

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa



Letokruhová analýza buku lesního

Bakalářská práce

Autor: Martin Vokoun, DiS.

Vedoucí práce: Ing. Vojtěch Čada, PhD.

2017

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Martin Vokoun, DiS.

Lesnictví

Název práce

Letokruhová analýza buku lesního

Název anglicky

Tree-ring analysis of European beech

Cíle práce

Prvním cílem práce je shrnout dosavadní vědecké znalosti o vlivu prostředí na buk lesní a jeho přírůst. Druhým cílem bude pomocí analýzy letokruhů zhodnotit dynamiku přírůstu buku ve vybraném porostu v Krušných Horách a Jeseníkách.

Metodika

V rámci prvního cíle bude zpracován rozbor literatury (literární rešerše) s důrazem na aktuální domácí i zahraniční vědeckou literaturu. V rámci druhého cíle budou zpracovány vývrty z buků z vybraných porostů, změřeny šířky letokruhů a pro každou plochu spočtena průměrná přírůstová chronologie. Na závěr budou zhodnoceny změny v přírůstu v průběhu času a potenciálně zodpovězena otázka, zda došlo k ovlivnění přírůstu během vrcholu ve znečištění ovzduší v 70. a 80. letech 20. století. Struktura práce bude odpovídat standardním požadavkům na tento typ práce na Fakultě lesnické a dřevařské, České zemědělské univerzity v Praze.

Harmonogram zpracování:

Březen 2016 — Zadání BP

Jaro 2016 — Studium literatury

Červen 2016 — Konzultace kostry literárních zdrojů se školitelem

Léto 2016 — Laboratorní práce

Podzim 2016 — Zpracování dat

Prosinec 2016 — Odevzdání osnovy práce školiteli

Zima 2016/2017 — Příprava textu BP

Březen 2017 — Konzultace finální podoby práce se školitelem

Duben 2017 — Předložení práce

Doporučený rozsah práce

30 – 40 stran

Klíčová slova

Letokruhová analýza, produkce, dendrochronologie, *Fagus sylvatica*.

Doporučené zdroje informací

- Babst, F., Poulter, B., Trouet, V., Tan, K., Neuwirth, B., Wilson, R., Carrer, M., Grabner, M., Tegel, W., Levanič, T., Panayotov, M., Urbinati, C., Bouriaud, O., Gais, P., Frank, D., 2013. Site- and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 706–717.
- Di Filippo, A., Biondi, F., Čufar, K., De Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M., Presutti Saba, E., Schirone, B., Piovesan, G., 2007. Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: Spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. *J. Biogeogr.* 34, 1873–1892.
- Dittmar, C., Zech, W., Elling, W., 2003. Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – A dendroecological study. *For. Ecol. Manage.* 173, 63–78.
- Dobbertin, M., 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *Eur. J. For. Res.* 124, 319–333.
- Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., Rötzer, T., 2009. Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *For. Ecol. Manage.* 257, 1175–1187.
- Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Bontemps, J.D., 2010. Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. *For. Ecol. Manage.* 260, 864–874.
- Michelot, A., Bréda, N., Damesin, C., Dufrêne, E., 2012. Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *For. Ecol. Manage.* 265, 161–171.
- Piovesan, G., Bernabei, M., Di Filippo, A., Romagnoli, M., Schirone, B., 2003. A long-term tree ring beech chronology from a high-elevation old-growth forest of Central Italy. *Dendrochronologia* 21, 13–22.
- Rydval, M., Wilson, R., 2012. The Impact of Industrial SO₂ Pollution on North Bohemia Conifers. *Water, Air, Soil Pollut.* 223, 5727–5744.
- Speer, J.H., 2010. *Fundamentals of Tree-ring Research*. University of Arizona Press, 333 p.
-

Předběžný termín obhajoby

2016/17 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Vojtěch Čada, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 3. 3. 2017

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 5. 3. 2017

prof. Ing. Marek Turčáni, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 23. 03. 2017

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Letokruhová analýza buku lesního vypracoval samostatně pod vedením Ing. Vojtěcha Čady, PhD., a použil jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědom, že zveřejněním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/ 1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Praze dne 1. dubna 2017

Martin Vokoun

Letokruhová analýza buku lesního

Abstrakt:

Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) patří mezi ekonomicky a ekologicky významné evropské dřeviny; studium faktorů ovlivňujících jeho přírůst může sloužit při modelování budoucího areálu rozšíření a vhodných pěstebních postupů. V první části této práce byly shrnuty dosavadní poznatky o vlivu prostředí na přírůst buku. Popsáno bylo působení průběhu srážek a teplot během roku, kdy zatímco v nižších polohách je limitujícím faktorem dostatek vláhy, ve vyšších polohách se jím stává teplota. Sociální postavení stromu bylo rozděleno na pozitivní dopad vzájemného krytí a negativní působení kompetice. Efekt znečištění ovzduší na přírůst může být rovněž podpůrný (dusík, CO₂) či omezující (síra, ozón). Druhá část práce se věnuje rekonstrukci tloušťkových přírůstů (výpočet ze šířek letokruhů pomocí proporční metody) na výzkumných plochách v Krušných Horách, Jeseníkách a Krkonoších. Výsledné křivky průměrných přírůstů z jednotlivých lokalit byly porovnány s modelovanými daty depozic síry. V souladu s průběhem znečištění ovzduší bylo pozorováno snížení přírůstu v druhé polovině 20. stol. (zejména během vrcholu imisí) a následné opětovné zvýšení.

Klíčová slova: letokruhová analýza, produkce, dendrochronologie, *Fagus sylvatica*

Tree- ring analysis of European beech

Abstract:

European beech (*Fagus sylvatica* L.) represents one of the most commercially and ecologically important forest tree species in Europe. The study of growth- limiting factors may provide relevant information to assist projections of future species' distribution and to recommend adequate forest management strategies. In this paper, the influence of the environment on *Fagus sylvatica* performance was summarized. First, the effect of precipitation and temperature on tree growth was described; the limiting factor in low elevations is the amount of soil moisture, while in high elevations the limiting factor is temperature. The effect of neighbouring trees can be divided into two categories: competition and sheltering. Air pollution can either limit (S, O₃) or encourage (N, CO₂) tree growth. In the second part of the paper, the diameter increment

at four plots (Ore Mountains, Jeseniky, Giant Mountains) was investigated. The historical diameter at breast height was estimated using tree rings (cores) according to the proportional method invented by Bakker (2005). The resulting increment curves were compared with the estimated historical data of sulphur deposition. The annual increment of trees was seemingly reduced in line with the rising amount of sulphur deposition and vice versa.

Keywords: tree-ring analysis, tree growth, dendrochronology, *Fagus sylvatica*

OBSAH

1. ÚVOD.....	9
2. CÍL PRÁCE	10
3. LITERÁRNÍ REŠERŠE	11
3.1 OBECNÁ CHARAKTERISTIKA BUKU LESNÍHO.....	11
3.2 VLIV PROSTŘEDÍ NA PŘÍRŮST BUKU LESNÍHO	13
4. STUDIJNÍ OBLAST	25
4.1 KH B (NAČETÍN)	25
4.2 J 09 a J 12 (VELKÁ a MALÁ KOTLINA).....	26
4.3 K 01 (MEDVĚDÍN)	26
4.4 PRŮBĚH ZNEČIŠTĚNÍ OVZDUŠÍ NA ŠETŘENÝCH PLOCHÁCH.....	27
5. METODIKA	28
6. VÝSLEDKY A DISKUSE	31
7. ZÁVĚR.....	35
8. SEZNAM LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ	36

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1: Areál přirozeného výskytu buku lesního.....	13
Obrázek 2: Modely vlivu klimatu předchozího léta	16
Obrázek 3: Synchronizace zimního indexu NAO a křivky přírůstu.....	17
Obrázek 4: Orientační lokalizace ploch.....	25
Obrázek 5: Srovnání rekonstruovaného průměru pomocí konvenční (DBH_{HC}) a proporční (DBH_{HP}) metody	29

SEZNAM GRAFŮ

Graf 1: Odhad depozic síry	27
Graf 2: Odhad depozic dusíku	27
Graf 3: Přírůst na kruhové základně.	31
Graf 4: Tloušťkové přírůsty a znečištění ovzduší.....	31

SEZNAM TABULEK

Tabulka 1: Vyhodnocení korelace tloušťkových přírůstů a znečištění ovzduší	32
----------------------------------------------------------------------------------	----

1. ÚVOD

Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) je často využíván k dendroekologickým výzkumům z důvodu citlivosti této dřeviny na klimatické výkyvy (Dittmar 2003, Le Bourgeois 2005, Di Filippo 2007, Friedrichs 2009, Scharnweber 2011, Michelot 2012) a relativní dlouhověkosti (Piovesan 2003, Di Filippo 2007, Čufar 2008). Letokruhové analýzy ve střední Itálii potvrdily potenciální věk buku přes 500 let (autoři předpokládají životnost až 700 let) (Piovesan 2003). V případě působení stresu je snížení tloušťkového přírůstu kmene jednou z prvních reakcí, neboť se nejedná o životně důležitou funkci; to bylo pozorováno např. během extrémního sucha v létě 2003 v Evropě, kdy byl růst stromů ovlivněn téměř okamžitě (Dobbertin 2005). Obě tyto vlastnosti buku lesního (dlouhověkost, citlivost na vlivy prostředí) společně se značným areálem přirozeného rozšíření (Úradníček 2001) z něj činí dřevinu velmi vhodnou pro letokruhové analýzy. Studium reakcí buku na jednotlivé faktory prostředí lze využít k predikci vývoje dalšího rozšíření a adaptace této významné hospodářské dřeviny v souvislosti s klimatickou změnou.

2. CÍL PRÁCE

Prvním cílem práce je shrnout dosavadní vědecké znalosti o vlivu prostředí na buk lesní a jeho přírůst. Druhým cílem bude pomocí analýzy letokruhů zhodnotit dynamiku přírůstu buku ve vybraném porostu v Krušných Horách, Jeseníkách a Krkonoších.

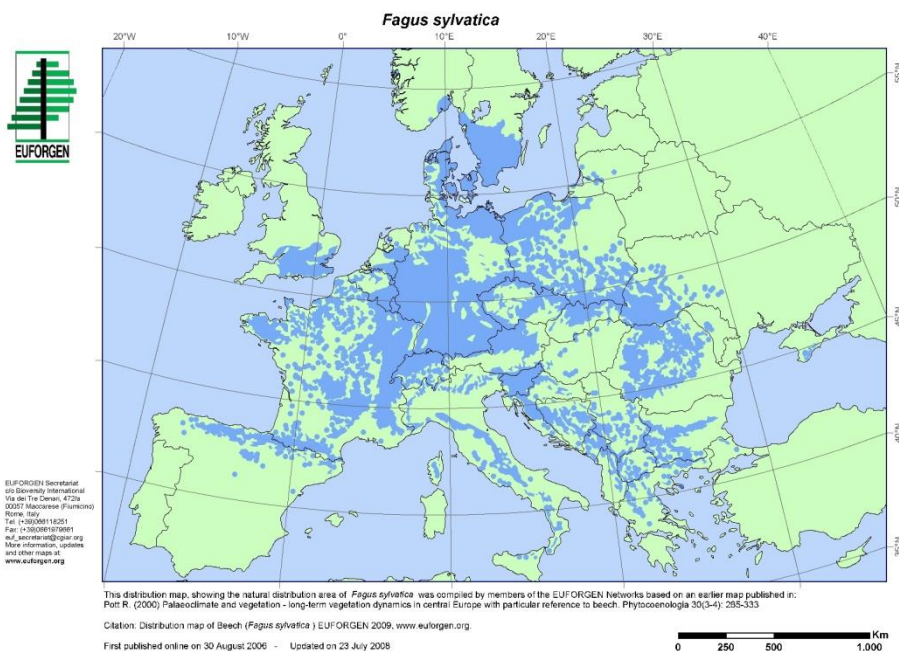
3. LITERÁRNÍ REŠERŠE

3.1 OBECNÁ CHARAKTERISTIKA BUKU LESNÍHO

Buk lesní *Fagus sylvatica* L. (čeleď *Fagaceae*, řád *Fagales*) je strom dorůstající 35 – 45 m (Úradníček 2001, Zahradník 2014) s průměrem kmene až 1,5 m. Dožívá se věku 200 - 400 let (Amann 1997, Úradníček 2001, Zahradník 2014), průměrná životnost je 200 - 250 let (Plíva 2000), neboť ve vyšším věku často trpí napadením houbovými patogeny (Holkup 2013); doložený je však i buk o stáří 478 let (Bourquin 2001), jiní autoři předpokládají životnost až 700 let, kdy za hlavní limitující faktor je považován antropogenní vliv (Piovesan 2003). Kmen bývá v zápoji rovný, průběžný, s metlovitou korunou; u solitérních jedinců je koruna hluboko nasazená, kulovitá (Úradníček 2001). Pupeny jsou hnědé, dvouřadě střídavé, zašpičatělé. Listy jsou střídavé, eliptické, celokrajné. Buk je dřevina jednodomá s dobou květu IV. - V. (Kovář 2013), plodem jsou trojboké nažky; plodnost solitér začíná již mezi 20. - 40. rokem (Úradníček 2001), v zápoji 60. - 80. (Amann 1997), s intervalem semenných roků 5- 10 let (Úradníček 2001, Kovář 2013). Klíčivost semen je cca 70% (Kovář 2013). Buk má tendenci vytvářet čisté porosty (*Fagetum nudum*) díky schopnosti snášet zástin a opadem vytvářet vrstvu surového humusu (Holkup 2013). Kořenový systém je srdčitý (Amann 1997) až panohový (Kovář 2013, Holkup 2013), na lehkých půdách hluboký (Dittmar 2003), avšak na živných půdách mělký (Košulič 2010). Výmladnost je nízká (Amann 1997, Úradníček 2001). Dřevo buku je roztroušeně pórovité (Packham 2012) až polokruhovitě pórovité (Schoch 2004), středně tvrdé, těžké (Bílek 2013), s nevylišeným jádrem (často však tvoří nepravé jádro) (Úradníček 2001, Košulič 2010, Holkup 2013).

