaté dřeviny. Academia, Praha.
- MUSIL I., MÖLLEROVÁ J. (2005): Listnaté dřeviny. Lesnická dendrologie 2. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- MUZIKA R. M., GUYETTE R. P., ZIELONKA T., LIEBHOLD A. M. (2004): The influence of O<sub>3</sub>, NO<sub>2</sub> and SO<sub>2</sub> on growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* in the Carpathian Mountains. *Environmental Pollution*, 130(1): 65–71.
- NAGEL T. A., SVOBODA M., DIACI J. (2006): Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an oldgrowth *Fagus–Abies* forest in southeastern Slovenia. *For. Ecol. Manage.*, 226: 268–278.
- NÄSLUND M. (1936): Skogsförsöksanstaltens gallringsförsök i tallskog. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt 29. Stockholm, Swedish, 129 p.
- NÄSLUND M. (1947): Functions and Tables for Computing the Cubic Volume of Standing Trees: Pine, Spruce and Birch in Southern Sweden and in the Whole of Sweden, Report 36, National Forest Research Institute, Stockholm, Sweden: 81.
- NAVRÁTIL S. (1997): Wind damage in thinned stands. In: Proceedings of a Commercial Thinning Workshop. October 17–18. Whitecourt, pp. 29–36.
- NEUHÄUSLOVÁ Z., KÁŇA K. (1999): Mokřadní a pobřežní křoviny a lesy. In: Míchal I., Petříček V. (eds) Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. Praha, pp. 279–321.
- NEWNHAM R.M. (1964): The development of a stand model for Douglas fir. Ph.D. Thesis. University of B.C., Vancouver, 201 pp.
- NEWTON P. F., JOLLIFFE P. A. (1998): Assessing Processes of Intraspecific Competition within Spatially Heterogeneous Density-Stressed Black Spruce Stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 259–275.
- NINGRE F., COLIN F. (2007): Frost damage on the terminal shoot as a risk factor of fork incidence on common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science*, 64(1): 79–86.
- NOSS R.F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol.*, 4: 355–364.
- NYKÄNEN M.L., PELTOLA H., QUINE C., KELLOMÄKI S., BROADGATE M. (1997): Factors affecting snow damage of trees with particular reference to European conditions. *Silva Fennica*, 31: 193–213.

- O'HARA K.L., LATHAM P.A., HESSBURG P., SMITH B.G. (1996): A structural classification for in-land Northwest forest vegetation. *Western Journal of Applied Forestry*, 11(3): 97–102.
- O'HARA K.L., OLIVER C.D. (1999): A decision system for assessing stand differentiation potential and prioritizing precommercial thinning treatments. *Western Journal of Applied Forestry*, 14: 7–13.
- OLESEN C.O., MADSEN P. (2008): The impact of roe deer (*Capreolus capreolus*), seedbed, light and seed fall on natural beech (*Fagus sylvatica*) regeneration. *Forest Ecology and Management*, 255: 3962–3972.
- OLIVA J., CAMARERO J. J., STENLID J. (2012): Understanding the role of sapwood loss and reaction zone formation on radial growth of Norway spruce (*Picea abies*) trees decayed by *Heterobasidion annosum* sl. *Forest Ecology and Management*, 274: 201–209.
- OLIVA J., COLINAS C. (2007): Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens." *Forest Ecology and Management*, 252 (1): 84–97.
- OLIVER C.D., LARSON B.C. (1996): *Forest Stand Dynamics*. update edition. John Wiley and Sons Inc., New York, NY.
- ORLIKOWSKI L.B., PTASZEK M., RODZIEWICZ A., NECHWATAL J., THINGGAARD K., JUNG T. (2011): Phytophthora root and collar rot of mature *Fraxinus excelsior* in forest stands in Poland and Denmark. *Forest Pathology*, 41: 510–519.
- ORZEL S., FORGIEL M., SOCHA J., OCHAŁ W. (2005): Biomass and annual production of common alder stands of the Niepołomice Forest. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities: Forestry*, 8: 1–25.
- PALUCH J. G. (2005): The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forests. *Forest Ecology and Management*, 205: 283–298.
- PALUCH J.G., KOŁODZIEJ Z., PACH M., JASTRZĘBSKI R. (2015): Spatial variability of close-to-primeval Fagus–Abies–Picea forests in the Western Carpathians (Central Europe): a step towards a generalised pattern. *European Journal of Forest Research*, 134(2): 235–246.
- PAULSEN J.C. (1795): *Kurze praktische Anweisung zum Forstwesen oder Grundsätze ueber die vorteilhafteste Einrichtung der Forsthaushaltung und ueber Ausmittlung*

- des Werths vom Forstgrunde besonders auf die Grafschaft Lippe angewendet. Detmold, Kammerrat Georg Ferdinand Fuehrer: 152.
- PAUTASSO M., AAS G., QUELOZ V., HOLDENRIEDER O. (2013): European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – A conservation biology challenge. *Biological Conservation*, 158: 37–49.
- PELTOLA H.M. (2006): Mechanical stability of trees under static loads. *American Journal of Botany*, 93: 1501–1511.
- PENTTINEN A., STOYAN D., HENTTONEN H. (1992): Marked Point Processes in Forest Statistics. *Forest Science*, 38 (4): 806–824.
- PETRÁŠ R., PAJTIK, J. (1991): Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín. *Lesnícky časopis*, 37 (1): 49–56.
- PICKETT S. T., WHITE P. S. (Eds.). (2013): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Elsevier.
- PIELOU E.C. (1959): The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *Journal of Ecology*, 47: 607–613.
- PIELOU E.C. (1975): Ecological diversity. New York: Wiley, pp. 165.
- PINHEIRO J.C., BATES D.M. (2000): Mixed-effects models in S and S-PLUS: New York: Springer: 538.
- PODLASKI R. (2006): Suitability of the selected statistical distributions for fitting diameter data in distinguished development stages and phases of near-natural mixed forests in the Świętokrzyski National Park (Poland). *Forest Ecology and Management*, 236(2): 393–402.
- PODRÁZSKÝ V., VACEK S. (1994): Půdy ochranných lesů Krkonoš. *Opera Corcontica*, 31: 5–21.
- POLÁK T., CUDLÍN P., MORAVEC I., ALBRECHTOVÁ J. (2007): Macroscopic indicators for the retrospective assessment of Norway spruce crown response to stress in the Krkonoše Mountains. *Trees*, 21: 23–35.
- POLAND T.M., MCCULLOUGH D.G. (2006): Emerald ash borer: Invasion of the urban forest and the threat to North America's ash resource. *J. For.*, 104: 118–124.
- POLENO Z. (1993): Ekologicky orientované pěstování lesů (I). *Lesnictví*, 39 (11): 475–480.
- POLENO Z. (1994): Ekologicky orientované pěstování lesů (II). *Lesnictví* 40 (1/2): 65–72.

- POLENO Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., MIKESKA M., KOBLIHA J., BÍLEK L. (2007a): Pěstování lesů I. Ekologické základy pěstování lesů. Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- POLENO Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., MIKESKA M., KOBLIHA J., BÍLEK, L. (2007b): Pěstování lesů II. Teoretická východiska pěstování lesů. Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- POLENO Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., ŠTEFANČÍK I., MIKESKA M., KOBLIHA J. et al. (2009): Pěstování lesů III. Praktické postupy pěstování lesů. Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- POMMERENING A. (2002): Approaches to quantifying forest structures. *Forestry*, 75: 305–324.
- POUSKA V., SVOBODA M., LEPŠOVÁ A. (2010): The diversity of wood fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. *European Journal of Forest Research*, 129: 1–13.
- POWELL, D.C. (2012): A Stage Is A Stage Is A Stage...Or Is It? Successional Stages, Structural Stages, Seral Stages. *Forest Silviculturist*, Umatilla National Forest; Pendleton, OR, 14 s.
- POWER H., LEMAY V., BERNINGER F., SATTTLER D., KNEESHAW D. (2012): Differences in crown characteristics between black (*Picea mariana*) and white spruce (*Picea glauca*). *Can. J. For. Res.*, 42: 1733-1743.
- PRETZSCH H. (1997): Analysis and modelling of spatial stand structures. Methodological considerations based on mixed beech-larch stands in Lower Saxony, *Forest Ecology and Management*, 97: 237–253.
- PRETZSCH H. (2001): *Modellierung des Waldwachstums*, Parey Buchverlag, Berlin, 341 p.
- PRETZSCH H. (2002): *Grundlagen der Waldwachstumsforschung*, Blackwell Verlag, pp. 414.
- PRETZSCH H. (2006): Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald*, 61: 1158–1159.
- PRETZSCH H. (2007): Analysing and Modelling Forest Stand Dynamics for Practical Application – An European Review and Perspective. *Eurasian J. For. Res.*, 10(1): 1–187.
- PRETZSCH H. (2009): *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Springer Berlin Heidelberg. 617 p.



