Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa

Vliv prostředí na přírůst listnatých dřevin se zaměřením na buk lesní

Bakalářská práce

Autor: Antonín Veber

Vedoucí práce: Ing. Vojtěch Čada. Ph.D.

2018

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Antonín Veber

Lesnictví

Název práce

Vliv prostředí na přírůst listnatých dřevin se zaměřením na buk lesní

Název anglicky

Environmental control over growth of deciduous trees with attention to European beech

---

Cíle práce

Cílem práce je shrnout dosavadní znalosti o vlivu nejrůznějších faktorů prostředí na přírůst listnatých dřevin. Speciální pozornost bude kladena na buk lesní. Bude popsán význam získaných znalostí pro praktický management lesa.

Metodika

Cíle práce budou splněny na základě rozboru literatury (literární rešerše) – bude použita zejména aktuální domácí a zahraniční vědecká literatura. Struktura práce bude odpovídat standardním požadavkům na tento typ práce na Fakultě lesnické a dřevařské, České zemědělské univerzity v Praze.

Harmonogram zpracování:

Březen 2015 Zadání BP

Léto 2015 Studium literatury

Podzim 2015 Odevzdání osnovy práce a kostry literárních zdrojů školiteli

Zima 2015/2016 Příprava textu BP

Březen 2016 Konzultace finální podoby práce se školitelem

Duben 2016 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., 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. 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.

Di Filippo, A., Biondi, F., Maugeri, M., Schirone, B., Piovesan, G., 2012. Bioclimate and growth history affect beech lifespan in the Italian Alps and Apennines. Glob. Chang. Biol. 18, 960–972.

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.

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.

Leonelli, G., Denneler, B., Bergeron, Y., 2008. Climate sensitivity of trembling aspen radial growth along a productivity gradient in northeastern British Columbia, Canada. Can. J. For. Res. 38, 1211–1222.

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.

Nagel, T.A., Svoboda, M., Kobal, M., 2014. Disturbance, life history traits, and dynamics in an old-growth forest landscape of southeastern Europe. Ecol. Appl. 24, 663–79.

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

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 4. 11. 2015

doc. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 19. 12. 2015

prof. Ing. Marek Turčáni, PhD.

Děkan

V Praze dne 07. 03. 2017

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „Vliv prostředí na přírůst listnatých dřevin se zaměřením na buk lesní“ vypracoval samostatně pod vedením Ing. Vojtěcha Čady, Ph.D., a použil jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů na konci práce. 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 8. 3. 2018 Podpis autora

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval vedoucímu své bakalářské práce Ing. Vojtěchovi Čadovi, Ph.D., za jeho cenné rady a připomínky, čas a ochotu při konzultacích nad vznikajícím textem této bakalářské práce. Dále bych chtěl poděkovat rodině, přátelům a přítelkyni za podporu a trpělivost.

Vliv prostředí na přírůst listnatých dřevin se zaměřením na buk lesní

Abstrakt

Buk lesní (*Fagus sylvatica*) je statný 35 (až 40) metrů vysoký stínomilný strom. Dožívá se 200 až 400 let. Je nejčastějším listnatým druhem v evropských lesích. V centrální Evropě je to nejhojnější listnatý druh. Především díky své fyziologické toleranci, výšce a soutěživosti, by měl být dominantní dřevinou na většině lokalit.

Práce se zabývá vlivem člověka, vnějšího prostředí a základními limitujícími faktory pro přírůst, jako je světlo, teplota, oxid uhličitý a voda. Speciální pozornost je kladena na vliv disturbancí a funkci mrtvého dřeva v lesním ekosystému.

Dále je větší pozornost věnována vitalitě a stresu, poněvadž oba tyto faktory hrají důležitou roli při vlivu vnějších podmínek prostředí na organismus.

Také tato práce nemůže opomenout na dendrochronologii, která je základem pro sbírání dat, na jejichž základech je nám umožněno zkoumat vlivy vnějšího prostředí na přírůst buku lesního. Do popředí se pak dostává dendroklimatologie, která nám umožňuje rekonstrukci klimatu z letokruhových přírůstů, poněvadž stromy jsou schopny velmi dobře reagovat na změny ve svém okolí.

Největší pozornost je pak kladena na změny klimatu a jejich následný dopad na populace buku lesního. Jsou zaznamenány velké rozdíly v účinku klimatických změn. Vliv klimatických změn ovlivňuje růst jak pozitivně, tak i negativně. Klíčovou roli pak sehrává nadmořská výška, zeměpisná šířka, dostatek vody a vliv sucha. Nejvíce jsou klimatickými změnami postiženy zpravidla populace rostoucí na hranicích přirozeného areálu rozšíření nebo v hornatém prostředí.

Ze získaných znalostí vyplývá, že by se měl buk vysazovat především v původních klimaxových podmínkách, kde je nejodolnější vůči vnějším vlivům prostředí.