Buk je zástin tolerantní dřevina (Poleno 1994, Úradníček 2001, Rozas 2001, Piovesan 2003, Dittmar 2003, Košulič 2010), zejména v mládí (do 30 - 40 let) (Košulič 2010), podle jiných autorů trvale (Poleno 2009); na zvýšení oslunění uvolněním zápoje reaguje pozitivně (Rozas 2001). Vyžaduje dostatek srážek zejména během vrcholu vegetační sezóny (Úradníček 2001), nároky na půdní vláhu jsou střední; Dittmar (2003) uvádí vysokou toleranci vůči suchu. Buk je schopný růst na široké škále stanovišť (Čufar 2008); vyhýbá se suchým pískům, těžkým jílům, rašelinným a bažinatým půdám (Úradníček 2001, Kovář 2013, Holkup 2013, Zahradník 2014), nejlépe roste na

minerálně bohatých humózních půdách s dostatkem vápníku (Poleno 1994, Plíva 2000, Úradníček 2001), kde je však nutné respektovat nároky jednotlivých ekotypů (Holkup 2013). Opad buku má příznivé účinky na stanoviště (Amann 1997, Úradníček 2001, Kovář 2013), tento meliorační efekt je však silně závislý na půdních charakteristikách (Zahradník 2014): v případě nevhodných podmínek pro humifikaci (sucho, zamokření) a absenci půdní fauny vytváří opad ulehlou, nepropustnou vrstvu (Svoboda 1955). Buk je odolný zimním mrazům (Le Bourgeois 2005), avšak citlivý na mrazy pozdní (Poleno 1994, Úradníček 2001, Dittmar 2006, Di Filippo 2007, Kovář 2013) a sucho (Poleno 1994, Dittmar 2003, Dobbertin 2005, Muck 2009, Charru 2010, Scharnweber 2011, Sitková 2014, Thiel 2014), především v juvenilním stádiu (Amann 1997, Holkup 2013). Špatně snáší i záplavy (Gessler 2007). Nedostatek půdní vlhkosti může být částečně kompenzován výskytem mlhy (horizontální srážky) (Gutiérrez 1988). Buku vyhovuje mírné oceánické a suboceánické klima (Poleno 1994, Úradníček 2001, Poleno 2009, Holkup 2013). V souvislosti s areálem rozšíření buku (obr. 1) a klimatickou změnou lze jako zajímavost zmínit potenciální pozitivní vliv lesního hospodaření, neboť jedinci v lese s podrobným způsobem hospodaření (méně pak v případě skupinovitých sečí) vykazují zvýšenou schopnost adaptace (vyjádřenou jako genetickou diverzitu) než lesy s bezzásahovým režimem (Kramer 2010).



Obrázek 1: Areál přirozeného výskytu buku lesního (*Fagus sylvatica*). EUFORGEN 2009, www.euforgen.org

3.2 VLIV PROSTŘEDÍ NA PŘÍRŮST BUKU LESNÍHO

Nejvýznamnějšími faktory prostředí, ovlivňující tloušťkový přírůst, jsou průběh srážek a teplot, a to nejen aktuální vegetační sezóny (Holmsgaard 1956, Biondi 1996) z důvodu závislosti přírůstu na intenzitě listové fotosyntézy (Michelot 2012), ale šířku letokruhu ovlivňují i podmínky počasí minulého roku (Gutiérrez 1988, Rozas 2001, Di Filippo 2007, Babst 2013); tento jev bývá někdy označován jako „carry-over“ efekt (Chen 2015). Potenciálním vysvětlením je souvislost se semenným rokem (viz obr. 2), a fakt opadu listů zhruba dva měsíce po ukončení dělivé činnosti kambia- produkty fotosyntézy během tohoto období jsou zřejmě ukládány jako rezervní látky do zásobních pletiv a využity následující sezónu (Čufar 2008), kdy vytvoří cca 20% šířky letokruhu (Skomarkova 2006).

Srážky a teplota úzce souvisí s nadmořskou výškou; střední tloušťka letokruhu se mění nepřímo úměrně nadmořské výšce právě v souvislosti s typickým průběhem počasí (kratší vegetační sezóna, negativní vliv pozdních mrazů) (Di Filippo 2007, Dittmar 2007). Snížený přírůst ve vyšších polohách souvisí rovněž s delší životností těchto stromů (pravděpodobně díky nižším nárokům a vyšší odolnosti dřeva) (Di Filippo

2007). Z důvodu této provázanosti srážek a teplot s nadmořskou výškou bude v kapitolách, věnovaných těmto faktorům, použito rozdělení na nižší, střední, vyšší a vysokohorské polohy. Je nicméně zřejmé, že konkrétní kvantifikovaná nadmořská výška se bude lišit (podobně jako horní hranice lesa) v závislosti na vzdálenosti stanoviště od rovníku a na poloze v rámci kontinentu a pohoří (okraj/ nitro); lokální mikroklimatické podmínky mohou dále být (stejně jako při vylišování lesních vegetačních stupňů) zásadně ovlivněny topografií (expozice), převládajícím směrem větru, výskytem mrazových poloh apod.

Pozornost je třeba také věnovat pedologickým charakteristikám stanoviště (zásobení živinami, propustnost pro vláhu) či vlivu případného okolního porostu (kompetice, krytí). Nezanedbatelnou roli pak hraje složení atmosféry (CO₂, ozón, imise).

Důležitým vnitřním faktorem (byť z pohledu této práce doplňkovým, nejedná se o vliv prostředí) při vyhodnocování přírůstu je věk stromu, kdy byla u starších jedinců buku pozorována výrazná preference reprodukce (a ukládání produktů fotosyntézy do rezerv) na úkor růstu (Genet 2010). Zmínit lze i negativní vliv defoliace z důvodu omezení asimilační plochy (Bytnerowicz 2005, Dobbertin 2005), avšak podle Nilsson (1978) bývá obtížné označit za příčinu snížení přírůstu výlučně ztrátu asimilačního aparátu. Tento hendikep může být navíc kompenzován dostatečným osluněním (Trocha 2016).

Při analýzách je nutné brát v úvahu, že vztah klimatu a přírůstu není v čase stálý (Biondi 2000); z toho mj. vyplývá, že pozitivní odezva na zvýšení teploty v minulosti není zárukou stejné reakce na aktuální klimatické změny (Remeš 2015).

3.2.1 ROČNÍ PRŮBĚH SRÁŽEK

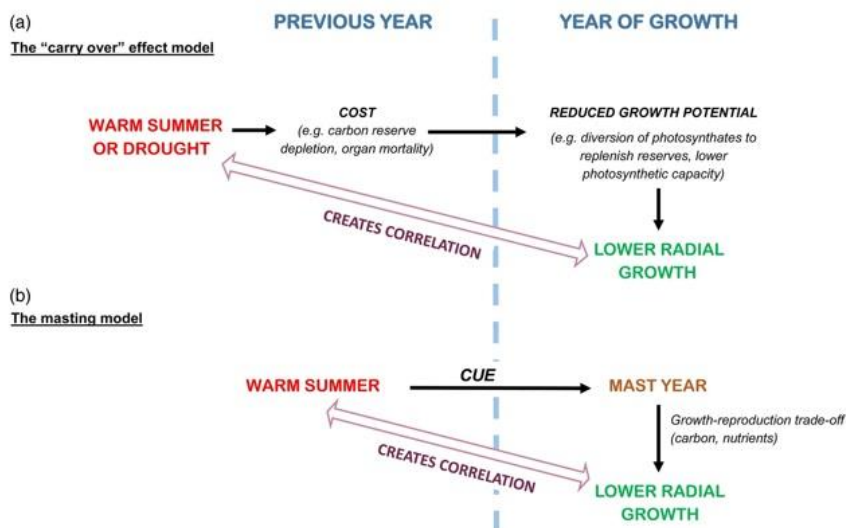
V nižších nadmořských výškách vykazuje přírůst pozitivní korelaci s množstvím srážek během května až srpna aktuální sezóny (Biondi 1993, Dittmar 2003, Di Filippo 2007, Čufar 2008, Scharnweber 2011, Meinardus 2012, Michelot 2012, Augustaitis 2015). Toto platí i pro minulé vegetační období (Rozas 2001, Dittmar 2003), kde byla navíc potvrzena pozitivní korelace rovněž u srážek během září (Di Filippo 2007) a října (Meinardus 2012) - patrně z důvodu tvorby zásob na příští sezónu. Tento vztah platí i obráceně; vyhodnocení souvislosti let s extrémním nedostatkem vláhy a tloušťky

letokruhů ukázalo velké snížení přírůstu během suchého běžného i následujícího roku, „normální stav“ byl dosažen nejdříve druhý rok po suchém období (Meinardus 2012). Je tedy zřejmé, že v nížinách je během vegetačního období limitujícím faktorem přírůstu nedostatek vláhy (Di Filippo 2007, Dittmar 2007) - od konce jara je nezbytný dostatek srážek, neboť vlaha z rozpuštěné sněhové pokrývky je již vyčerpána (Piovesan 2003). Nejvyšší aktivita kambia (tj. přírůst) byla pozorována na konci května a počátku června, což vysvětluje příznivý vliv dostatku srážek v tomto období (Čufar 2008).

Buky ve středních a horských polohách střední Evropy vykazují tloušťkový přírůst naopak nepřímo úměrný květnovým srážkám; jejich negativní vliv patrně souvisí s citlivostí buku na půdní saturaci, jiným vysvětlením je prostý nedostatek slunečního záření kvůli zvýšené oblačnosti (Di Filippo 2007). V těchto polohách nebylo v Alpách potvrzeno ovlivnění přírůstu nedostatkem vláhy (ani během suchých a teplých let) (Dittmar 2007). Buk je tedy zřejmě daleko více odolný vodnímu stresu, než se obecně předpokládá (Dittmar 2003).

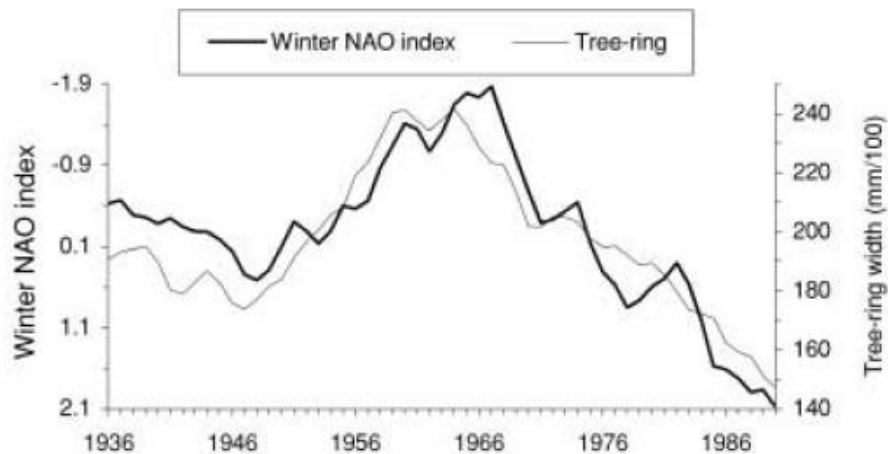
Ve vysokohorských polohách byl navíc popsán vyšší přírůst v závislosti na nižším úhrnu srážek během července a srpna (Dittmar 2003). Potenciálním vysvětlením je fakt dostatečného zásobení půdy vodou během celého roku, a limitujícím faktorem se tak stává dostatek slunečního záření během vegetační doby.