- PRETZSCH H. (2014): Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *For. Ecol. Manage.*, 327: 251-264.
- PRETZSCH H., BIBER P., ĎURSKÝ, J. (2002). The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *Forest ecology and management*, 162(1): 3–21.
- PRETZSCH H., GROTE R., REINEKING B., RÖTZER T.H. (2008): Models for forest ecosystem management: a European perspective. *Annals of botany*, 101(8): 1065–1087.
- PRETZSCH H., BIBER P. (2010): Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, 40: 370-384.
- PRETZSCH H., BIBER P., UHL E., DAHLHAUSEN J., RÖTZER T., CALDENTY J. et al. (2015): Crown size and growing space requirement of common tree species in urban centres, parks, and forests. *Urban For. Urban Green.*, 14: 466–479.
- PROCHÁZKOVÁ Z. (2009): Quality, and fungus contamination, of European beech (*Fagus sylvatica*) beechnuts collected from the forest floor and from nets spread on the floor. *Zprávy lesnického výzkumu*, 54(3): 205–212.
- PROSPERO S., RIGLING D., HOLDENRIEDER O. (2003): Population structure of *Armillaria* species in managed Norway spruce stands in the Alps. *New Phytologist*, 158(2): 365–373.
- PROVENDIER D., BALANDIER P. (2008): Compared effects of competition by grasses (*Graminoids*) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Science*, 65: 1–9.
- PRŮŠA E. (1985): Die böhmischen und mährischen Urwälder-ihre Struktur und Ökologie. Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Praga.
- PRŮŠA E. (2001): Pěstování lesa na typických základních. KDělec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. D, 593 s.
- PUKKALA T. (2001): Monso-metsäsuunnitteluOhjelma Ver 3.1. Ohjelma tMinta ja käyttö, 75 pp.
- PURVES D.W., LICHSTEIN J.W., PACALA S.W. (2007): Crown plasticity and competition for canopy space: a new spatially implicit model parameterized for 250 North American tree species. *PLoS ONE* 2, e870.
- PUTZ F.E., PARKER G., ARCHIBALD M. (1984): Mechanical abrasion and inter-crown spacing. *American Middle Nature*, 112: 24–28.

- QINGHONG L., HYTTEBORN H. (1991): Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 2: 391–402.
- QUITT E. (1971): Klimatické oblasti Československa. Academia, *Studia Geographica* 16, Brno.
- RAUTIAINEN M., STENBERG P. (2005): Simplified tree crown model using standard forest mensuration data for Scots pine. *Agr. For. Meteo.*, 128: 123–129.
- REINEKE L.H. (1933): Perfecting a stand density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research*, 46 (7): 627–638.
- REININGER H. (1992): Ziestarkennutzung oder die Plenterung des Altersklassenwaldes. Funfte Aufgabe. Oster. Agrarverlag.
- RÍO M., STERBA H. (2009): Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. *Ann. For. Sci.*, 66: 502–502.
- RIPLEY B. D. (1977): Modelling spatial patterns (with discussion). *J. Roy. Statist. Soc. B.*, 39: 172–212.
- RIPLEY B.D. (1981): *Spatial statistics*. New York, John Wiley & Sons, 252 p.
- ROBAKOWSKI P., WYKA T., SAMARDAKIEWICZ S., KIERZKOWSKI D. (2004): Growth, photosynthesis, and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings under different canopies. *Forest Ecology and Management*, 201: 211–227.
- ROONEY T.P. (2001): Deer impacts on forest ecosystems: A North American perspective. *Forestry*, 74: 201–208.
- ROUVINEN S., KOUKI J. (2002): Spatio-temporal availability of dead wood in protected oldgrowth forests: a case study from boreal forests in Eastern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 17 (4): 317–329.
- ROZAS V. (2003): Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an old-growth beech–oak lowland forest in Northern Spain. *Forest Ecology and Management*, 182(1): 175–194.
- ROZAS V. (2005): Dendrochronology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in an old-growth pollarded woodland in northern Spain: establishment patterns and the management history. *Ann. For. Sci.*, 62: 13–22.
- RUGANI T., DIACI J., HLADNIK D. (2013): Gap Dynamics and Structure of Two Old-Growth Beech Forest Remnants in Slovenia. *PLoS ONE*, 8(1): e52641.
- RYTTER L. (1995): Effects of thinning on the obtainable biomass, stand density, and tree diameters of intensively grown grey alder plantations. *Forest Ecology and Management*, 73: 133–143.

- SAARSALMI A., PALMGREN K., LEVULA T. (1991): Harmaalepän vesojen biomassan tuotos ja avinteiden käyttö . Summary Biomass production nutrient consumption sprouts *Alnus incana*. Folia For., 768: 1–25.
- SÁNCHEZ-GONZÁLEZ M., CANELLAS I., MONTERO G. (2007): Generalized height-diameter and crown diameter prediction models for cork oak forests in Spain. *Investigacion Agraria-Sistemas Y Recursos Forestales*, 16: 76-88.
- SANIGA M., SCHÜTZ J. P. (2001): Dynamics of changes in dead wood share in selected beech virgin forests in Slovakia within their development cycle. *J. For. Sci.*, 47(12): 557–565.
- SANIGA M., SCHÜTZ J. P. (2002): Relation of dead wood course within the development cycle of selected virgin forests in Slovakia. *J. For. Sci.*, 48 (12): 513–528.
- SANIGA M., KRAĽOVIČ Š. (2009): Počiatkové fázy prirodzenej obnovy buka v skupine lesných typov Fagetum pauper v Malých Karpatoch. *Acta Facultatis forestalis Zvolen*, 51: 29–42.
- SANIGA M., ZRAK J., PITTNER J., BALANDA M. (2013): Štruktúra, Produkcia, Regeneračné Procesy a Disturbačný Režim Prírodného Lesa v NPR Skalná Alpa; Technická Univerzita: Zvolen, Slovakia, 68 s.
- SANNIKOV S.N., GOLDAMMER J.G. (1996): Fire ecology of pine forests of northern Eurasia. – In: Goldammer, J. and Furyaev, V. V. (eds), *Fire in ecosystems of boreal Eurasia*. Kluwer, 151–167.
- SEFIDI K., MOHADJER M.R.M., MOSANDL R., COPENHEAVER C.A. (2011): Canopy gaps and regeneration in old-growth Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) stands, northern Iran. *Forest Ecology and Management*, 262: 1094–1099.
- SENN J., SUTER W. (2003): Ungulate browsing on silver fir (*Abies alba*) in the Swiss Alps: beliefs in search of supporting data. *For. Ecol. Manage.*, 181(1): 151–164.
- SERENGIL Y., AUGUSTAITIS A., BYTNEROWICZ A., GRULKE N., KOZOVITZ A. R., MATYSSEK R. et al. (2011). Adaptation of forest ecosystems to air pollution and climate change: a global assessment on research priorities. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 4(2): 44.
- SEYNAVE I., GEGOUT J.C., HERVE J.C., DHOTE J.F., DRAPIER J., BRUNO E., DUME G. (2005): *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 1669-1678.