Klíčová slova

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

Environmental control over growth of deciduous trees with attention to European beech

Abstract

The beech forest (Fagus sylvatica) is a stately 35 (-40) meter high, shade tolerant tree. It lives up to 200-400 years. It is the most common deciduous species in European forests. In Central Europe, it is the most abundant deciduous species. Especially due to its physiological tolerance, height and competition, it should be the dominant tree species in most places.

This study deals with the influence of mankind, the external environment and the basic limiting factors for growth. Such as light, temperature, carbon dioxide and water. Furthermore, special attention is paid to the effects of disturbances and the function of dead wood in the forest ecosystem.

Furthermore, more attention is paid to vitality and stress, as both factors play an important role in the influence of external environmental conditions on the body.

Also, this work can´t neglect the dendrochronology that is the basis for collecting data, on the basis of which we are able to study the effects of the external environment on the growth of the beech forest. Dendroclimatology is now at the forefront of the climate, which allows us to reconstruct the climate from the annular growths, because the trees are able to respond very well to the changes in their surroundings.

The greatest attention is then placed on climate change and its subsequent impact on forest beech populations. There are large differences in the effect of climate change. The impact of climate change affects growth both positively and negatively. A key role is played by altitude, latitude, water, and drought. Climate change is most likely affected by populations growing at the border of the natural extension area or in a mountainous environment.

The acquired knowledge suggests that beech should be planted primarily in the original climax conditions, where it is most resistant to the external influences of the environment.

Key words

Growth ring analysis, production, dendrochronology, *Fagus sylvatica*

Obsah

1 Úvod 10

2 Cíl práce 10

3 Buk lesní 11

3.1 Obecné informace 11

3.2 Vliv člověka v dobách minulých 13

3.3 Současný management zohledňující růstový potenciál buku lesního 14

4 Vliv prostředí na přírůst buku lesního 16

4.1 Růst stromu 16

4.1.1 Faktory životního prostředí ovlivňující fotosyntézu a růst 17

4.1.2 Vliv světla a světelné intenzity na buk lesní 18

4.1.3 Vliv teploty vzduchu na fotosyntézu 19

4.1.4 Oxid uhličitý 20

4.1.5 Voda, vliv vodní zásoby, sucha 20

4.1.6 Vlastnosti půdy 22

4.2 Vliv disturbancí 22

4.3 Mrtvé dřevo 23

5 Vitalita a stres 24

6 Dendrochronologie a uplatnění buku lesního 25

6.1 Dendroclimatologie 27

7 Globální klimatické změny s dopadem pro Evropu 28

7.1 Vliv klimatu a vnějších podmínek se zaměřením na buk lesní v centrální Evropě 29

7.2 Vliv klimatu na buk lesní se zaměřením na jižní hranici jeho rozšíření ve Španělsku 31

7.3 Vliv klimatu na buk lesní se zaměřením na posun jeho severní hranice rozšíření v severovýchodním Polsku 33

8 Význam pro praktický management lesa 35
9 Závěr 36
10 Seznam použitých zdrojů 37
10.1 Vědecké časopisy 37
10.2 Knižní zdroje 40
10.3 Akademické práce (dostupné online) 41

Seznam obrázků

Obr. 1: Areál přirozeného rozšíření buku lesního. 13
Obr. 2: Na obrázku jsou zachyceny dva grafy, vývoj průměrné roční teploty a celkové roční srážky. 32

1 Úvod

Tato práce shrnuje dosavadní znalosti o vlivu vnějšího prostředí na přírůst buku lesního (*Fagus sylvatica*). Velký důraz je kladen především na probíhající klimatické změny a jejich možný dopad pro růst a rozšíření buku lesního v Evropě. Pozornost je zaměřena především na vliv teploty, srážek a antropogenní činnosti ve vztahu k populacím buku lesního rostoucího v různých nadmořských výškách a zeměpisných šířkách. Také se zabývá limitujícími faktory, vitalitou a stresem a vlivem disturbancí. Dále jsou nastíněny základy dendrochronologie a dendroklimatologie, které nám umožňují sbírání cenných poznatků, na jejichž základech lze reagovat na měnící se klimatické podmínky v praxi.

2 Cíl práce

Cílem práce je shrnout dosavadní znalosti o vlivu nejrůznějších faktorů prostředí na přírůst listnatých dřevin. Speciální pozornost bude kladena na buk lesní. Bude popsán význam získaných znalostí pro praktický management lesa.

3 Buk lesní

3.1 Obecné informace

Buk lesní (*Fagus sylvatica*) je statný 35 (až 40) metrů vysoký stínomilný strom. Dožívá se 200 až 400 let. V České republice je rozšířen téměř po celém území s těžištěm v mezofytiku a oreofytiku, s malým zastoupením v termofytiku, schází v oblastech od neolitu zemědělsky využívaných (HEJNÝ, 2003). Buk je považován za klimaxovou dřevinu na většině území Evropy. Areál rozšíření se rozvinul ve velmi kontrastních podnebných podmínkách. Ať už se jedná o podnebí středomořské, kontinentální, horské nebo nížinné (COMPS, 1990).