Vliv množství srážek byl pozorován až dva roky po příslušné sezóně, což je zřejmě důsledek reprodukční aktivity (obr. 2). Sucho (a vysoké teploty) během začátku léta prokazatelně podporuje nástup semenného roku v následující sezóně (Piovesan 2001), tato zákonitost je umocněna v případě nezvykle vlhkého a chladného průběhu léta před tímto suchým rokem (Piovesan 2000, Drobyshev 2010). Nedostatek vláhy v létě tedy sice může způsobit snížený přírůst následující sezónu kvůli využití produktů fotosyntézy na doplnění zásob a regeneraci poškozených orgánů, nicméně úzký letokruh nemusí nutně být projevem zhoršeného stavu stromu: sucho podporuje nasazení květů na úkor tloušťkového přírůstu (Piovesan 2000, Drobyshev 2010, Hackett-Pain 2015) a asimiláty jsou místo na vegetativní produkci využity na generativní reprodukci. Snížený přírůst (40%) byl pak popsán nejen během semenného roku (Švédsko, Drobyshev 2010), ale také následující dva roky (Dánsko, Holmsgaard 1956).



Obrázek 2: Modely vlivu klimatu předchozího léta. V případě modelu a) dochází kvůli nedostatku vláhy ke snížení růstového potenciálu (doplňování rezerv uhlíku, regenerace poškozených orgánů apod.). Model b) ukazuje teplé léto jako příčinu semenného roku v následující sezóně, který také působí snížení přírůstu („trade-off“ efekt). Hackett-Pain 2015

Jiná situace je ve středozemní klimatické oblasti s typicky suchým létem, kde je nedostatek vláhy limitujícím faktorem až po horní hranici výskytu buku (Di Filippo 2007). Příznivě v těchto podmínkách působí zvýšená oblačnost (Rozas 2017) zejména vlivem jevu ENSO (El Niño Southern Oscillation) (Rozas 2015), vedoucí ke snížení evaporace a zvýšení produkce fotosyntézy rozptylem slunečního záření, které se takto dostane i ke stinným listům (Knohl 2008). Množství srážek během zimy je pak ovlivňováno Severoatlantickou oscilací (NAO) (Piovesan 2003), dostatečná zásoba půdní vody na začátku vegetační sezóny kladně ovlivňuje přírůst (obr. 3) (Piovesan 2000). Dlouhodobý pokles přírůstu buků v pohoří Apenin, poprvé popsany roku 1970, má své kořeny v setrvávání Severoatlantické oscilace v kladné fázi (Hurrell 1997), pro kterou jsou ve středozemní oblasti typické suché zimy (Hurrell 1995). Význam NAO nicméně během posledních dekad klesá, zejména ve východní části středozemní klimatické oblasti (Chen 2015).



Obrázek 3: Synchronizace zimního indexu NAO a křivky přírůstu buků v Centrálních Apeninách. Piovesan 2000

V souvislosti s globálním oteplováním a vlivem na přírůst lze konstatovat, že introdukce proveniencí buku z oblastí s nedostatkem vláhy nemusí být zárukou vyššího přírůstu (Ammer 2005, Rose 2009, Thiel 2014, Baudis 2015, Pšidová 2015). U těchto rostlin může být adaptace na sucho důvodem nízkého přírůstu i v případě dostatečného zásobení vodou. Rostliny adaptované na sucho počítají s výskytem sucha, a proto zřejmě šetří zdroji i v případě dostatečného zásobení vodou a neinvestují plně zdroje do přírůstu nadzemní biomasy (Čada 2017, ústní sdělení). Jiným potenciálním vysvětlením je snížená resistance vůči jinému faktoru (např. mrazu) (Thiel 2014). Weber (2013) dále zjistil, že ve Švýcarsku se citlivost vůči suchu u buků na stanovištích s dostatkem vláhy (stejně jako na mezických) během posledních desetiletí zvýšila. Zajímavé je, že na suchých stanovištích vykazuje tato citlivost setrvalý stav; zřejmě jsou tyto buky již adaptovány na extrémní výkyvy počasí. Pěstování směsí různých proveniencí se nicméně jeví jakožto vhodný postup (Thiel 2014).

3.2.2 ROČNÍ PRŮBĚH TEPLŮT

V nižších nadmořských výškách byla pozorována negativní korelace přírůstu s teplotou vzduchu během února až srpna (Biondi 1993, Rozas 2001, Di Filippo 2007, Meinardus 2012, Michelot 2012). Tato zjištění potvrzují dostatek vláhy jakožto limitující faktor přírůstu v nižších polohách (vyšší teplota = vyšší výpar). Přírůst je dále ovlivněn teplotami loňského měsíce července až září- rovněž negativní korelace (Di Filippo

2007, Meinardus 2012), což může souviset se semenným rokem (viz kapitolu Roční průběh srážek). Pozitivní korelace s listopadovými teplotami minulého roku (Čufar 2008) pak patrně souvisí s vytvářením zásob asimilátů na příští sezónu během takto teplotně příznivého období (prodloužené vegetační sezóny).

Buky ve středních a horských polohách vykazovaly přírůst přímo úměrný zářijovým teplotám (prodloužení období vegetace), a nepřímo úměrný teplotě loňského července (Di Filippo 2007) - tento vliv patrně (obdobně jako u porostů v nižších polohách) souvisí s indukcí kvetení suchým a teplým létem před semenným rokem (a tím sníženým přírůstem). Kladná korelace byla popsána u teplotního minima v lednu (tj. vyšší teplotní minimum = vyšší přírůst), neboť nedochází k poškození tkání extrémně nízkými teplotami (ač buk není náchylný na poškození zimními mrazy).

Ve vysokohorských polohách byl studiem potvrzen pozitivní vliv vyšších teplot v měsíci květnu, zřejmě v souvislosti s počátkem vegetace (příznivé teplotní podmínky během rašení, prodloužení vegetační sezóny). Zásadní je rovněž eliminace rizika významného poškození pozdními mrazy během května (Piovesan 2003). Toto nebezpečí může být navíc zmírněno nízkými teplotami v dubnu (negativní korelace s přírůstem), neboť pozdější tání sněhové pokrývky způsobuje opožděný nástup fáze rašení pupenů (Biondi 1993, Piovesan 2003). Charakteristický je i vzrůstající tloušťkový přírůst v závislosti na vyšším teplotním průměru července a srpna (Di Filippo 2007, Dittmar 2007, Tomlinson 2015). Tato situace je opačná než v nižších nadmořských výškách, protože v horách jsou obvyklé nižší teploty (méně příznivé pro průběh fotosyntézy).

3.2.2.1 MRÁZ

Přírůst buku není příliš ovlivněn zimními mrazy. Jakožto roztroušeně pórovitá dřevina netrpí příliš embolií cévic v loňském jarním dřevě během zimních mrazů a nevyžaduje tedy přírůst nového jarního dřeva pro obnovení funkčnosti transpirace před rašením listů (Le Bourgeois 2005). Kambium buku je však velice citlivé na výskyt pozdních mrazů během počátku vegetačního sezóny, a na chladné, vlhké a oblačné počasí během tohoto období (Dittmar 2003). To může být příčinou sníženého přírůstu navzdory globálnímu

oteplování - dochází sice k prodloužení vegetační doby, tento pozitivní faktor je však eliminován krátkodobým nepříznivým průběhem počasí (pozdní mráz) (Scharnweber 2011). Fenologická pozorování potvrdila vliv teplot března a dubna na rašení listů (čím vyšší teploty, tím dřívější rašení) - zde se projevuje vliv rostoucích teplot. Byla pozorována rovněž úzká souvislost mezi rašením listů a obnovením činnosti kambia (což je typické pro roztroušeně pórovité dřeviny) (Čufar 2008). Příchod pozdních mrazů během (nebo těsně po) rašení listů vede tedy k poškození nejen mladých asimilačních orgánů, ale i kambia. To v důsledku znamená znatelně snížený přírůst (až o 90% oproti minulé vegetační sezóně). Výskyt užších letokruhů v důsledku poškození pozdními mrazy je častější se zvyšující se nadmořskou výškou (Dittmar 2006). Nicméně mrazové události před rašením listů či teploty vyšší než -3°C nepůsobí poškození rostlin. Zároveň nebyl potvrzen častější výskyt pozdních mrazů během posledních desetiletí, a proto nelze tedy pozdní mráz považovat za primární příčinu aktuálně snížené vitality a přírůstu buků zejména ve vyšších nadmořských výškách temperátní oblasti rozšíření (Dittmar 2003 a 2007, Charru 2010).

Velikost reakce buku na pozdní mráz je rovněž závislá na celkovém průběhu letošní i loňské vegetační sezóny (Dittmar 2006), neboť nedostatek asimilátů snižuje obranné schopnosti rostlin (Mrkva 2000). Rostlina v celkově dobré kondici snadněji regeneruje. Intenzita růstové reakce na pozdní mráz je tedy ovlivněna řadou dalších faktorů (Dittmar 2006).

3.3 PEDOLOGICKÉ CHARAKTERISTIKY STANOVIŠTĚ

V oblastech klimaticky příznivých je buk ve vztahu ke geologickému podkladu indiferentní, jinde (podle Svobody (1955) se jedná o polohy nad 1000 m. n. m. v Karpatech a Alpách, dále chladné a vlhké severské oblasti) však nároky na půdu prudce stoupají (Úradníček 2001). Půdní podmínky nejsou nicméně označovány za primární determinanty přírůstu ani za příčinu snížené vitality buku během posledních desetiletí (Charru 2010). Ovlivňují pouze intenzitu poškození (Dittmar 2003) např. suchem (Bouriaud 2004), kdy písčité podloží umocňuje negativní vliv nedostatku vláhy (Thiel 2014). Le Bourgeois (2005) potvrzuje, že vliv na přírůst spočívá zejména v míře schopnosti půdy zadržovat vodu - během výzkumu na stanovištích o různé nadmořské

výšce (50 - 1300 m. n. m.) ve Francii měl nejvýznamnější vliv na přírůst (negativní korelace) vodní deficit v půdě (a to během června a července).

Z pohledu zásobení půdy živinami lze konstatovat, že pokles přírůstu (po roce 1980) byl popsán v Evropě i u buků na optimálních stanovištích (ač poněkud mírnější) (Aertsen 2014). Limitujícím faktorem tedy není nedostatek půdních živin.

Buk je schopen růstu na půdách s pH v rozsahu 3,5 až 8,5 (Packham 2012). Zvýšená kyselost půdy působí negativně zejména na kořenovou mykorrhizu (snížená efektivita příjmu živin, predispozice napadení houbovými patogeny), ale také na vymývání živin z půdy, což zapříčiňuje zploštění kořenového systému (dostupnost živin pouze v humusové vrstvě) a tím hypoteticky vyšší citlivost stromu na nedostatek půdní vláhy (Mrkva 2000). Jako zajímavost lze v souvislosti s okyselováním půd atmosférickými depozicemi oxidů síry zmínit výsledky šetření v Rakousku, kde byla konstatována nulová regenerace v nižších částech půdního profilu navzdory snížení imisního zatížení (svrchní půdní horizont postupně ozdravení vykazuje). Tento jev zřejmě souvisí s přirozeným zakyselováním půdy; je pravděpodobné, že samovolná regenerace pouhým omezením depozicí síry není možná (Berger 2016).

3.4 SOCIÁLNÍ POSTAVENÍ JEDINCE

Vliv okolního porostu na přírůst a tím variabilitu šířky letokruhů lze rozdělit na negativní (kompetice) a pozitivní (krytí, *sheltering* - vytváření a udržování příznivého mikroklimatu) (Vacek 1996); základní hypotéza (*stress-gradient hypothesis*) předpokládá převahu vzájemného krytí na chudších stanovištích a kompetici na bohatších (Callaway 1997, Meier 2010).

Obecně lze konstatovat, že zvýšení kompetice vede ke snížení přírůstu (Laubhann 2009). Vysoký stupeň kompetice může způsobit rovněž vyšší citlivost vůči suchu (Primicia 2015).