- SHANNON C.E. (1948): A mathematical theory of communications. *Bell. Syst. Techn. J.*, 27: 379–423.
- SHARMA R.P., BRUNNER A., EID T., ØYEN B.-H. (2011): Modelling dominant height growth from national forest inventory individual tree data with short time series and large age errors. *Forest Ecology and Management*, 262: 2162-2175.
- SHARMA R.P., BRUNNER A., EID T. (2012): Site index prediction from site and climate variables for Norway spruce and Scots pine in Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 27: 619-636.
- SHARMA R.P., BREIDENBACH J. (2015): Modeling height-diameter relationships for Norway spruce, Scots pine, and downy birch using Norwegian national forest inventory data. *For. Sci. Tech.*, 11: 44–53.
- SHARMA R.P., VACEK Z., VACEK S. (2016a): Individual tree crown width models for Norway spruce and European beech in Czech Republic. *Forest Ecology and Management*, 366: 208–220.
- SHARMA R.P., VACEK Z., VACEK S. (2016b): Modelling individual tree height to diameter ratio for Norway spruce and European beech in Czech Republic. *Trees*, 30: 4: (online 15 June 2016).
- SCHERRER D., BADER M.K.F., KORNER C. (2011): Drought-sensitivity ranking of deciduous tree species based on thermal imaging of forest canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151: 1632–1640.
- SCHINDLER D., BAUHUS J.R., MAYER H. (2012): Wind effects on trees. *European Journal of Forest Research*, 131: 159–163.
- SCHMIDT M., KIVISTE A., VON GADOW K. (2011): A spatially explicit height-diameter model for Scots pine in Estonia. *European Journal of Forest Research*, 130: 303–315.
- SCHMIDT-VOGT H. (1977): *Die Fichte. Band I. Taxonomie - Verbreitung - Morphologie - Ökologie - Waldgesellschaften.* Verlag Paul Parey, Hamburg and Berlin.
- SCHRÖTER M., HÄRDTLE W., OHEIMB G. VON (2012): Crown plasticity and neighborhood interactions of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in an old-growth forest. *European Journal of Forest Research*, 131: 787–798.
- SCHULZE E. D. (1989): Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest. *Science*, 244(4906): 776–783.

- SCHÜTZ J. P. (1999): Naturnaher Waldbau: gestern, heute, morgen| Near-Natural Silviculture: Past, Present and Future. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen, 150(12): 478–483.
- SCHÜTZ J.P., GÖTZ M., SCHMID W., MANDALLAZ D. (2006): Vulnerability of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forest stands to storms and consequences for silviculture. European Journal of Forest Research, 125: 291–302.
- SCHWAPPACH A. (1893): Wachstum und Ertrag normaler Rotbuchenbestände, Verlag Julius Springer, Berlin, 104.
- SCHWARZ O. (1997): Rekonstrukce lesních ekosystémů Krkonoš. Provozní příručka. Vrchlabí, Správa KRNAP, 174 s.
- SCHWARZ O. et al. (2010): Plán péče o Krkonošský národní park a jeho ochranné pásmo (2010–2020). Část A – Rozbory. Vrchlabí, Správa KRNAP, 179 s.
- SCHWEINGRUBER F.H., ECKSTEIN D., SERRE-BACHET F., BRÄKER O.U. (1990): Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. Dendrochronologia, 8: 8–38.
- SIEGERT N.W., MCCULLOUGH D.G., LIEBHOLD A.M., TELEWSKI F.W. (2007): Resurrected from the ashes: a historical reconstructions of emerald ash borer dynamics through dendrochronological analyses, in: Mastro V., Reardon R., Parra G. (Comps.), Proceedings of the Emerald Ash Borer/Asian Longhorned Beetle Research and Technology Development Meeting. FHTET-2007-04, USDA Forest Service, Morgantown, W.V., pp. 18–19.
- SIITONEN J. (2001): Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. Ecol. Bull., 49: 11–41.
- SIITONEN M., HÄRKÖNEN K., HIRVELÄ H., JÄMSÄ J., KILPELÄINEN H. SALMINEN O., TEURI M. (1996): MELA Handbook 1996 Edition. Finnish Forest Research Institute, Research Papers, 622: 452.
- SIMPSON H. (1949): Measurement of diversity. Nature, 163: 688.
- SKOVSGAARD J.P., THOMSEN I.M., SKOVGAARD I.M., MARTINUSSEN T. (2010): Associations of macroscopic symptoms of crown dieback and other major pests and pathogens in even-aged stands of ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Denmark. For. Pathol., 40: 7–18.
- SLODIČÁK M. (1995): Thinning regime in stands of Norway spruce subjected to snow and wind damage. In: Coutts, M. P., Grace, J. (eds.): Wind and Trees. Cambridge University Press, Cambridge: 436–447.

- SLODIČÁK M., NOVÁK J. (2006): Silvicultural measures to increase the mechanical stability of pure secondary Norway spruce stands before conversion. *Forest Ecology and Management*, 224: 252–257.
- SÖNMEZ T. (2009): Diameter at breast height-crown diameter prediction models for *Picea orientalis*. *Afr. J. Agr. Res.*, 4: 214–219.
- SORRENSEN-COTHERN K.A., FORD E.D., SPRUGEL D.G. (1993): A model of competition incorporating plasticity through modular foliage and crown development. *Ecol. Monogr.*, 63: 277–304.
- SPETICH A. M. (2002): Coarse woody debris of a preresoration shortleaf pinebluestem forest. In: Proceedings of the eleventh biennial southern silvicultural research conference. Outcalt, K. W., (ed.). General Technical Report. SRS-48. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station: 622.
- STANNERS D., BORDEAU P. (1995): Europe's Environment: The Dobris Assessment. Copenhagen: European Environment Agency, 94: 107.
- STERBA H., RÍO M., BRUNNER A., CONDES S. (2014): Effect of species proportion definition on the evaluation of growth in pure vs. mixed stands. *For. Syst.*, 23: 547-559.
- STÖHR A., LÖSCH R. (2004): Xylem sap flow and drought stress of *Fraxinus excelsior* saplings. *Tree Physiol* 24: 169–180.
- STOYAN D., STOYAN H. (1992): *Fraktale Formen und Punktfelder: Methoden der Geometrie-Statistik*. Akademie verlag GmbH, Berlin, 394.
- SUTINEN R., NÄRHI P., HERVA H., PIEKKARI M., SUTINEN M.L. (2010): Impact of intensive forest management on soil quality and natural regeneration of Norway spruce. *Plant Soil*, 336: 421–431.
- SVOBODA M. (2008): Efekt disturbancí na dynamiku horského lesa s převahou smrku ve střední Evropě. *Ochrana přírody*, 1: 31-33.
- SVOBODA P. (1953): *Lesní dřeviny a jejich porosty I. díl*. Praha, SZN: 411.
- SZWAGRZYK J., CZERWCZAK M. (1993): Spatial patterns of trees in natural forests of East Central Europe. *Journal of Vegetation Science*, 4: 469–476.
- SZWAGRZYK J., SZEWCZYK J., BODZIARCZYK J. (2001): Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival. *Forest Ecology and Management*, 141: 237–250.

- SZWAGRZYK J., SZEWCZYK J. (2008): Is natural regeneration of forest stands a continuous process? A case study of an old-growth forest of the Western Carpathians. *Polish Journal of Ecology*, 56 (4): 623–634.
- SZEWCZYK J., SZWAGRZYK J. (2010): Spatial and temporal variability of natural regeneration in a temperate old-growth forest. *Annals of Forest Science*, 67(2): 202.
- SZYMURA T.H., BUSZCZAK M., SZYMURA M. (2010): Structure and dynamics of a mature tree stand in submontane alluvial forest of *Carici ramotae-Fraxinetum* in the Sudety Mts foothills (Lower Silesia, Poland). *Dendrobiology*, 63: 43–51.
- ŠAMONIL P., VRŠKA T. (2007): Trends and cyclical changes in natural fir-beech forest at the northe-western edge of the Carpathians. *Folia Geobot.*, 42: 337–361.
- 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.
- ŠMELKO Š., PÁNEK F., ZANVIT B. (1987): Matematická formulácia systému jednotných výškových kriviek rovnovekých porastov SSR. *Acta Facultatis Forestalis Zvolen*, XXIV: 151–173.
- ŠMELKO Š. (2007): *Dendrometria*. 2<sup>nd</sup> release. Zvolen: Vydavateľstvo TU Zvolen: 409.
- ŠPULÁK O., JURÁSEK A., VACEK S. (2006): Beech with spruce research plots Nad Benzínou 1 and 2 after 25 years. In: *Geoekologické problémy Krkonoš / Geoekologiczne problemy Karkonoszy. Sborník abstraktů referátů a posterů z mezinárodní vědecké konference. Vrchlabí 3. –5. 10. 2006, Krkonošský národní park a Karkonoski park narodowy*: 42.
- ŠPULÁK O., SOUČEK J. (2010): The Sibyla model and development of beech forests affected by air pollution. *Central European Journal of Biology*, 5: 371–383.
- ŠRŮTKA P. et al. (2009): Kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum* /Fr./ Bref. *Sensu lato*). In: Vacek, Simon et al. 2009. *Zakládání a stabilizace lesních porostů na bývalých zemědělských a degradovaných půdách. Lesnická práce. Kostelec nad Černými lesy*: 336–343.
- ŠTEFANČÍK I. (2006): Changes in tree species composition, stand structure, qualitative and quantitative production of mixed spruce, fir and beech stand on Stará Píla research plot. *Journal of Forest Science*, 52 (2): 74–91.