Během výzkumu interakce různé intenzity kompetice (kvantifikované pomocí software FOREST, Cescatti 1994) a klimatu v čistém bukovém porostu předhůří Italských Alp (Piutti 1997) byla popsána korelace teploty a přírůstu, měnící se z pozitivní na negativní

v závislosti na zvyšující se kompetici; opačný trend vykazuje vztah přírůstu a srážek. To znamená, že porosty, vykazující nízkou vnitrodruhovou kompetici, reagovaly pozitivně na teploty a negativně na srážky, v porostech se střední kompeticí byl zjištěn vyšší přírůst při nižších teplotách (vliv srážek nebyl statisticky významný), a vysoká kompetice je charakteristická vyšším přírůstem při nižších teplotách a vyšším srážkovém úhrnu. Vysvětlením by mohl být fakt vyšší potřeby vody v porostech s vícero jedinci (vyšší kompeticí). Konkurence o vodu v půdním prostředí je pravděpodobně primárním determinantem přírůstu, naopak dostatečné zásobení vodou při nižší míře kompetice vede k dominantnímu vlivu teploty na přírůst. Na základě těchto zjištění lze v návaznosti na globální oteplování doporučit pro bukové porosty udržování volnějšího zápoje (Piutti 1997).

Odolnost buku vůči stresu suchem (a tloušťkový přírůst) byla rovněž výrazně vyšší ve smíšených porostech než v monokulturách, buk zejména profitoval ze spojení s dubem (nikoliv však na jeho úkor) (Pretzsch 2013). Příčinou je zřejmě hydraulický lift hlouběji kořenícího dubu: v případě nedostatku půdní vláhy je voda z hlubších vrstev uvolňována kořeny do svrchní sušší půdy (důsledek rozdílného vodního potenciálu), kde je dostupná pro okolní stromy (Šach 2015). Nepřímým (avšak patrně významnějším) benefitem je i související zvýšená dostupnost živin díky příznivější humifikaci (Pretzsch 2013).

S faktorem kompetice souvisí rovněž zkušenost, že tloušťkový přírůst je pozitivně ovlivňován pěstebním zásahem (rozdíl od kontrolních ploch až 20%) (Boncina 2007). Remeš (2015) popisuje silně zvýšený přírůst jednotlivých stromů již první rok po provedené probírce bez ohledu na její intenzitu (s výjimkou dominantních jedinců). Takový dopad mají nejen antropogenní pěstební zásahy, ale i přírodní disturbance (Rozas 2001). Na druhou stranu, při vyhodnocování středního přírůstu celého porostu (*mean annual basal area increment*) bylo potvrzeno jeho zvyšování v porostech bez zásahu, zpomalování tempa přírůstu při uplatnění modelu volné koruny (*free crown thinning*, tj. podpora vhodně rozmístěných cílových stromů s důrazem na kvalitu kmene a tvar koruny), a pokles při silném zásahu v podúrovni (*heavy thinning from below*) (Bošeľa 2016). Rozdíl je pravděpodobně způsoben ponecháváním resp. odstraňováním spodní etáže (což ovlivňuje výsledný střední přírůst), v případě silného podúrovňového zásahu navíc zřejmě dochází k dřívějšímu dosažení požadovaných dimenzí stromů hlavní vrstvy a vytěžení. Doplnkovou informací může být vliv různých pěstebních

přístupů na výslednou střední tloušťku porostu, kterou podle Štefančíka (2015) nejpriznivěji ovlivňuje model silných zásahů v podúrovni (odtěžení potlačených stromů během prvních zásahů a ponechání množství jedinců dominantních a vedlejších, kteří pak dosahují větších tloušťek než na jiných plochách), a nejnižší tloušťku zaznamenal v případě uvolňování koruny (*free crown thinning*) v pětiletých intervalech (odstraňování i silných stromů, pokud škodí cílovým jedincům, snižuje výslednou střední tloušťku porostu; tento model výchovy navíc preferuje kvalitu před objemem kmene).

Příznivý efekt vzájemného krytí byl potvrzen v bukových porostech skrze nižší přírůst jedinců porostního okraje, vystavených vlivu silného západního větru (zejména v době rašení listů) (Holmsgaard 1956). V případě sazenic pak jedinci, rostoucí v těsné blízkosti korun sousedních smrků, vykazovali nižší poškození pozdním mrazem (Balcar 2006). V zapojených porostech byla naměřena nižší koncentrace O₃ než na plochách mimo les (Novotný 2008) (vliv ozónu viz kap. Znečištění ovzduší).

3.5 ZNEČIŠTĚNÍ OVZDUŠÍ

Reakce na znečištění ovzduší závisí i na jiných faktorech (půdní vlastnosti, nedostatek vláhy apod.) (Packham 2012), nicméně růstové trendy stromů mohou být objasněny působením dlouhodobého imisního stresu (Muzika 2004). Přírůst dospělých stromů vykazoval negativní korelaci s průměrnými hodnotami SO₂ a NO₂ v ovzduší; nejsilnější korelace byla potvrzena u kombinace SO₂, NO₂ a ozónu, hypoteticky je možný násobný efekt (Bytnerowicz 2003, Muzika 2004).

3.5.1 SÍRA

Vliv imisí je úzce provázán s vodní bilancí rostliny a její schopností využít dostupnou vláhu a živiny; nejvýznamnější je v této souvislosti působení SO₂, které jsou schopny ovlivnit funkci průduchů (a tím průběh transpirace, celkového vodního provozu rostliny i bilance živin) (Heilmeyer 2000, Mrkva 2000, Solberg 2009). Při vyšších koncentracích

sloučeniny síry působí také přímé poškození listového aparátu, poškozují asimilační procesy a rychlost fotosyntézy (Čada 2017, ústní sdělení).

Vrchol znečištění ve střední Evropě (1980) není zaznamenán nejvyšším obsahem síry ve dřevě, ukládání síry přímo v letokruzích je regulováno více vnitřními fyziologickými procesy stromu než množstvím dostupné síry v ovzduší (Novák 2009).

3.5.2 DUSÍK

Depozice dusíku při relativně nižších koncentracích mají pozitivní efekt na přírůst (Laubhann 2009, Dobbertin 2009, Solberg 2009, Matyssek 2014, Augustaitis 2015, Tomlinson 2015), který může kompenzovat negativní vliv imisí síry (Heilmeyer 2000, Solberg 2009). V případě nadbytku dusíku (kritické hodnoty jsou závislé na stavu konkrétního ekosystému) však nerovnováha živin vede k eutrofizaci, zakyselování půdy a snižování přírůstu až odumření stromu (Erisman 2011). Dostupnost dusíku může také skrze zvýšený přírůst (a tedy spotřebu vláhy) způsobovat vyšší citlivost vůči vodnímu stresu (Tomlinson 2015).

3.5.3 OZÓN

Průmyslové emise se ve střední Evropě po roce 1990 snížily, nicméně dochází ke zvyšování koncentrace ozonu (Huttunen 2002, Szaro 2002). Vůči němu buk vykazuje vysokou citlivost (Huttunen 2002, Augustaitis 2015), která vzrůstá s věkem dřeviny (Braun 1999). Ovlivněna je zejména fotosyntéza (Smidt 1991): molekuly ozónu pronikají průduchy do rostliny a při kontaktu s vlhkými buněčnými stěnami se rozkládají na řadu sloučenin, které negativně ovlivňují mezofylové buňky. To společně s obrannou antioxidační reakcí rostliny vede ke snížení množství chlorofylu a ztrátě efektivity fotosyntézy (Uhlířová 2003). Vzhledem k přijímání ozónu průduchy je tento příjem vyšší v případě zvýšené vzdušné vlhkosti (kdy paradoxně koncentrace ozónu bývají nižší) (Novotný 2008).

Snížení přírůstu vlivem zvýšené koncentrace ozónu ovšem může být kompenzováno paralelním zvýšením koncentrace dusíku (Bytnerowicz 2004) a především CO₂ (Grams 1999, Bytnerowicz 2004). U bukových sazenic byl navíc pozorován ochranný vliv CO₂ vůči působení O₃ (Grams 1999). Nebyla dále potvrzena korelace defoliace a koncentrace ozónu (Bytnerowicz 2005).

Způsob distribuce „přírůstových disturbancí“ v prostoru a čase naznačuje možný vliv právě troposférického ozónu v procesu snížení vitality (Dittmar 2003), popsané po roce 1950 u buků ve vyšších polohách (Charru 2010), kde vyšší koncentrace ozónu v kombinaci s dostatkem vláhy vede k otevření průduchů a příjmu O₃ (Dittmar 2003); toto pravidlo neplatí však bez výjimek (Bytnerowicz 2002, 2003).

Vzhledem k tomu, že ozón (stejně jako dusík) podporuje růst prýtlů na úkor kořenů (Matyssek 1998), jedná se o potenciální vysvětlení snížené odolnosti buků vůči suchu v temperátní oblasti během posledních let (Charru 2010) z důvodu nevyváženého poměru nadzemní a podzemní část rostliny. Tradiční patogeny lze v této souvislosti považovat pouze za sekundární stresory (Dittmar 2003).

3.5.4 OXID UHLIČITÝ

Zvýšený obsah CO₂ v atmosféře bývá uvažován jako jeden z důvodů zvýšeného přírůstu buků v nižších polohách (Dittmar 2003, Dobbertin 2009) – rychlejší příjem uhlíku průduchy, a tím i nižší ztráty vody transpirací. Tento vliv je však méně významný než efekt zvyšování teplot (a depozic dusíku) (Tomlinson 2015). Výzkum v Německu (Mund 2010) navíc upozorňuje, že u tloušťkového přírůstu kmene není limitujícím faktorem nedostatek uhlíku (krátkodobý nedostatek byl zaznamenán pouze na jaře semenného roku), což zpochybňuje předpoklad dalšího zvyšování přírůstu temperátních lesů v návaznosti na vyšší obsah CO₂ v atmosféře.

4. STUDIJNÍ OBLAST

Data, analyzovaná v této práci, byla naměřena na čtyřech výzkumných plochách v Krušných Horách (plocha KHB), Jeseníkách (J09, J12) a Krkonoších (K01).



Obrázek 4: Orientační lokalizace ploch. Podklad: <http://geportal.cz:k.cz/geoprohlizec>

4.1 KH B (NAČETÍN)

(S- JTSK: X -816079,107176; Y -975993,709964)

Plocha se nachází v geologické jednotce Krušnohorská hornatina (PLO 1 Krušné Hory) v nadmořské výšce 825 m. n. m. v severozápadní expozici, lesní typ 6K1- kyselá smrková bučina metlicová (ÚHÚL Brandýs nad Labem 2017). Průměrná roční teplota činí 6,3 °C, srážky pak 996 mm (Oulehle 2011). Jedná se o čistou bučinu s průměrnou výškou stromů 29,6 m a průměrnou výčetní tloušťkou 390,7 mm; průměrná výčetní základna je 0,127251 m². Průměrný věk stromů je 152 let (šetření roku 2013).

4.2 J 09 a J 12 (VELKÁ a MALÁ KOTLINA)

(S- JTSK: J 09: X -542268,060212; Y -1070532,99646

J 12: X -545124,90334; Y -1072269,03862)

Území spadá do Jesenické geomorfologické oblasti a celku Hrubý Jeseník (PLO 27 Hrubý Jeseník). Tyto výzkumné plochy se nachází ve Velké a Malé kotlině v nadmořské výšce 1095 a 1132 m. n. m., s jihovýchodní a jižní expozicí (Čada 2013). Lesní typ byl popsán jako 7V2- vlhká buková smrčina devětsilová, a 7S2- svěží buková smrčina s bikou lesní (ÚHÚL Brandýs nad Labem 2017). Průměrná roční teplota činí 5 °C, srážky pak 1280, resp. 1263 mm (Oulehle 2016). Porost na ploše J 09 lze charakterizovat jako javorovo- buko- smrkový (zastoupení buku 10%) s průměrnou výškou 19,1 m a průměrnou výčetní tloušťkou 458 mm. Průměrná výčetní základna BK činí 0,087083 m², JV 0,142431 m², SM 0,194332 m². Průměrný věk stromů je 174 let (šetření roku 2012). Na ploše J 12 se nachází porost buko- smrkový (zastoupení buku 24 %) s průměrnou výškou 14,5 m a průměrnou výčetní tloušťkou 313,2 mm. Průměrná výčetní základna BK činí 0,157253 m², SM 0,103119 m². Průměrný věk stromů je 198 let (šetření roku 2011).

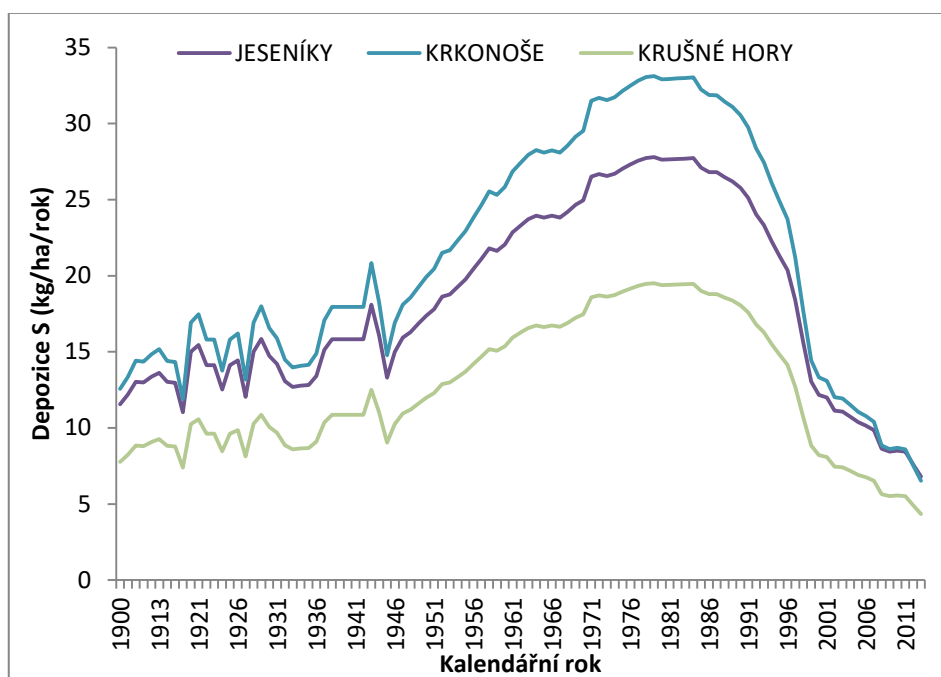
4.3 K 01 (MEDVĚDÍN)

(S- JTSK: X -653529,162662; Y -981101,29715)

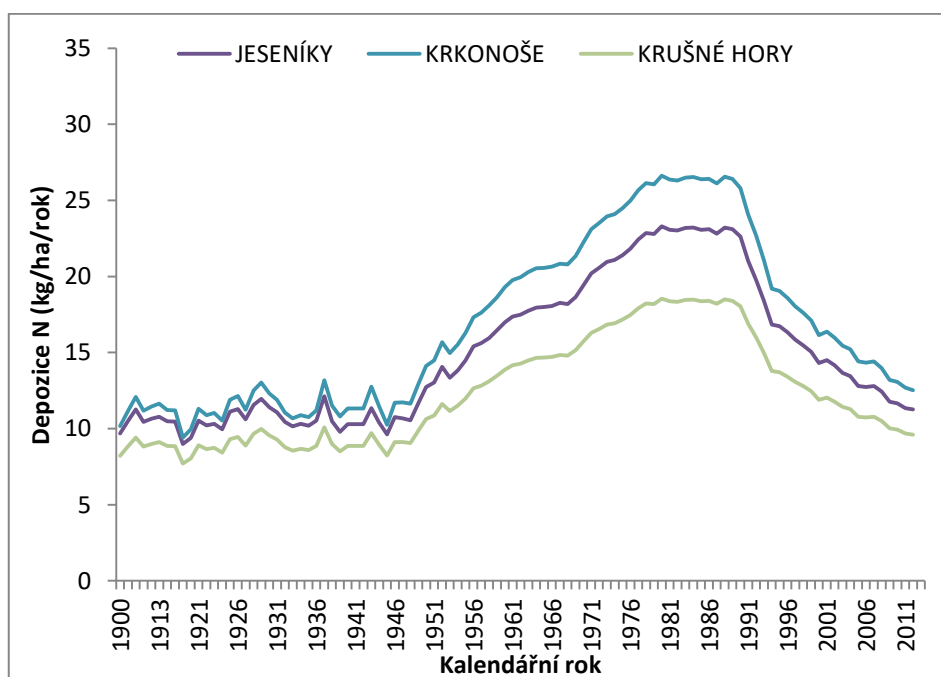
Plocha se nachází v PLO 22 Krkonoše (Krkonošské hřbety, Západní český hřbet) v nadmořské výšce 1147 m. n. m. s jižní expozicí, lesní typ 7K1- kyselá buková smrčina metlicová (ÚHÚL Brandýs nad Labem 2017). Průměrné roční srážky jsou 1483 mm (Oulehle 2016). Porost lze charakterizovat jako buko- smrkový (zastoupení buku 27 %) s průměrnou výškou 11,7 m a průměrnou výčetní tloušťkou 394,4 mm. Průměrná výčetní základna BK činí 0,056219 m², SM 0,157816 m². Průměrný věk stromů je 167 let (šetření roku 2014).

4.4 PRŮBĚH ZNEČIŠTĚNÍ OVZDUŠÍ NA ŠETŘENÝCH PLOCHÁCH

Depozice síry a dusíku (na volné ploše) jsou vypočítány pro jednotlivá pohoří na základě koncentrací SO_4 , NO_3 a NH_4 v atmosféře a odhadnutých průměrných srážek v dané lokalitě (Oulehle 2016).



Graf 1: Odhad depozic síry v období 1900- 2013. Oulehle 2016



Graf 2: Odhad depozic dusíku v období 1900- 2013. Oulehle 2016

5. METODIKA

Výzkumné plochy byly umístěny v zájmovém území pomocí náhodného generování souřadnic středu, které byly stabilizovány železnými trubkami. Velikost kruhové plochy KHB a K 01 je 1000 m², v případě ostatních byla dodatečně rozšířena (tak, aby na ploše rostlo alespoň 25 dominantních stromů) pro odběr vývrtů - J 12 3000 m², J 09 2500 m². Na těchto plochách byly geodeticky zaměřeny (technologíí FieldMap®, Monitoring and Mapping Solutions, Ltd.; www.fieldmap.cz) všechny stromy nad 10 cm výčetní tloušťky. U každého stojícího stromu byl určen druh, výčetní tloušťka, výška, a poloměr koruny. Vývrty byly odebrány ze všech živých stromů na ploše. Pokud se v blízkosti plochy vyskytoval staře vypadající strom, byl z něho také odebrán vývrt. Vývrty byly odebírány přírůstovým nebozezem ve výšce cca 0,5 metru nad terémem, přednostně mimo kořenové náběhy, kolmo na spádnici a ze strany s větší korunou. Díry po vývrtech byly zamazávány štěpařským voskem. Po vyvrtání byly vývrty umístěny do plastových brček. V laboratoři byly pak vývrty vyjmuty z brček, vysušeny, nalepeny do dřevěných prken s drážkami a seříznuty žiletkou. Na každém vývrту byly měřeny šířky letokruhů pomocí posuvného stolku Lintab připojeného k počítači s programem TsapWin s přesností na 0,01 mm. Lokalizace hranic letokruhů byla odhadována za pomoci mikroskopu Olympus se záměrným křížem. Výsledkem jsou časové řady přírůstů jednotlivých stromů a počet letokruhů na vývrту.

U takto získaných přírůstových sérií a věků vzniká nebezpečí chyby v souvislosti s možností výskytu chybějících nebo nepravých (dvojitých) letokruhů (Speer 2010). Proto byly tyto letokruhové série sledovány tzv. křížovým datováním, což je standardně používaná metoda. Pro křížové datování byl použit program Past4 (Knibbe 2007). Na místa chybějících letokruhů byla vložena minimální měřitelná hodnota 0,01 mm. Vývrty, které nebylo možné křížově datovat, byly vyřazeny.

Přibližná vzdálenost do středu v případě, že vývrtem nebyl protnut střed, byla získána odhadem podle zakřivení letokruhů nejbližších ke středu (na vývrty byl přikládán průhledný papír s natištěnými soustřednými kruhy o známém poloměru).

Takto získané soubory dat (šířky letokruhů) byly následně použity pro rekonstrukci tloušťkového přírůstu, který byl vypočítán proporční metodou (Bakker 2005). Při ní je

změřená výčetní tloušťka $d_{1,3}$ násobena podílem přírůstu G před zjišťovaným průměrem kmene.

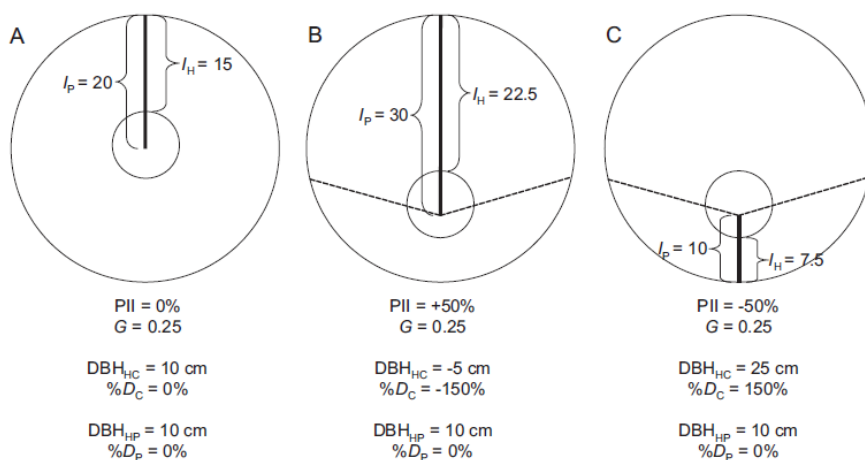
$$G = \frac{I_P - I_H}{I_P}$$

kdy

I_P – vzdálenost od vnějšího kraje stromu ke dřeni (tj. délka vývrty) (mm)

I_H – vzdálenost od vnějšího kraje stromu k rekonstruovanému průměru (tj. nasčítané šířky letokruhů) (mm)

Na rozdíl od konvenční metody, která předpokládá shodu geometrického středu kmene a osy přírůstu (tj. dřene), proporční metoda předpokládá pouze stálý podíl přírůstu po celém obvodu kmene (což ovšem rovněž neplatí ve všech případech). Standardizací pomocí současného průměru stromu (změřeného v terénu) je navíc ošetřen vliv tloušťky kůry a obsahu vody ve dřevě na celkový tloušťkový přírůst.



Obrázek 5: Srovnání rekonstruovaného průměru pomocí konvenční (DBH_{HC}) a proporční (DBH_{HP}) metody. V případě polohy dřene mimo geometrický střed kmene (B, C) konvenční metoda podhodnocuje (B), resp. nadhodnocuje (C) zjišťovaný průměr. Bakker 2005

Odečtením tlouštěk stromů mezi následujícími kalendářními roky byl zjištěn roční přírůst. Ze všech stromů na ploše byla pak vytvořena křivka průměrného tloušťkového přírůstu (aritmetický průměr).

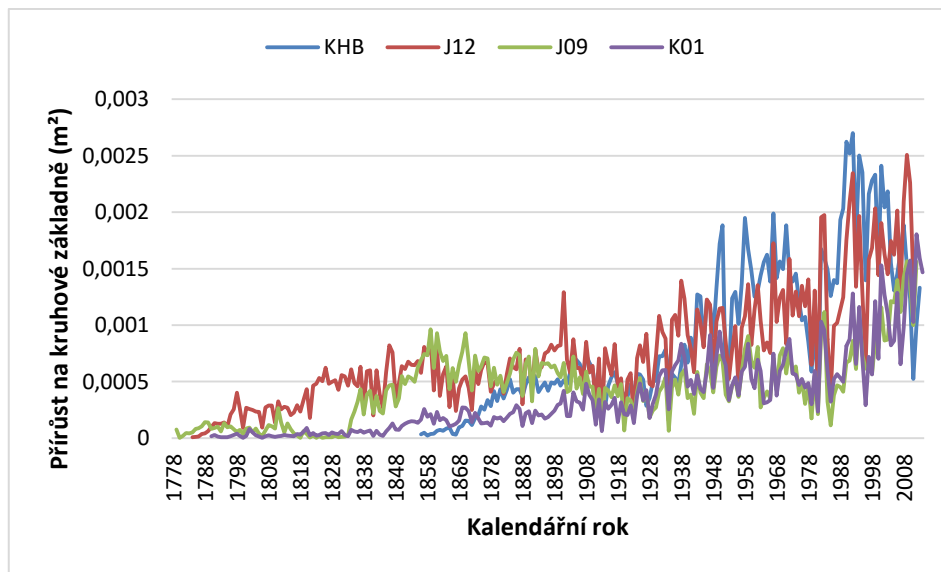
Dále byly z těchto rekonstruovaných výčetních tloušťek $d_{1,3}$ (mm) spočteny pro každý strom a rok kruhové základny (mm^2) pomocí vzorce

$$S = \pi \frac{d^2}{4}$$

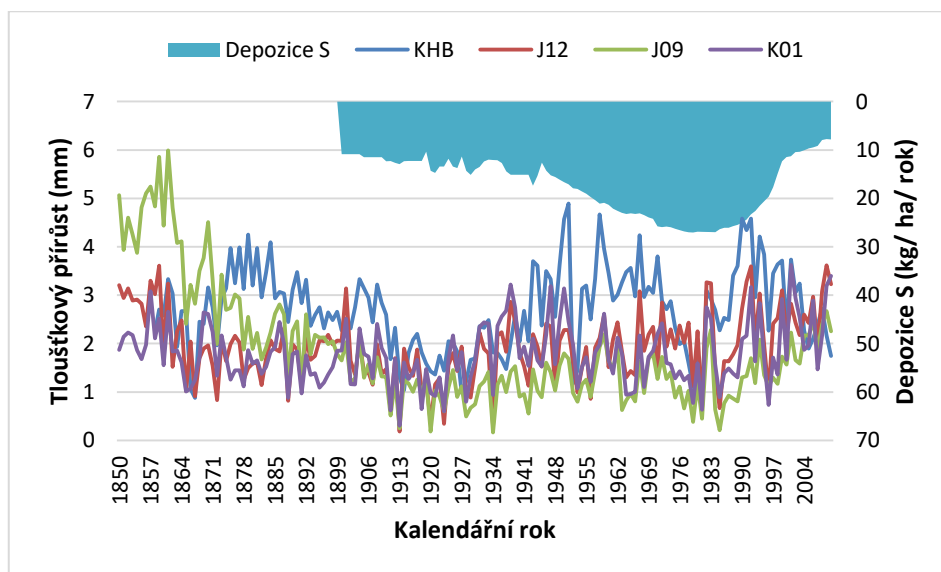
Rozdíly těchto kruhových základen představují roční přírůsty na kruhové základně. Pro každou výzkumnou plochu byly spočteny aritmetické průměry těchto přírůstů všech příslušných stromů během jednotlivých let.