- ŠTÍCHA V., KUPKA I., ZAHRADNÍK D., VACEK S. (2010): Influence of micro-relief and weed competition on natural regeneration of mountain forests in the Šumava Mountains. *Journal of Forest Science*, 56(5): 218–224.
- TAHVANAINEN T., FORSS E. (2008): Individual tree models for the crown biomass distribution of Scots pine, Norway spruce and birch in Finland. *For. Ecol. Manage.*, 255: 455–467.
- TELENIUS B.F. (1999): Stand growth of deciduous pioneer tree species on fertile agricultural land in southern Sweden. *Biomass Bioenergy*, 16: 13–23.
- TEMESGEN H., LEMAY V., MITCHELL S.J. (2005): Tree crown ratio models for multi-species and multi-layered stands of southeastern British Columbia. *For. Chron.*, 81: 133–141.
- TER BRAAK, ŠMILAUER (2002): CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Ithaca, NY, USA (www.canoco.com): Microcomputer Power.
- TESAŘ V. (1981): Vztah krkonošských lesů a lesního hospodářství k imisím. *Opera Corcontica*, 18: 53–68.
- TESAŘ V., TEMMLOVÁ B. (1971): Olistění stromů jako kritérium pro hodnocení stavu porostů v imisním území. *Lesnictví*, 17: 1017–1032.
- THIBAUT A., CLAESSENS H., RONDEUX J. (1998): Construction de tarifs de cubage d'arbres pour l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa* L. Gaertn). *Biotechnologie, agronomie, société et environnement*, 2: 203–214.
- THORPE H.C., ASTRUP R., TROWBRIDGE A., COATES K.D. (2010): Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. *For. Ecol. Manage.*, 259: 1586–1596.
- TOBITA H., HASEGAWA S.F., TIAN X., NANAMI S., TAKEDA H. (2010): Spatial distribution and biomass of root nodules in a naturally regenerated stand of *Alnus hirsuta* (Turcz.) var. *Sibirica*. *Symbiosis*, 50: 77–86.
- TOLASZ R., MÍKOVÁ T., VALERIÁNOVÁ T., VOŽENÍLEK V. ed. (2007): Climate atlas of Czechia. Czech Hydrometeorological Institute and Palacký University, Olomouc.
- TOMÁŠEK M., ZUSKA V. (1983): Půdní poměry. In: *Krkonošský národní park*. Praha, SZN: 59–62.
- TROTSIUK V., HOBI M.L., COMMARMOT B. (2012): Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). *Forest Ecology and Management*, 265: 181–190.



- TUROK J., ERIKSON G., KLEINSCHMIT J., CANGER S. (1996): Noble Hardwoods Network. Report of the first meeting. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, p. 172.
- ÚHÚL (2003): Inventarizace lesů, Metodika venkovního sběru dat. Brandýs nad Labem: 136.
- ULBRICOVÁ I., REMEŠ J., ZAHRADNÍK, D. (2006): Development of the spruce natural regeneration on mountain sites in the Šumava Mts. *Journal of Forest Science*, 52(10): 446–456.
- ULRICH B., MAYER R., KHANNA P.K. (1980): Chemical changes due to acid precipitation in a loess derived soil in central Europe. *Soil Sci.*, 130: 193–199.
- ÚRADNÍČEK L., MADĚRA P., TICHÁ S., KOBLÍŽEK J. (2009): Dřeviny České republiky. Lesnická práce s. r. o., Kostelec nad Černými lesy.
- URBAN J., REBROŠOVÁ K., DOBROVOLNÝ L., SCHNEIDER J. (2010): Allometry of four European beech stands growing at the contrasting localities in small-scale area. *Folia Oecologica*, 37: 103-112.
- URI V., LÖHMUS K., KIVISTE A., AOSAAR J. (2009): The dynamics of biomass production in relation to foliar and root traits in a grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench) plantation on abandoned agricultural land. *Forestry*, 82:61–74.
- URI V., LÖHMUS K., MANDER Ü., OSTONEN I., AOSAAR J., MADDISSON M. et al. (2011): Long-term effects on nitrogen budget of a short-rotation grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench) forest in abandoned agricultural land. *Ecological Engineering*, 37: 920–930.
- VACEK S. (1981): Kvalita fruktifikace autochtonní horské smrčiny v Krkonoších. In: *Práce VÚLHM*, 59: 135–154.
- VACEK S. (1982): Analýza horizontální struktury autochtonní horské smrčiny. In: *Práce VÚLHM*. 61. Jíloviště - Strnady, VÚLHM: 101–122.
- VACEK S. (1983): Morfologická proměnlivost autochtonních smrkových populací v Krkonoších. *Lesnictví*, 29(4): 265–284.
- VACEK S. (1987): Morfologická proměnlivost buku lesního v Krkonoších. *Zpr. lesn. výzk.*, 32 (4): 1–6.
- VACEK S. (1990): Analýza autochtonních smrkových populací na strmé stráni v Krkonoších. *Opera Corcontica*, 27: 59–103.
- VACEK S. (1992): Symptomy poškození smrku obecného (*Picea abies* /L./ Karst.). *Opera Corcontica*, 29: 183–189.

- VACEK S. (1994): Dynamika poškození smrkových a bukových porostů v CHKO Orlické hory. II. Vegetační změny. In: Příroda. Sborník prací z ochrany přírody. Sv. 1. Monitoring vybraných přirozených společenstev a populací rostlinných indikátorů v České republice. Praha, Český ústav ochrany přírody: 167–175.
- VACEK S., MAREŠ V. (1984): Morfologická proměnlivost smrkových populací podle šišek v Orlických horách. In: Práce VÚLHM. 65/2. Jíloviště - Strnady, VÚLHM: 253–303.
- VACEK S., JURÁSEK A. (1985): Olistění jako kritérium hodnocení zdravotního stavu bukových porostů pod vlivem imisí. Lesnictví, 31: 579–600.
- VACEK S., MAREŠ V. (1985): Morfologická proměnlivost a kvalita bukvic ze semenných let 1982–1984. Práce VÚLHM, 66: 45–73.
- VACEK S., LEPŠ J. (1987): Changes in the horizontal structure in a spruce forest over a 9-year period of pollutant exposure in the Krkonoše Mountains, Czechoslovakia. For. Ecol. Manage., 22(3–4): 291–295.
- VACEK S., MAREŠ V. (1987): Morfologická proměnlivost a kvalita bukvic v různých imisně ekologických poměrech. Lesnická práce, 66( 6): 254–258.
- VACEK S., VAŠINA V., MAREŠ V. (1987): Analýza autochtonních smrkobukových porostů SPR V Bažinkách. Opera Corcontica, 24: 95–132.
- VACEK S., VAŠINA V., BALCAR Z. (1988): Analýza autochtonních bukových porostů SPR Rýchory a Boberská stráň. In: Opera Corcontica, 25: 13–55.
- VACEK S., LEPŠ J. (1991): Použití Leslieho matic pro predikci vývoje smrkových porostů pod vlivem imisí. Lesnictví, 37 (2): 133–150.
- VACEK S., PODRÁZSKÝ V. (1992): Obnova a stabilizace zvláště chráněných území: NPR Bukačka, PR Pod Vrchmezím, PR Komáří vrch, PR Černý důl. Zpráva pro CHKO Orlické hory. Opočno, VÚLHM – VS: 49.
- VACEK S., CHROUST L., SOUČEK J. (1994): Analýza autochtonních bukových porostů SPR Rýchory a Boberská stráň. Opera Corcontica, 25: 13–55.
- VACEK S., LEPŠ J. (1996): Spatial dynamics of forest decline: the role of neighbouring trees. Journal of Vegetation Science, 7: 789–798.
- VACEK S., PODRÁZSKÝ V., PELC F. (1996): Ekologické poměry, skladba a management komplexu Jizerskohorských bučin. Lesnictví, 42(1): 20–34.
- VACEK S., SOUČEK J. (2001): Přirozená obnova v horských lesích Sudet. In: Současné otázky pěstování horských lesů. Sborník z 3. česko-slovenského vědeckého