Obě získané křivky (tloušťkový přírůst, přírůst na kruhové základně) byly porovnány s daty o imisním zatížení depozicemi síry. Pro vyhodnocení vzájemné závislosti tloušťkového přírůstu a depozic síry byl dále spočítán korelační koeficient r pomocí software Statistica® 12 (<http://www.statsoft.cz>).

6. VÝSLEDKY A DISKUSE



Graf 3: Přírůst na kruhové základně na jednotlivých plochách během období 1778- 2013.



Graf 4: Tloušťkový přírůsty a znečištění ovzduší během období 1850- 2010. Znečištění ovzduší je vyjádřeno aritmetickým průměrem množství depozice síry za všechny šetřené plochy.

Tabulka 1: Vyhodnocení korelace tloušťkových přírůstů a znečištění ovzduší, vyjádřené velikostí depozic síry na jednotlivých lokalitách za období 1910 – 2010. (s.n. = statisticky nevýznamné)

	r	p
KHB	0,3183	0,001
J 09	-0,2066	0,038
J 12	s. n.	-
K 01	-0,2191	0,028

Graf 3 znázorňuje přírůsty na kruhové základně. Všechny křivky vykazují stoupající tendenci, což lze vysvětlit větším absolutním přírůstem stromů větších dimenzí (v lesnickém provozu je užíváno rčení „dřevo roste na dřevě“) (Poleno 1999). Zvyšování přírůstu je nicméně narušeno poklesem na počátku 20. století (během let 1900 - 1920) a v jeho druhé polovině. Na plochách J 09 a K 01 se jedná o období po roce 1950, na J 12 pak 1939 - 56; na KHB je popsán rozkolísaný, stagnující přírůst. U všech lokalit byl pak zaznamenán výrazný pokles přírůstu okolo roku 1970, a po roce 1985 jeho opětovné navyšování. Tomuto trendu se vymyká skokové navýšení přírůstu v letech 1982 – 83, zaznamenané na všech plochách. Další anomálií je propad přírůstu na přelomu tisíciletí, ke kterému došlo na ploše KHB.

Graf 4 zobrazuje průběh tloušťkového přírůstu za šetřené období společně s imisním zatížením lokalit. Obdobně jako v případě grafu 3 je i u těchto dat rozpoznatelný pokles přírůstu v průběhu let 1900 – 1920 (všechny plochy) a 1950 – 1985 (s výjimkou J 12, kde došlo k mírnému poklesu v letech 1939 – 56 a po roce 1980; na KHB byl zaznamenán pokles po roce 1971), po kterém následuje návrat do normálu. Přírůst na ploše KHB byl zvýšený v letech 1943 - 1971. Na všech plochách je viditelné výrazné skokové zvýšení přírůstu během let 1982 – 83. Od roku 1990 je pak přírůst neklesající, opět s výjimkou plochy KHB.

Vzhledem k vyrovnanějšímu průběhu křivek tloušťkového přírůstu byl pro posouzení vlivu škodlivých imisí použit pouze tento přírůst (graf 4).

Z tohoto grafu je patrné zvýšení depozic síry po roce 1950 a vrchol koncentrace okolo roku 1980 s následným poklesem pod úroveň hodnot na počátku 20. století. Tloušťkový přírůst stromů na jednotlivých plochách vykazuje v souladu s těmito daty klesající tendenci v druhé polovině 20. stol. s návratem k normálu po snížení znečištění ovzduší.

Nejlépe je tento trend pozorovatelný na ploše J 09 a K 01, zřejmý je i v případě KHB; na ploše J 12 byly přírůsty vyrovnané bez patrného poklesu během vrcholu ve znečištění ovzduší. Tato zjištění jsou potvrzena statistickým vyhodnocením korelace (tabulka 1). Výjimkou je plocha KHB, na které korelační koeficient nabývá kladné hodnoty, což značí přímou závislost jevů (v tomto případě větší depozice síry souvisí s větším přírůstem). Z křivky přírůstu (graf 4) lze přesto během období největších depozic (okolo roku 1980) vysledovat pokles (po roce 1971). Tomu ovšem předcházela znatelný nárůst (od roku 1943) víceméně paralelně s navyšováním depozic síry (čímž zřejmě došlo k vyhodnocení korelace jako přímé). Toto zvýšení přírůstu je patrně důsledkem jiných vlivů prostředí, nejspíše došlo ke snížení zakmenění (Boncina 2007, Remeš 2015) porostní výchovou či disturbancí (tehdejší věk porostu 80 let), v úvahu připadá i podpůrný vliv depozic dusíku (který zde byl ale nižší než na ostatních plochách).

Snížení přírůstu bylo dále zaznamenáno na počátku 20. století (všechny plochy), kdy depozice síry nedosahovaly abnormálních hodnot a nelze je tedy považovat za příčinu tohoto jevu. Pravděpodobně se jedná spíše o negativní vliv počasí (sucho, pozdní mráz).

Zajímavé je rovněž skokové zvýšení přírůstu, zaznamenané na všech výzkumných plochách v letech 1982 - 83. Toto období bylo zřejmě pro růst příznivé navzdory vysokým depozicím síry. Paralelní zvýšení depozic dusíku (majících podpůrný efekt - Dobbertin 2009, Solberg 2009) nevypadá jako pravděpodobná příčina tohoto jevu; maximum dusíku nebylo deponováno v tak krátkém časovém období a s obdobným skokovým nárůstem a poklesem (viz graf 2), nehledě k tomu, že přírůst příznivě ovlivňují spíše nižší koncentrace tohoto prvku (Erismann 2011). Jako potenciální vysvětlení se opět nabízí průběh počasí - dostatek srážek současně s vysokým teplotním průměrem. Meteorologická data nebyla v rámci této práce sbírána, zde je prostor pro další šetření.

Pozoruhodný je dále pokles přírůstu v Krušných Horách (KHB) navzdory snížení depozic síry po roce 1990. Důležitá je v tomto ohledu i nadmořská výška výzkumné plochy (825 m. n. m.), kdy toto lokalitu lze považovat ve srovnání s ostatními plochami za vhodnější polohu pro růst buku. Možným vysvětlením by mohlo být přetrvávající zakyselení půdy; koncentrace škodlivin byla na ploše sice nižší, jsou zde ovšem jiné nepříznivé faktory - expozice, kdy v Krušných Horách je na rozdíl od dalších lokalit

porost otevřen působení západního větru (teoreticky vyšší přísun zplodin). Významnou roli by v tomto případě mohly hrát i půdní charakteristiky (matečná hornina, půdotvorné procesy) (Janík 2012). Důležitý může dále být sklon svahu, který je na této ploše znatelně nižší, čímž potenciálně dochází k nižšímu odtoku dešťové vody a tedy většímu vsaku (mokrý depozice). V této souvislosti by bylo možné posoudit i velikost depozic v závislosti na umístění plochy v rámci lokální orografie (vrchol hory vs. níže po svahu). Vyhodnotit lze dále zápoj z důvodu vzájemného krytí stromů. Pomineme-li faktor potenciálního zakyselení půdy, alternativním vysvětlením by mohl být vliv počasí, především sucha a pozdních mrazů. Vhodné by bylo i srovnání křivky přírůstu s daty o koncentraci ozónu, který negativně ovlivňuje přírůst (Augustaitis 2015). Neopomenutelným faktorem jsou i vnitřní zákonitosti růstu stromů (např. věk, který je však na této ploše v průměru nižší než na ostatních).

7. ZÁVĚR

V nižších polohách mírného klimatu je limitujícím faktorem přírůstu buku dostatek vláhy, s posunem do vyšších nadmořských výšek nabývá na významu přísun slunečního záření a teplota, a nadměrná oblačnost naopak přírůst snižuje; zásadním negativním činitelem je i výskyt pozdních mrazů. Na území se středozezemním klimatem naproti tomu dostatečné zásobení vodou limituje přírůst až po horní hranici výskytu buku.

Půdní charakteristiky ovlivňují přírůst spíše svou schopností zadržovat vláhu a živiny, nicméně buky na příznivých stanovištích vykazují vyšší resistenci vůči jiným negativním vlivům prostředí.

Z pohledu postavení stromu v rámci porostu lze vylišit vliv kompetice a vzájemného krytí. Přírůst je dále větší ve smíšeném porostu než v monokultuře.

Imise síry působí snížení přírůstu; naproti tomu dusík (v nízkých koncentracích) má podpůrné účinky, stejně jako oxid uhličitý. Aktuálně nejvýznamnějším polutantem je troposférický ozón.

Na základě dendrochronologického měření a výpočtu tloušťkového přírůstu a přírůstu na kruhové základně v bukových porostech Krušných Hor, Krkonoš a Jeseníků byl potvrzen pokles přírůstu během vrcholu znečištění ovzduší. Negativní vliv síry byl patrný stagnací až snížením přírůstu po zvýšení depozic v druhé polovině 20. století. Markantní je pak propad křivek během vrcholu znečištění, po jehož odeznění došlo k návratu do normálu. V Krušných Horách nicméně na přelomu tisíciletí přírůst opět poklesl. Atypický je rovněž skokově zvýšený přírůst v letech 1982 - 83, zaznamenaný na všech plochách. Snížení přírůstu bylo popsáno na všech lokalitách rovněž na počátku 20. století. Tyto jevy jsou patrně způsobeny vlivem počasí, resp. ozónu.

8. SEZNAM LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ

Augustaitis, A., Kliučius, A., Marozas, V., Pilkauskas, M., Augustaitiene, I., Vitas, A., Staszewski, T., Jansons, A., Dreimanis, A., 2015. Sensitivity of European beech trees to unfavorable environmental factors on the edge and outside of their distribution range in northeastern Europe. *iForest - Biogeosciences and Forestry* 9, e1 - e11. ISSN 1971-7458.

Aertsen, W., Janssen, E., Kint, V., Bontemps, J. - D., Orshoven, J. V., Muys, B., 2014. Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. *Forest Ecology and Management* 312, 252 - 259. ISSN 0378 - 1127.

Amann, G. Stromy a keře lesa. Vimperk: Nakladatelství J. Steinbrener, 1997. 228 s. ISBN 80 - 901324 - 9 - 9.

Ammer, Ch., Albrecht, L., Borchert, H., Brosinger, F., Dittmar, Ch., Elling, W., Ewald, J., Felbermeier, B., von Gilsa, H., Huss, J., Kenk, G., Kölling, Ch., Kohnle, U., Meyer, P., Mosandl, R., Moosmayer, H. - U., Palmer, S., Reif, A., Rehfuss, K. - E., Stimm, B., 2005. Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa. Kritische Anmerkungen zu einem Beitrag von RENNENBERG et al. (2004). *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 176, 60 - 67. ISSN 0002 - 5852.

Babst, F., Poulter, B., Trouet, V., Tan, K., Neuwirth, B., Wilson, R., Carrer, M., Grabner, M., Tegel, W., Levanic, T., Panayotov, M., Urbinati, C., Bouriaud, O., Ciais, P., Frank, D., 2013. Site and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Global Ecology and Biogeography* 22, 706 - 717. ISSN 1466 -8238.

Bakker, J. D., 2005. A new, proportional method for reconstructing historical tree diameters. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 2515 - 2520. ISSN 0045 - 5067.

Balcar, V., Špulák, O. Poškození dřevin pozdním mrazem a krycí efekt lesních porostů při obnově lesa v jizerských horách. In Jurásek, A., Novák, J., Slodičák, M. (eds).

Stabilizace funkcí lesa v biotopech narušených antropogenní činností v měnících se podmínkách prostředí. [Opočno]: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti Jíloviště -Strnady, Výzkumná stanice Opočno, 2006, 399 - 407. ISBN 80 – 86461 -71 - 8.

Baudis, M., Premper, T., Welk, E., Bruelheide, H., 2015. The response of three *Fagus sylvatica* L. provenances to water availability at different soil depths. *Ecological Research* 30, 853 - 865. ISSN 1440 - 1703.

Berger, T. W., Türtscher, S., Berger, P., Lindebner, L., 2016. A slight recovery of soils from Acid Rain over the last three decades is not reflected in the macro nutrition of beech (*Fagus sylvatica*) at 97 forest stands of the Vienna Woods. *Environmental Pollution* 216, 624 - 635. ISSN 0269 - 7491.

Bílek, K. Těžba a doprava dříví [online]. Písek: Vyšší odborná škola lesnická a Střední lesnická škola Bedřicha Schwarzenberga Písek, 2013. [cit. 2016 – 10 - 11]. Dostupné z WWW: <https://moodle.lespi.cz/>

Biondi, F., Simona, V., 1996. Recent developments in the analysis of an Italian tree-ring network with emphasis on European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Radiocarbon* 1996, 713 - 725. ISSN 0033 - 8222.

Biondi, F., 1993. Climatic signals in tree rings of *Fagus sylvatica* L. from the central Apennines, Italy. *Acta Oecologica* 14, 57 - 71. ISSN 1146 -609X.

Biondi, F., 2000. Are Climate-Tree Growth Relationships Changing in North-Central Idaho, U. S. A.? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 32, 111 - 116. ISSN 1938 - 4246.

Boncina, A., Kadunc, A., Robic, D., 2007. Effects of selective thinning on growth and development of beech (*Fagus sylvatica* L.) forest stands in south-eastern Slovenia. *Annals of Forest Science* 64, 47 - 57. ISSN 1297 - 966X.

Bošeľa, M., Štefančík, I., Petráš, R., Vacek, S., 2016. The effects of climate warming on the growth of European beech forests depend critically on thinning strategy and site productivity. *Agricultural and Forest Meteorology* 222, 21 - 31. ISSN 0168 - 1923.

Bouriaud, O., Bréda, N., Le Moguédec, G., Nepveu, G., 2004. Modelling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. *Trees* 18, 264 - 276. ISSN 1432 - 2285.

Bourquin- Mignot, Ch., Girardclos, O., 2001. Construction d'une longue chronologie de hêtres au Pays Basque: la forêt d'Iraty et le petit âge glaciaire. *Sud- Ouest Européen* 11, 59 - 71. ISSN 2273 - 0257.

Braun, S., Rihm, B., Schindler, Ch., Flückiger, W., 1999. Growth of Mature Beech in Relation to Ozone and Nitrogen Deposition: an Epidemiological Approach. *Water, Air, and Soil Pollution* 116, 357 - 364. ISSN 1573 - 2932.

Bytnerowicz, A., Godzik, B., Fraczek, W., Grodzinska, K., Krywult, M., Badea, O., Barancok, P., Blum, O., Cerny, M., Godzik, S., Mankovska, B., Manning, W., Moravcik, P., Musselman, R., Oszlanyi, J., Postelnicu, D., Szdzuj, J., Varsavova, M., Zota, M., 2002. Distribution of ozone and other air pollutants in forests of the Carpathian Mountains in central Europe. *Environmental Pollution* 116, 3 - 25. ISSN 0269 - 7491.

Bytnerowicz, A., Badea, O., Barbu, I., Fleischer, P., Fraczek, W., Gancz, V., Godzik, B., Grodzinska, K., Grodzki, W., Karnosky, D., Koren, M., Krywult, M., Krzan, Z., Longauer, R., Mankovska, B., Manning, W. J., Mc Manus, M., Musselman, R. C., Novotny, J., Popescu, F., Postelnicu, D., Prus-Glowacki, W., Skawinski, P., Skiba, S., Szaro, R., Tamas, S., Vasile, C., 2003. New international long-term ecological research on air pollution effects on the Carpathian Mountain forests, Central Europe. *Environment International* 29, 367 - 376. ISSN 0160 - 4120.

Bytnerowicz, A., Godzik, B., Grodzinska, K., Fraczek, W., Musselman, R., Manning, W., Badea, O., Popescu, F., Fleischer, P., 2004. Ambient ozone in forests of the Central

and Eastern European mountains. *Environmental Pollution* 130, 5 - 16. ISSN 0269 - 7491.

Bytnerowicz, A., Badea, O., Popescu, F., Musselman, R., Tanase, M., Barbu, I., Fraczek, W., Gembasu, N., Surdu, A., Danescu, F., Postelnicu, D., Cenusă, R., Vasile, C., 2005. Air pollution, precipitation chemistry and forest health in the Retezat Mountains, Southern Carpathians, Romania. *Environmental Pollution* 137, 546 - 567. ISSN 0269 - 7491.

Callaway, R. M., Walker, L. R., 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78 (7), 1958 - 1965. ISSN 1939 - 9170.

Čada, V., 2013. Vyhodnocení rizik dalšího vývoje horských smrčín Hrubého Jeseníku, část v Moravskoslezském kraji. Studie pro AOPK.

Čufar, K., Prislan, P., de Luis, M., Gričar, J., 2008. Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe. *Trees* 22, 749 - 758. ISSN 1432 - 2285.

Di Filippo, A., Biondi, F., Čufar, K., De Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M., Presutti Saba, E., Schirone, B., Piovesan, G., 2007. Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: Spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. *Journal of Biogeography* 34, 1873 - 1892. ISSN 1365 - 2699.

Ditmarová, L., Kmet, J., 2002. Physiological and biochemical aspects of stress impact on beech saplings growing under varying site conditions. *Biologia* 57, 533 - 540. ISSN 1336 - 9563.

Dittmar, C., Fricke, W., Elling, W., 2006. Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *European Journal of Forest Research* 125, 249 - 259. ISSN 1612 - 4677.

Dittmar, C., Zech, W., Elling, W., 2003. Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe A dendroecological study. *Forest Ecology and Management* 173, 63 - 78. ISSN 0378 - 1127.

Dobbertin, M., Solberg, S., Laubhann, D., Sterba, H., Reinds, G. J., de Vries, W., 2009. The impact of atmospheric deposition and climate on forest growth in Europe using two empirical modelling approaches. *Geophysical Research Abstracts* 11, EGU 2009 – 11434 – 1.

Dobbertin, M., 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research* 124, 319 - 333. ISSN 1612 - 4677.

Drobyshev, I., Övergaard, R., Saygin, I., Niklasson, M., Hickler, T., Karlsson, M., Sykes, M. T., 2010. Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 259, 2160 - 2171. ISSN 0378 - 1127.

Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., Rötzer, T., 2009. Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management* 257, 1175 - 1187. ISSN 0378 - 1127.

Erisman, J. W., van Grinsven, H., Grizzetti, B., Bouraoui, F., Powlson, D., Sutton, M. A., Bleeker, A., Reis, S. The European nitrogen problem in a global perspective. In: Sutton, M. A., Howard, C. M., Erisman, J. W., Billen, G., Bleeker, A., Greenfelt, P., van Grinsven, H., Grizzetti, B. (eds.). *The European Nitrogen Assessment: Sources, Effects and Policy Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. 9 - 31. ISBN 978 – 1 – 10700612 - 6.

EUFORGEN. Distribution map of Beech (*Fagus sylvatica*). Řím, EUFORGEN, 2009 [cit. 2016 – 10 - 11]. Dostupné z WWW:

<http://www.euforgen.org/fileadmin/templates/euforgen.org/upload/Documents/Maps/PDF/Fagus_sylvatica.pdf >

Friedrichs, D. A., Trouet, V., Büntgen, U., Frank, D. C., Esper, J., Neuwirth, B. & Löffler, J. (2009) Species-specific climate sensitivity of tree growth in central-west Germany. *Trees* 23, 729 - 739. ISSN 1432 -2285.

Genet, H., Bréda, N., Dufrêne, E., 2010. Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree Physiology* 30, 177 - 92. ISSN 1758 - 4469.

Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., Rennenberg, H., 2007. Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21, 1 - 11. ISSN 1432 - 2285.

Grams, E. E. T., Anegg, S., Häberle, K.- H., Langebartels, Ch., Matyssek, R., 1999. Interactions of chronic exposure to elevated CO₂ and O₃ levels in the photosynthetic light and dark reactions of European beech (*Fagus sylvatica*). *New Phytologist* 144, 95 - 107. ISSN 1469 - 8137.

Gutiérrez, E., 1988. Dendroecological study of *Fagus silvatica* L. in the Montseny mountains (Spain). *Acta Oecologica* 3, 301 - 309. ISSN 1146 -609X.

Hacket-Pain, A. J., Friend, A. D., Lageard, J. G. A., Thomas, P. A., 2015. The influence of masting phenomenon on growth-climate relationships in trees: explaining the influence of previous summers' climate on ring width. *Tree Physiology* 35, 319 - 330. ISSN 1758 - 4469.

Heilmeyer, H., Baronius, K., Nebe, W., Kuhn, A. J., 2000. Biomass and nutrient relationships of *Betula pendula*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Abies alba* with varying nitrogen and sulphur additions in a pot experiment. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 119, 161-176. ISSN 1439 – 0337.

Holkup, J., Polanská, L. Lesnická botanika [online]. Písek: Vyšší odborná škola lesnická a Střední lesnická škola Bedřicha Schwarzenberga Písek, 2013. [cit. 2016 – 10 - 11]. Dostupné z WWW: <https://moodle.lespi.cz/>

Holmsgaard, E., 1956. Authors Summary: Holmsgaard. Tree-Ring Analyses of Danish Forest Trees. Tree-Ring Bulletin 21, 25 - 27. ISSN 0041 - 2198.

Hurrell, J. W., 1995. Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation: Regional Temperatures and Precipitation. Science 269, 676 - 679. ISSN 1095 - 9203.

Hurrell, J. W., Van Loon, H., 1997. Decadal variations associated with the North Atlantic Oscillation. Climatic Change 36, 301 - 326. ISSN 1573 - 1480.

Huttunen, S., Manninen, S., Timonen, U. Ozone Effects on Forest Vegetation in Europe. In Szaro, R. C., Bytnerowicz, A., Oszlányi, J. (eds.). Effects of Air Pollution on Forest Health and Biodiversity in Forests of Carpathian Mountains. Amsterdam: IOS Press, 2002, s. 43 - 49. ISBN 1 58603 258 5.

Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Bontemps, J. D., 2010. Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France. Forest Ecology and Management 260, 864 - 874. ISSN 0378 - 1127.

Chen, K., Dorado- Linán, I., Akhmetzyanov, L., Gea- Izquierdo, G., Zlatanov, T., Menzel, A., 2015. Influence of climate drivers and the North Atlantic Oscillation on beech growth at marginal sites across the Mediterranean. Climate Research 66, 229 - 242. ISSN 1616 - 1572.

Janík, R., Bublinec, E., Dubová, M., 2012. Sulphate concentration and S-SO₄²⁻ flux in soil solutions in the West Carpathians Mountains on an example of submontane beech forest stand. Journal of Forest Science 58, 35 – 44. ISSN 1805 - 935X.

Knibbe, B., 2007. PAST 4: personal analysis system for tree-ring research, Version 4.2. Vienna, SCIEM: 101.

Knohl, A., Baldocchi, D., 2008. Effects of diffuse radiation on canopy gas exchange processes in a forest ecosystem. *Journal of Geophysical Research* 113, G2. ISSN 2156 - 2202.

Košulič, M., st. Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu. 1. vyd. Brno: FSC ČR, o. s., 2010. 452 s. ISBN 978 – 80 – 254 – 6434 - 2.

Kovář, K., Hrdina, V., Bušina, F. Pěstování lesů [online]. Písek: Vyšší odborná škola lesnická a Střední lesnická škola Bedřicha Schwarzenberga Písek, 2013. [cit. 2016 – 10 - 11]. Dostupné z WWW: <https://moodle.lespi.cz/>

Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M. T., de Winter, W., 2010. Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change - Range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecology and Management* 259, 2213 - 2222. ISSN 0378 - 1127.

Laubhann, D., Sterba, H., Reinds, G. J., De Vries, W., 2009. The impact of atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: An individual tree growth model. *Forest Ecology and Management* 258, 1751 - 1761. ISSN 0378 - 1127.