- sympozia. Opočno, 13. 9.–14. 9. 2001. Slodičák, M., Novák, J. (eds), Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 239–248.
- VACEK S., MATĚJKA K. (2003): Vegetation changes in beech and spruce stands in the Orlické hory Mts in 1951-2001. *Journal of Forest Science*, 49(10): 445–473.
- VACEK S., SIMON J., REMEŠ J. et al. (2007): Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o.: 447.
- VACEK S., VACEK Z., SCHWARZ O. et al. (2009): Obnova lesních porostů na výzkumných plochách v národních parcích Krkonoš. 1<sup>st</sup> Ed. *Folia forestalia Bohemica*. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o.: 11: 288.
- VACEK S., KREJČÍ F. et al. (2009): Lesní ekosystémy v národním parku Šumava. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o.: 512.
- VACEK S., MATĚJKA K. (2010): Health status of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. *Journal of Forest Science*, 56(11): 555–569.
- VACEK S., VACEK Z., SCHWARZ O. et al. (2010): Struktura a vývoj lesních porostů na výzkumných plochách v národních parcích Krkonoš. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o.: 720.
- VACEK S., VACEK Z., BÍLEK L., NOSKOVÁ I., SCHWARZ O. (2010): Structure and development of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts.. *Journal of Forest Science*, 56 (11): 518–530.
- VACEK S., HEJCMANOVA P., HEJCMAN M. (2012): Vegetative reproduction of *Picea abies* by artificial layering at the ecotone of the alpine timberline in the Giant (Krkonoše) Mountains, Czech Republic. *For. Ecol. Manage.*, 263:199–207.
- 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(3): 799–810.
- VACEK S., MOUCHA et al. (2012): Péče o lesní ekosystémy v chráněných územích ČR. Praha: Ministerstvo životního prostředí: 884.
- VACEK S., BÍLEK L., SCHWARZ O., HEJCMANOVÁ P., MIKESKA M. (2013a): Effect of Air Pollution on the Health Status of Spruce Stands, A Case Study in the Krkonoše Mountains, Czech Republic. *Mountain Research and Development*, 33(1): 40–50.
- VACEK Z., VACEK S., REMEŠ J., ŠTEFANČÍK I., BULUŠEK D., BÍLEK L. (2013b): Struktura a modelový vývoj lesních porostů v NPR Trčkov – CHKO Orlické hory, Česká republika. *Lesnický časopis – Forestry Journal*, 59(4): 249–264

- VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., KRÁL J., REMEŠ J., BULUŠEK D., KRÁLÍČEK I. (2014a): Ungulate Impact on Natural Regeneration in Spruce-Beech-Fir Stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlické Hory Mountains, Case Study from Central Sudetes. *Forests*, 5(11): 2929–2946.
- VACEK Z., KRÁL J., VACEK S. (2014b): Vliv zvěře na strukturu a přirozenou obnovu bukosmrkových porostů v Orlických horách. In: Štefančík I. (ed.), *Proceedings of Central European Silviculture, Štrbské Pleso (Slovakia), 9–10 September 2014, Sborník příspěvků*, p. 206–212.
- VACEK S., VACEK Z., PODRÁZSKÝ V., BÍLEK L., BULUŠEK D., ŠTEFANČÍK I., REMEŠ J., ŠTÍCHA V., AMBROŽ R. (2014c): Structural Diversity of Autochthonous Beech Forests in Broumovské Stěny National Nature Reserve, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science*, 131(4): 191-215.
- VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., REMEŠ J., ŠTEFANČÍK I. (2015a): Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology*, 73: 33–45.
- VACEK Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., BÍLEK L., ŠTEFANČÍK I., MOSER W. K., BULUŠEK D., KRÁL J., REMEŠ J., KRÁLÍČEK I. (2015b): Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. *Polish Journal of Ecology*, 63(2): 233–246.
- VACEK S., HŮNOVÁ, I., VACEK, Z., HEJCMANOVÁ, P., PODRÁZSKÝ, V., KRÁL, J., PUTALOVÁ T., MOSER, W. K. (2015c): Effects of air pollution and climatic factors on Norway spruce forests in the Orlické hory Mts. (Czech Republic), 1979–2014. *European Journal of Forest Research*, 134(6): 1127–1142.
- VACEK S., VACEK Z., BÍLEK L., HEJCMANOVÁ P., ŠTÍCHA V., REMEŠ J. (2015d): The dynamics and structure of dead wood in natural spruce-beech forest stand – a 40 year case study in the Krkonoše National Park. *Dendrobiology*, 73: 21–32.
- VACEK S., BULUŠEK D., VACEK Z., BÍLEK L., SCHWARZ O., SIMON J., ŠTÍCHA V. (2015e): The role of shelterwood cutting and protection against game browsing for the regeneration of silver fir. *Austrian Journal of Forest Science*, 132 (1): 81–102.
- VACEK S., VACEK Z., BULUŠEK D., PUTALOVÁ T., SARGINCI M., SCHWARZ O., ŠRŮTKA P., PODRÁZSKÝ V., MOSER W.K. (2015f): European Ash (*Fraxinus excelsior* L.) dieback: Disintegrating Forest in the Mountains Protected areas, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science*, 132 (4): 203-222.

- VACEK Z., VACEK S., PODRÁZSKÝ V., KRÁL J., BULUŠEK D., PUTALOVÁ T., BALÁŠ M., KALOUSKOVÁ I., SCHWARZ O. (2016): Structural diversity and production of alder stands on former agricultural land at high altitudes. *Dendrobiology*, 75: 31-44.
- VALENTA, H. (1973): Státní přírodní rezervace Bažiny v Krkonoších. *Informace ÚHÚL*, 16: 1/2: 25–26.
- VALINGER E., FRIDMAN J. (2011): Factors affecting the probability of windthrow at stand level as a result of Gudrun winter storm in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 262: 398–403.
- VALTÝNI J., JAKUBIS M. (1999): Lesnícke meliorácie a zahrádzanie bystrín. *Technická univerzita Zvolen*, 270 s.
- VAN DER MAAREL E. (1996): Vegetation dynamics and dynamic vegetation science. *Acta Bot. Neerl.* 45(4): 421–442.
- VAN DER MEER P.J., BONGERS F. (1996): Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. *J. Ecol.*, 84: 19–29.
- VAN GILS H., BATSUKH O., ROSSITER D., MUNTHALI W., LIBERATOSCIOLI E. (2008): Forecasting the pattern and pace of *Fagus* forest expansion in Majella National Park, Italy. *Applied Vegetation Science*, 11: 539–546.
- VANCLAY J.K. (1994): Modelling forest growth and yield. Applications to mixed tropical forests. CAB International, Oxon, U.K., pp. 312.
- VANČURA K., RABEN G., GORZELAK A., MIKULOWSKI M., CABOUN V., OLEKSYN J. (2000): Impacts of air pollution on the forests of Central and Eastern Europe. In: Innes, J.L., Oleksyn, J. (Eds.), *Forest Dynamics in Heavily Polluted Regions (IUFRO Research Series 1)*. CABI Publishing, Wallington, UK, 121–146.
- VÁVROVÁ E., CUDLÍN O., VAVŘÍČEK D., CUDLÍN P. (2009): Ground vegetation dynamics in mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) forests recovering after air pollution stress impact. *Plant Ecol.*, 205: 305–321.
- VEBLEN T. (1992): *Regeneration dynamics*. Chapman and Hall, London, pp 152-187.
- VEJLUPEK M. (1986): Strukturní stavba polické a svatoňovicko-hronovské pánve. *Věstník Ústředního ústavu geologického*, 61: 139–148.
- VODDE F., JÖGISTE K., GRUSON L., ILISSON T., KÖSTER K., STANTURF J. (2010): Regeneration in windthrow areas in hemiboreal forests: the influence of microsite on the height growths of different tree species. *Journal of Forest Research*, 15: 55–64.

- VON OHEIMB G., WESTPHAL C., TEMPEL H., HÄRDTLE W. (2005): Structural pattern of a near-natural beech (*Fagus sylvatica*) forest (Serrahn, northeast Germany). *For. Ecol. Manage.*, 212: 253–263.
- VON OHEIMB G., WESTPHAL C., HÄRDTLE W. (2007): Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*). *European Journal of Forest Research*, 126(3): 359370.
- VOSPERNIK S., MONSERUD R.A., STERBA H. (2010): Do individual-tree growth models correctly represent height:diameter ratios of Norway spruce and Scots pine? *Forest Ecology and Management*, 260: 1735–1753.
- VRŠKA T., HORT L., ODEHNALOVÁ P., ADAM D., HORAL D. (2001): Boubín virgin forest after 24 years (1972–1996) - Development of tree layer. *J. For. Sci.*, 47: 439–456.
- VRŠKA T., ADAM D., HORT L., KOLÁR T., JANÍK D. (2009): European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians – A developmental cycle or a linear trend induced by man? *For. Ecol. Manag.*, 258: 347–356.
- VUOKILA Y. (1965): Tilapäiskoealoihin perustuvat yhtälöt männyn kasvu- ja tuottotaulukoita varten *Comm. Inst. Forestalis Fenniae*, 60(4): 86.
- WAGNER S., COLLET C., MADSEN P., NAKASHIZUKA T., NYLAND R.D., SAGHEB-TALEBI K. (2010): Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects. *Forest Ecology and Management*, 259: 2172–2182.
- WAGNEROVÁ Z. (1976): Inventarizační průzkum flóry a vegetace státní přírodní rezervace” Černý důl” v Orlických horách. *Příroda*, 8: 93–108.
- WALLENTIN C., NILSSON U. (2014): Storm and snow damage in a Norway spruce thinning experiment in southern Sweden. *Forestry*, 87: 229–238.
- WEISKITTEL A. R., HANN D. W., KERSHAW JR J. A., VANCLAY J. K. (2011): *Forest growth and yield modeling*. John Wiley & Sons.
- WIEDEMANN E. (1932): Die Rotbuche 1931, *Mitt. a. Forstwirtschaft und Forstwissenschaft*, 3. Jg., H. 1: 189.
- WIEDEMANN E. (1939): Ertragskundliche Fragen des gleichaltrigen Mischbestandes aus der Preußischen Versuchsanstalt. *Der deutsche Forstwirt*, 51.
- 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, Green World Research, 56 p.

- WOLF A. (2005): Fifty year record of change in tree spatial patterns within a mixed deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 215: 212–223.
- WONN H.T., O'HARA K.L. (2001): Height: diameter ratios and stability relationships for four northern rocky mountain tree species. *Western Journal of Applied Forestry*, 16: 87-94.
- WU J., JENERETTE G.D., DAVID J.L. (2003): Linking land-use change with ecosystem processes: a hierarchical patch dynamic model. In *Integrated land use and environmental models* (pp. 99-119). Springer Berlin Heidelberg.
- YAMAGUCHI D.K. (1991): A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Can. J. For. Res.*, 21 (3): 414–416.
- YAMAMOTO S.I. (2000): Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research*, 5(4): 223–229.
- ZAHRADNÍK D., VACEK S., BÍLEK L., NOSKOVÁ I., VACEK Z. (2010): Horizontal structure of forest stands on PRP in the Krkonoše Mts. and its development. *Journal of Forest Science*, 56 (11): 531–540.
- ZACH J. (2001): Využití matematického modelování při zpracování LHP. In: *Nová strategie zpracování lesních hospodářských plánů. Sborník referátů.* LDF MZLU Brno.
- ZEIBIG A., DIACI J., WAGNER S. (2005): Gap disturbance patterns of a *Fagus sylvatica* virgin forest remnant in the mountain vegetation belt of Slovenia. *Forest Snow and Landscape Research*, 79: 69–80.
- ZEIBIG A., DIACI J., WAGNER S. (2005): Gap disturbance patterns of a *Fagus sylvatica* virgin forest remnant in the mountain vegetation belt of Slovenia. *Forest Snow and Landscape Research*, 79: 69–80.
- ZIELONKA T., NIKLASSON M. (2001): Dynamics of dead wood and regeneration pattern in natural spruce forest in the Tatra Mountains, Poland. *Ecological Bulletins*, 49: 159–163.
- ZLATNÍK A. (1953): *Fytocenologie lesa. Část I.*, VŠZ, Brno.
- ZLATNÍK A. (1970): *Lesnická botanika speciální.* SZN, Praha: 667.
- ZUBRÍK M. (1994): Kôrovnică kaukazská – významný škodca jedle. *Les*, 50 (8): 21–22.

## 10. Seznam zkratek

A	Hopkins-Skellamův index shluku
AK model	vývojový model podle Angelstaa a Kuuluvainena
ANOVA	analýza rozptylu
AOPK	Agentura ochrany přírody a krajiny
Ap	Arten-profil index
B	index celkové porostní diverzity
CC	stromová vrstva
CW	šířka koruny
ČR	Česká republika
ČZU	Česká zemědělská univerzita
D <sub>1</sub>	Marfalefův index druhové bohatosti
D <sub>2</sub>	Menhinickův index druhové bohatosti
DBH	výčetní tloušťka
E <sub>1</sub>	Pielouův index druhové vyrovnanosti
E <sub>2</sub>	Hillův index druhové vyrovnanosti
FLD	Fakulta lesnická a dřevařská
H'	Shannonův index druhové heterogenity
HDR	štíhlostní kvocient
HSD test	test významných rozdílů
CHKO	chráněná krajinná oblast
ICS	David-Moorův index velikosti klastru
IUCN	Mezinárodní svaz ochrany přírody
IUFRO	Mezinárodní unie lesnických výzkumných organizací
KRNAP	Krkonošský národní park
LHC	lesní hospodářský celek
LHP	lesní hospodářský plán
LVS	lesní vegetační stupeň
MŠMT	Ministerstvo školství, mládeže a tělovýchovy
MZe	Ministerstvo zemědělství
NP	národní park
NPR	národní přírodní rezervace
NPV	Národní program výzkumu



OL model	vývojový model podle Olivera a Larsona
PCA	analýza hlavních komponent
PL	Polsko
PLO	přírodní lesní oblast
PR	přírodní rezervace
R	Clark-Evansův agregační index
$R^2$	koeficient determinace
RMSE	střední kvadratická chyba
SD	směrodatná odchylka
SE	střední chyba průměru
SK	Slovensko
SLT	soubor lesních typů
$TM_d$	Füldnerův index tloušťkové diferenciacie
$TM_h$	Füldnerův index výškové diferenciacie
TVP	trvale výzkumná plocha
UA	Ukrajina
ÚHÚL	Ústav pro hospodářskou úpravu lesů
$\alpha$	Pielou-Montfordův index nenáhodnosti
$\lambda$	Simpson index druhové heterogenity

## 11. Příloha

Příloha 1: Přehled základních charakteristik trvalých výzkumných ploch ve velkoplošných chráněných územích v Sudetské soustavě