Matyssek, R., 1998. Ozon - ein Risikofaktor für Bäume und Wälder ? *Biologie in unserer Zeit* 28, 348 - 361. ISSN 1521 - 415X.

Matyssek, R., Kozovits, A. R., Wieser, G., Augustaitiene, I., Augustaitis, A., 2014. Biological reactions of forests to climate change and air pollution. *European Journal of Forest Research* 133, 671 – 673. ISSN 1612 - 4677.

Meier, E. S., Edwards, T. C. jr., Kienast, F., Dobbertin, M., Zimmermann, N. E., 2010. Co-occurrence patterns of trees along macro-climatic gradients and their potential

influence on the present and future distribution of *Fagus sylvatica* L. Journal of Biogeography 38, 371 - 382. ISSN 1365 - 2699.

Meinardus, C., Bayer, E. - M., Lasermann, B., Singer, A., Bräuning, A. Reactions and recovery times of *Fagus sylvatica* after drought events derived from of ring width and maximum latewood density. In Gärtner, H., Rozenberg, P., Montés, P., Bertel, O., Helle, G., Heinrich, I. (Eds.), (2012): TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology 10. Postdam: Deutsches GeoForschungsZentrum GFZ Potsdam, Scientific Technical Report STR 12/03, 2012, 93 - 98. ISSN 1610 - 0956.

Michelot, A., Bréda, N., Damesin, C., Dufrêne, E., 2012. Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. Forest Ecology and Management 265, 161 - 171. ISSN 0378 - 1127.

Mrkva, R., 2000. Chřadnutí dřevin jako významný a očekávaný problém ochrany lesa. Lesnická práce 6, 246 - 249. ISSN 0322 - 9254.

Muck, P., Borchert, H., Hahn, J., Immler, T., Joos, A., Konnert, M. Walentowski, H., Walter, A., 2009. Die Rotbuche – Mutter des Waldes In Zeiten des Klimawandels kommt unserer heimischen Buche im Waldumbau eine tragende Rolle zu. LWF Aktuell 69, 54 - 57. ISSN 1435 - 4098.

Mund, M., Kutsch, W. L., Wirth, C., Kahl, T., Knohl, A., Skomarkova, M. V., Schulze, E. - D., 2010. The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest. Tree Physiology 30, 689 - 704. ISSN 1758 - 4469.

Muzika, R. M., Guyette, R. P., Zielonka, T., Liebhold, A. M., 2004. The influence of O₃, NO₂ and SO₂ on growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* in the Carpathian Mountains. Environmental Pollution 130, 65 -71. ISSN 0269 - 7491.

Mc Naughton, S. J., 1983. Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. *Oikos* 40, 329 - 336. ISSN 1600 - 0706.

Nilsson, I., 1978. The Influence of *Dasychira pudibunda* (Lepidoptera) on Plant Nutrient Transport and Tree Growth in a Beech *Fagus sylvatica* Forest in Southern Sweden. *Oikos* 30, 133 - 148. ISSN 1600 - 0706.

Novák, M., Jacková, I., Zemanová, L., Fottová, D., Prechová, E., Buzek, F., Erbanová, L., 2009. Controls on sulfur content in tree rings of Norway spruce and European beech at a heavily polluted site. *Geochemical Journal* 43, 1 - 4. ISSN 1880 - 5973.

Novotný, R., 2008. Vliv zvýšených koncentrací přízemního ozonu a meteorologických faktorů na stav lesních porostů v české republice. Disertační práce. Praha, ČZU FLD.

Oulehle, F., Evans, Ch. D., Hofmeister, J., Krejci, R., Tahovska, K., Persson, T., Cudlin, P., Hruska, J., 2011. Major changes in forest carbon and nitrogen cycling caused by declining sulphur deposition. *Global Change Biology* 17, 3115 - 3129. ISSN 1365 - 2486.

Oulehle, F., Kopáček, J., Chuman, T., Černohous, V., Hůnová, I., Hruška, J., Krám, P., Lachmanová, Z., Navrátil, T., Štěpánek, P., Tesař, M., Evans, Ch. D., 2016. Predicting sulphur and nitrogen deposition using a simple statistical method. *Atmospheric Environment* 140, 456 - 468. ISSN 1352 - 2310.

Packham, J. R., Thomas, P. A., Atkinson, M. D., Degen, T., 2012. Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* 100, 1557 - 1608. ISSN 1365 - 2745.

Piovesan, G., Adams, J. M., 2001. Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Canadian Journal of Botany* 79, 1039 - 1047. ISSN 1480 - 3305.

Piovesan, G., Bernabei, M., Di Filippo, A., Romagnoli, M., Schirone, B., 2003. A long-term tree ring beech chronology from a high-elevation old-growth forest of Central Italy. *Dendrochronologia* 21, 13 - 22. ISSN 1125 - 7865.

Piovesan, G., Schirone, B., 2000. Winter North Atlantic oscillation effects on the tree rings of the Italian beech (*Fagus sylvatica* L.). *International Journal of Biometeorology* 44, 121 - 127. ISSN 1432 - 1254.

Piutti, E., Cescatti, A., 1997. A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 277 - 284. ISSN 0045 -5067.

Plíva, K. Trvale udržitelné obhospodařování lesů podle souborů lesních typů. [Brandýs nad Labem]: ÚHÚL Brandýs nad Labem, 2000. [224 s].

Poleno, Zd. a kol. Lesnický naučný slovník, 1. díl. Praha: Ministerstvo zemědělství, 1994. 743 s. ISBN 80 – 7084 – 111 - 7.

Poleno, Zd. Výběr jednotlivých stromů k obnovní těžbě v pasečném lese. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, s. r. o., 1999. 127 s. ISBN 80 – 86386 – 01 - 5.

Poleno, Zd., Vacek, St. Pěstování lesů III.: Praktické postupy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, s. r. o., 2009. 951 s. ISBN 978 – 80 – 87154 – 34 - 2.

Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology* 15, 483 - 495. ISSN 1438 - 8677.

Primicia, I., Camarero, J. J., Janda, P., Čada, V., Morrissey, R. C., Trotsiuk, V., Bače, R., Teodosiu, M., Svoboda, M., 2015. Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate. *Forest Ecology and Management* 354, 77 - 86. ISSN 0378 - 1127.

Pšidová, E., Ditmarová, L., Jamnická, G., Kurjak, D., Majerová, J., Czajkowski, T., Bolte, A., 2015. Photosynthetic response of beech seedlings of different origin to water deficit. *Photosynthetica* 53, 187 - 194. ISSN 1573 - 9058.

Remeš, J., Bílek, L., Novák, J., Vacek, Z., Vacek, S., Putalová, T., Koubek, L., 2015. Diameter increment of beech in relation to social position of trees, climate characteristics and thinning intensity. *Journal of Forest Science* 61, 456 - 464. ISSN 1805 - 935X.

Rose, L., Leuschner, C., Köckemann, B., Buschmann, H., 2009. Are marginal beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances a source for drought tolerant ecotypes? *European Journal of Forest Research* 128, 335 - 343. ISSN 1612 - 4677.

Rozas, V., 2001. Detecting the impact of climate and disturbances on tree-rings of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in a lowland forest in Cantabria, Northern Spain. *Annals of Forest Science* 58, 237 - 251. ISSN 1297 - 966X.

Rozas, V., Camarero, J. J., Sangüesa- Barreda, G., Suoto, M., García- González, I., 2015. Summer drought and ENSO-related cloudiness distinctly drive *Fagus sylvatica* growth near the species rear-edge in northern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* 201, 153 - 164. ISSN 0168 - 1923.

Rozas, V., Olano, J. M., 2017. Dendroclimatic responses of four European broadleaved tree species near their southwestern range edges. *Dendrobiology* 77, 65 - 75. ISSN 1641 - 1307.

Rydval, M., Wilson, R., 2012. The Impact of Industrial SO₂ Pollution on North Bohemia Conifers. *Water, Air, Soil Pollution* 223, 5727 - 5744. ISSN 1573 - 2932.

Scharnweber, T., Manthey, M., Criegee, C., Bauwe, A., Schroder, C., Wilmking, M., 2011. Drought matters – Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north- eastern Germany. *Forest Ecology and Management* 262, 947 - 961. ISSN 0378 - 1127.

Schoch, W., Heller, I., Schweingruber, F. H., Kienast, F. Wood anatomy of central European species [online]. [S. l.]: 2004 [cit. 2016 - 10 - 12]. Dostupné z WWW: <http://www.woodanatomy.ch/key.pdf>

Sitková, Z., Nalevanková, P., Střelcová, K., Fleischer, P., Ježík, M., Sitko, R., Pavlenda, P., Hlásny, T., 2014. How does soil water potential limit the seasonal dynamics of sap flow and circumference changes in European beech? *Lesnícky časopis- Forestry Journal* 60, 19 - 30. ISSN 1338 - 4295.

Skomarkova, M. V., Vaganov, E. A., Mund, M., Knohl, A., Linke, P., Boerner, A., Schulze, E. - D., 2006. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees* 20, 571 - 586. ISSN 1432 - 2285.

Smidt, S., Gabler, K., Halbwachs, G., 1991. Beurteilung österreichischer Ozonmessdaten in Hinblick auf wirkungsbezogene Grenzwerte. *Staub. Reinhaltung der Luft* 51, 43 - 49. ISSN 00390771.

Solberg, S., Dobbertin, M., Reinds, G. J., Lange, H., Andreassen, K., Fernandez, P. G., Hildingsson, A., de Vries, W., 2009. Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: A stand growth approach. *Forest Ecology and Management* 258, 1735 - 1750. ISSN 0378 - 1127.

Speer, J. H. *Fundamentals of Tree-ring Research*. Tucson: University of Arizona Press, 2010. 368 s. ISBN 978 – 0 – 8165 – 2685 - 7.

Svoboda, P. *Lesní dřeviny a jejich porosty, část II*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1955. 573 s. Lesnická knihovna.

Szaro, R., Bytnerowicz, A., Oszlányi, J. *Effects of Air Pollution on Forest Health and Biodiversity in Forests in Carpathian Mountains: An Overview*. In Szaro, R., et al. (eds.). *Effects of Air Pollution on Forest Health and Biodiversity in Forests in Carpathian Mountains*. : IOC Press, 2002, 3 - 12. ISBN 1 58603 258 5.

Šach, F., Černošous, V., 2015. Hydraulický lift buku pro smrk: potenciálně významný ekosystémový proces pro pěstování smrkových porostů v souvislosti s klimatickou změnou oteplování. *Zprávy lesnického výzkumu* 60, 53 - 63. ISSN 1805 - 9872.

Štefančík, I., 2015. The effect of different tending on stand structure and quantitative production of European beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in a selected region of East Slovakia. *Journal of Forest Science* 61 (3), 98 -105. ISSN 1805 - 935X.

Thiel, D., Kreyling, J., Backhaus, S., Beierkuhnlein, C., Buhk, C., Egen, K., Huber, G., Konnert, M., Nagy, L., Jentsch, A., 2014. Different reactions of central and marginal provenances of *Fagus sylvatica* to experimental drought. *European Journal of Forest Research* 133, 247 - 260. ISSN 1612 - 4677.

Tomlinson, G.: Tree responses to nitrogen deposition in a changing climate: using carbon and nitrogen stable isotopes in tree-rings and foliage. Thesis. Imperial College London, London, 2015. 140 s.

Trocha, L. K., Ewa Weiser, E., Robakowski, P., 2016. Interactive effects of juvenile defoliation, light conditions, and interspecific competition on growth and ectomycorrhizal colonization of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* seedlings. *Mycorrhiza* 26, 47 - 56. ISSN 1432 - 1890.

ÚHÚL (Ústav pro hospodářskou úpravu lesa) Brandýs nad Labem. *Oblastní plány rozvoje lesa* [online]. Brandýs nad Labem: ÚHÚL Brandýs nad Labem, [2017]. Dostupné z WWW: <http://geoportal.uhul.cz/OprlMap/>

Úradníček, L., Maděra, P., Kolibáčová, S., Koblížek, J., Šefl, J.: *Dřeviny České republiky*. Matice lesnická, spol. s r. o., Písek, 2001. 333 stran. ISBN 80 – 86271 – 09 - 9.

Vacek, S., Lepš, J., 1996. Spatial dynamics of forest decline: the role of neighbouring trees. *Journal of Vegetation Science* 7, 789 - 798. ISSN 1654 - 1103.

Weber, P., Bugmann, H., Pluess, A. R., Walthert, L., Rigling, A., 2013. Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. *Trees* 27, 171 - 181. ISSN 1432 - 2285.

Zahradník, P. (ed.). Metodická příručka integrované ochrany rostlin pro lesní porosty. 1. vyd. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, s. r. o., 2014. 376 s. ISBN 978 – 80 – 7458 – 057 - 4.