Název plochy	Lesní správa	Porost	Dřevina	Věk	Výška (m)	DBH (cm)	Zásoba (m <sup>3</sup> ·ha <sup>-1</sup> )	Nadmořská výška (m)	Expozice	Sklon (stupně)	Lesní typ	Pásmo ohrožení	Geologický podklad	Půda
<b>NP Krkonos</b>														
1	U Tunelu	Harrachov	221 A13/2a	BK SM	132/22	27 26	382 45	730	JZ	26	6N4	D	biotická žula	kambizem
2	Vilémov	Rokytnice	415 B17/2	SM BK MD	173/19	28 27 33	198 128 22	600	JZ	22	5Y0	C	svor fylit	ranker
3	U Lubošské bystřiny	Harrachov	514 A2a/1a	KOS SMP SM	23/17	1 2		1 150	JZ	22	8Y0	B	biotická žula	podzol
4	Pod Voseckou boudou	Harrachov	511 A17/4/1	SM	224/47/11	18	178	1 180	JZ	12	8G3 (8R1)	A	biotická žula	organozem, glej
5	Pod Lysou horou	Harrachov	508 B17/1a	SM	243/11	22	237	1 130	S	17	8G3	B	biotická žula	glej
6	Bažinky 2	Rezek	311 A17/4/1a	BK SM	223/39/17	30 31	260 280	1 060	V	22	7S1	C	rula, fylit	kryptopodzol
7	Bažinky 1	Rezek	311 A17/4/1a	SM BK	223/39/17	30 31	255 39	940	V	24	6S1	C	rula	kambizem
8	Nad Benzinou 2	Rezek	306 C16/1a	BK SM	158/10	20 26	220 35	1 190	JZ	24	7K1	B	biotická žula	kryptopodzol
9	Nad Benzinou 1	Rezek	306 C17/3b/1a	SM BK	186/30/10	23 22	40 240	1 170	JZ	17	7K1	B	biotická žula	kryptopodzol
10	Pod Vysokým Kolem	Spindlerův Mlýn	103 E17/1d	SM	188/12	20	172	1 240	J	16	8N1	B	biotická žula	podzol, glej
11	Stmá stráň A	Spindlerův Mlýn	117 B17/1	SM KOS	226/16	17	162	1 220	SV	29	8Z4	B	biotická žula	podzol
12	Stmá stráň B	Spindlerův Mlýn	117 B17/1	SM KOS	226/16	17	162	1 170	SV	26	8Z4	B	biotit. žula	podzol
13	Stmá stráň C	Spindlerův Mlýn	117 C17/1b	SM	233/10	22	197	1 120	SV	23	8F1	B	biotit. žula	podzol
14	Stmá stráň D	Spindlerův Mlýn	117 C1a	SM BK JR BRP KL OLZ	11			1 050	SV	24	8F1	B	biotit. žula	podzol
15	Stmá stráň E	Spindlerův Mlýn	117 C1a	SM BK JR	11			990	SV	22	8N1	B	biotit. žula	podzol



32	U Hadí cesty E	Svoboda nad Úpou	542 B14/6a/1c	BK	140/62/15	26	41	313	760	SV	35	5B9 (5A1)	D		metadiabaz	kambizem
33	Nad Benzínou 3	Rezek	306 B12	KL KOS SM JRO	124	1	35	34	1310	JZ	21	9K2	A		biotická žula	kambizem
34	Liščí hora	Černý důl	405 B15a/4	SM	149/43	7	15	15	1310	JZ	16	9K2	A		svor, fylit	podzol
35	Chojník – bučina	KPN	213j	BK SM	171/22/10	28	51	420	580	SZ	15	4B1	D		biotická žula	kambizem
36	Chojník – jedlová bučina	KPN	213f	SM, JD BK BO	118/27/10	28	39	207	520	S	16	4S1	D		biotická žula	kambizem
37	Chojník – reliktní bor	KPNP	213g	BO BK	191/22/11	19	42	179	470	SV	22	0Z0	D		biotická žula	ranker
38	Lomniczka – bučina	KPN	38k	BK SM	120/94/3	22	36	213	1 040	Z	25	6K1	B		svor, fylit	kryptopodzol
39	U Sněžného potoka	Svoboda nad Úpou	549 C16/1	BK KL JS JL OL	151/7	28	50	110	650	SV	14	5V3	D		fylit	glej
40	U Antoninova údolí	Svoboda nad Úpou	517 A11	JD MD KL JS	107	28	33	25	540	JZ	4	5D5	D		fylit	kambizem
41+	U Lysečinského potoka 1	Svoboda nad Úpou	631 B5a	SM KL BR JR OL	47	15	17	167	890	V	9	6K1	C		fylit	glej
42	Nad Lysečinským potokem	Svoboda nad Úpou	631 D5	SM JS OL	48	19	22	175	850	JV	24	6D2	C		fylit	glej
43+	U Lysečinského potoka 2	Svoboda nad Úpou	631 D5	SM JS OL	48	19	22	175	835	JV	13	6D2	C		fylit	glej
44+	U Lysečinského potoka 3	Svoboda nad Úpou	634 A11/5b/1b	SM JS	103/49/2	29	35	42	785	J	5	6L6	C		fylit	glej
45	Jánské Lázně 1	Svoboda nad Úpou	130 A11/3/1	SM JD MD BK	112/31/12	28	36	301	730	JZ	20	6K1	D		fylit	kambizem
46	Jánské Lázně 2	Svoboda nad Úpou	133 A10/2/1	SM JD MD BK	103/26/9	27	37	256	670	SV	18	6K1	D		fylit	kambizem

47	Pod Dvoračkami 1	Rezek	430A17/1c	KL OL	165/10	25 23	35 34	60 5	1 000	JZ	25	7F1	C	žula	kryptopodzol
48	Pod Dvoračkami 2	Rezek	430A17/1c	SM BK KL	165/10	27 24 25	43 38 38	56 192 13	1 000	JZ	26	7F1	C	žula	kryptopodzol
49	Pod Dvoračkami 3	Rezek	429A17/1c	SM BK	172/7	26 23	40 32	61 214	1 030	JV	30	7F1	C	žula	kryptopodzol
50	Pod Janovou cestou 2	Rokytnice	414 A16/1d	SM BK KL JL	151/8	32 29 28 28	37 38 36 38	48 258 15 6	600	JZ	15	5A1	C	fyilit	kambizem
51	Pod Janovou cestou 1	Rokytnice	413 A13b/1d	SM BK KL	121/8	32 28 25	37 34 28	375 99 5	590	JZ	17	5S9	C	fyilit	kambizem
52	Nad Janovou cestou 2	Rokytnice	413 A10/1b	SM BK KL BR	97/7	28 26 20 25	33 30 23 30	284 88 10 4	620	JZ	12	5S1	C	fyilit	kambizem
53	Nad Janovou cestou 1	Rokytnice	413 A10/1b	SM BK KL BR	97/7	28 26 20 25	33 30 23 30	284 88 10 4	620	Z	13	5S1	C	fyilit	kambizem
54	U Jeleních pramenů	Rokytnice	411 B12/1b	SM MD BK	120/19	28 32 24	34 43 38	379 8 5	710	SZ	6	6K4	C	fyilit	kryptopodzol
55	U Zraceného	Rokytnice	409 A13/1c	SM	130/19	26	33	404	720	SZ	8	6K4	C	fyilit	kryptopodzol
56	Za Orlí skalou	Rokytnice	412 E12/3a/1b	BK SM KL	128/39/19	28 31 26	36 38 34	184 210 15	680	JZ	12	6S2	D	kvarcit	kambizem
57	U Orlí skály	Rokytnice	412 C13/2	SM BK	130/24	31 27	37 35	395 79	700	JZ	32	6N1	C	kvarcit	ranker
58	Před Orlí skalou	Rokytnice	412 D13/1b	BK SM KL	136/19	28 31 26	35 40 33	266 53 30	650	J	14	6S2	D	kvarcit	kambizem
59	Nad Černou ručejí	Harrachov	218 A13a/1d	SM BK JD	130/12	28 24 28	37 40 40	325 6 4	710	JZ	18	6K4	D	žula	kryptopodzol
60	Nad Benzíňou 4	Rezek	306 B12	KOS SM JRO	124	1 7 5	16 9	2	1310	JZ	21	9K2	A	biotitická žula	kambizem
61	Suchý důl 1	Horní Mařšov	642 C6a	KL JS OL	55	19 17 19 18	20 18 19 19	185 39 9 16	885	SV	14	6V9 (6D2)	C	fyilit	glej





12	Trčkov 7	Mansfeld	122 C12	SM	160	32	62	136	800	SV	14	6S2	C	brídlice	kryptopodzol
13*	Černý důl 1	Rychnov nad Kněžnou	535F 17/7/3	SM BK JD	111 147 126 169	35 16 12 18	51 34 23 48	665 220 181 78	800 835	JV	12	6S <sub>2</sub>	C	krystalické brídlice	kambizem
14*	Černý důl 2	Rychnov nad Kněžnou	535F 17/7/3	SM BK JD	156 140 170	17 13 36	38 26 74	207 300 50	820	JV	12	6S <sub>2</sub>	C	ortorula	kambizem
15	Jelení lázeň	Kolowratské lesy		SM	68	6	14	70	1 075	J	1	8R, 8T	B	svory, živcové svory	organozem
16	Koruna	Kolowratské lesy		SM	92	8	29	100	1 095	V	7	8Z	B	krystalické brídlice	podzol
17	U Kunštátské kaple	Kolowratské lesy	23D11/2b	SM	84/22	5	12	30	1 035	JZ	2	8R, 8T	B	krystalické brídlice	organozem
18	Číhalka 1	SL CK Mansfeld	421E5	SM JD BK	49 49 49	16 17 17	23 26 25	222 127 11	780	JV	7	6K2	C	svorová rula, svor	kryptopodzol
19	Číhalka 2	SL CK Mansfeld	421E5	SM JD JR	49 49 49	17 14 14	27 21 20	171 128 25	800	JV	5	6K2	C	svorová rula, svor	kryptopodzol
20	Rokytnice 1	Rychnov nad Kněžnou	318A7	KL BK	65 65	17 12	31 25	392 52	605	SZ	15	5F1 (5A3)	C	svor	kambizem
21	Rokytnice 2	Rychnov nad Kněžnou	318 A7	KL SM	65 65	23 15	33 23	254 14	595	SZ	16	5F1 (5A3)	C	svor	kambizem
22	Nad Neratovem	Rychnov nad Kněžnou	431A9	KL BK	75 92	23 18	28 32	375 121	800	SV	12	6A3	C	rula	kambizem
23	Uhřínov	Rychnov nad Kněžnou	513E9	KL BK	79 94,5	20 12	31 25	392 52	645	SZ	18	5A3	C	svor	kambizem
24	Neratov 1	Rychnov nad Kněžnou	429C 5	SM MD	59 59	26 29	41 38	380 100	620	JV	7	6S1	C	ortorula	kryptopodzol
25+	Neratov 2	Rychnov nad Kněžnou	429B 5a	OL	53	22	27	344	680	JV	5	6S1	C	ortorula	kryptopodzol
26	Neratov 3	Rychnov nad Kněžnou	429B 5b	SM	59	26	37	625	690	JV	8	6S1	C	ortorula	kryptopodzol
27	Neratov 4	Rychnov nad Kněžnou	423 D6	SM MD	53 53	24 24	31 32	75 240	760	V	5	6K6	C	ortorula	kryptopodzol
28	Neratov 5	Rychnov nad Kněžnou	424B 10	SM	105	28	42	505	780	SV	14	6K5	C	ortorula	kryptopodzol
29	Neratov 6	Rychnov nad Kněžnou	432C 6	BR JS OL	51 51 51	24 11 19	28 11 29	112 44 71	660	V	20	6D2	C	ortorula	kryptopodzol
30	Neratov 7	Rychnov nad Kněžnou	432B 5b/3	BR SM	45 30	23 12	25 17	158 147	710	SV	15	6S4	C	ortorula	kryptopodzol



### CHKO Lužické hory

1	Jezevčí vrch 1	Rumburk	212A 16/5	BK	153	20	50	460	490	JZ	16	4S5	C	znělec, čedič	kambizem
2	Jezevčí vrch 2	Rumburk	213B 17/6	BK	176	18	36	450	600	J	14	5B6	C	znělec, čedič	kambizem
3	Jezevčí vrch 3	Rumburk	213D 16/1c	BK	153	28	40	390	595	JV	18	5B6	C	znělec, čedič	kambizem
4	Jezevčí vrch 4	Rumburk	213B 16/1a	BK	157	27	40	220	640	JV	12	5A1	C	znělec, čedič	kambizem

### CHKO Jizerské hory

1	JH bučiny A	Frydlant v Čechách	428B 17	BK	167	28	47	490	590	V	35	5Z9	C	žula	kambizem
2	JH bučiny B	Frydlant v Čechách	420D 17	BK	196	29	64	530	680	Z	30	5Y2	C	žula	kambizem
3	JH bučiny C	Frydlant v Čechách	429C 16/4	BK	157/33	17	21	500	610	S	35	5N1	C	žula	kambizem
4	JH bučiny D	Frydlant v Čechách	430B 17b/3b	BK	187	28	46	690	690	SZ	10/40	5N1	C	žula	kambizem
5	JH bučiny E	Frydlant v Čechách	439C 17/2	BK	167	30	57	500	700	SZ	25	6Y1	C	žula	kambizem
6	JH bučiny F	Frydlant v Čechách	439C 17/2a	BK	167	26	50	700	580	SZ	20/35	5Y1	C	žula	kambizem
7	JH bučiny G	Frydlant v Čechách	215A 16b/3b	BK	161/7-32	26	52	710	680	J	30	5Y2	C	žula	kambizem
8	JH bučiny H	Frydlant v Čechách	215A 16b/3b	BK	161/7-32	23	40	450	840	J	40	6Y2	C	žula	kambizem
9	Paličník 1	Frydlant v Čechách	224 A 17	BK	172	31	48	630	665	JZ	28	6Y2	C	žula	kambizem
10	Paličník 2	Frydlant v Čechách	224 B17	BK	194	22	66	740	765	JZ	32	6Y2	C	žula	kambizem
11	Paličník 3	Frydlant v Čechách	224 B17	BK	194	24	60	720	835	JZ	30	6Y2	B	žula	kambizem
12	Ptačí kupy 1	Frydlant v Čechách	466A101/16/3a/2a	BK	145	18	38	300	920	S	4	6K7	B	žula	kambizem
13	Ptačí kupy 2	Frydlant v Čechách	466A101/16/3a/2a	BK	145	17	36	230	920	S	4	6K7	C	žula	kambizem
14	Stržový vrch 1	Frydlant v Čechách	551B 17	BK	170	25	49	460	500	V	20	5N2	B	žula	kambizem
15	Stržový vrch 2	Frydlant v Čechách	551C 17	BK	170	28	50	480	670	V	18	5N2	C	žula	kambizem
16	Stržový vrch 3	Frydlant v Čechách	551C 17	BK	170	28	43	440	711	V	3	5N2	C	žula	kambizem
17	Stolpýchy	Frydlant v Čechách	451A 13	BK	125	28	42	460	480	S	10	5A	C	žula	kambizem

### CHKO Jeseníky

1	Praděd 1	Karlovice	662A 17/8/2a	SM JR	172 120	27 25	55 22	273 46	1160	JV	11	8Z	B	svor, fyjit	podzol
---	----------	-----------	--------------	----------	------------	----------	----------	-----------	------	----	----	----	---	----------------	--------

<b>2</b>	Pradéc 2	Karlovice	658B 14	SM	136	31	46	470	1120	JV	13	8K	B	svor, fylit	podzol
<b>3</b>	Bučina pod Františkovou myslivnou 1	Loučná nad Desnou	406 C 17/2b/0p	BK KL	172 160	32 25	50 44	356 32	990	SZ	18	7K	C	migmatit, pararula	kambizem
<b>4</b>	Bučina pod Františkovou myslivnou 2	Loučná nad Desnou	406 D 12	BK SM KL	118 118 118	31 28 33	45 39 40	357 32 13	1010	SZ	21	7K	C	migmatit, pararula	kryptopodzol
<b>5</b>	Jelení bučina 1	Karlovice	606 B 17/3	SM BK KL	168 168 168	33 24 27	98 18 49	61 202 53	840	JZ	22	6S	C	rula	kambizem
<b>6</b>	Jelení bučina 2	Karlovice	607 A 7	SM BK	70 70	28 23	35 22	821 6	860	JZ	24	6S	C	rula	kryptopodzol

Vysvětlivky: \* TVP použité v článcích v kapitole „Obnova lesních porostů“, + TVP použité v článcích v kapitole „Struktura lesních porostů“