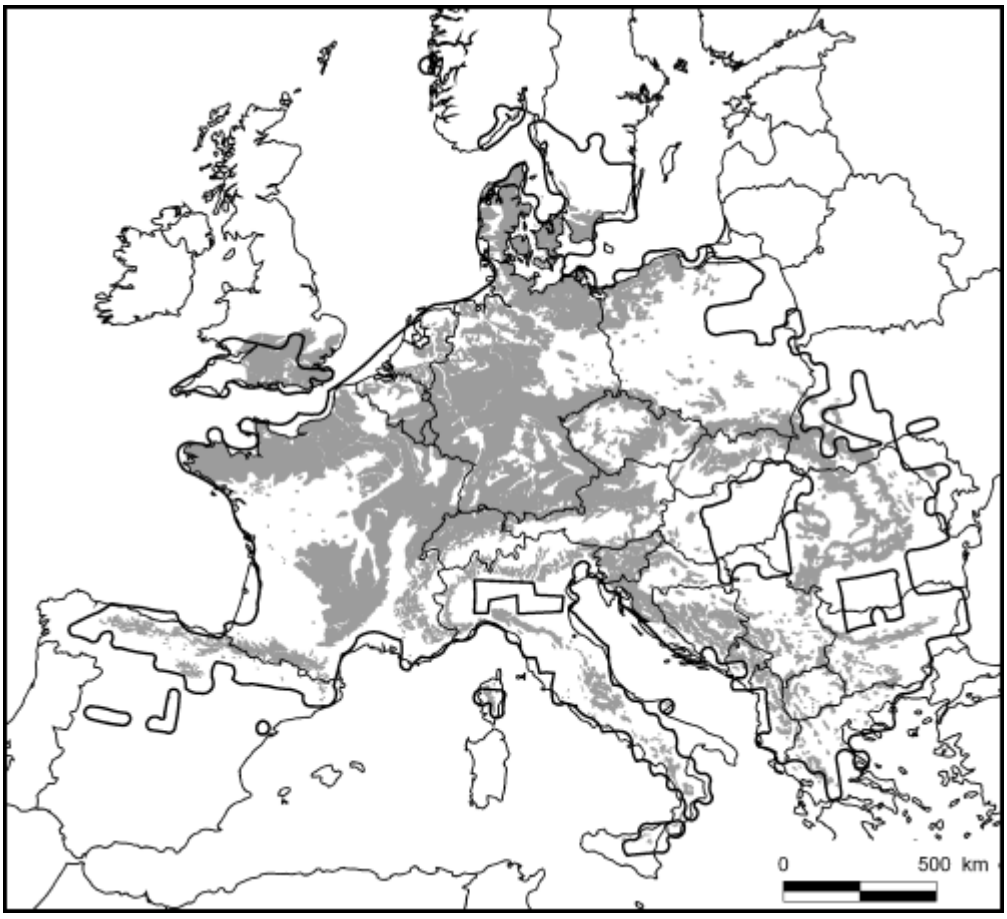
Vyskytuje se zhruba od 300 do 1000 m n. m. Výškové optimum je asi od 500 do 800 m n. m. při ročních srážkách 800 až 1000 mm (HEJNÝ, 2003). Buk lesní je dominantní strom především ve vyšších polohách tzv. bukového a jedlo-bukového stupně (VĚTVIČKA, 2017). Daří se mu na čerstvě vlhkých, dobře provzdušněných, humózních a minerálně bohatých půdách. V nížinách pro nedostatek srážek většinou chybí. Špatně snáší záplavy, zamokřené, silně oglejené a ulehlé půdy. Neroste rovněž na chudých písčitých půdách a v mrazových kotlinách. Vyžaduje alespoň pětiměsíční vegetační dobu (HEJNÝ, 2003). Mezi škůdce ohrožující tuto dřevinu patří například: houba *Nectria ditissima*, dvoukřídlí hmyz *Mikiola fagi* a různé druhy mšic (VON WUEHLISCH, 2008).

Pro buk je charakteristická stříbro-šedá, hladká a tenká kůra (VON WUEHLISCH, 2008). Kmen je přímý, s rozložitou korunou (VĚTVIČKA, 2017). V případě nerušeného růstu vytváří buk typický srdčitý kořenový systém, který je tvořen nepravidelně probíhajícími kosterními a jemnými kořeny. K větvení kořenového systému dochází velmi brzy, takže celá plocha pod korunou je hustě prokořeněná. Vysoká hustota silných a jemných kořenů je typickým znakem kořenového systému tohoto druhu. Horizontální kořeny neprorůstají podstatně za obvod koruny a tvoří tak kompaktní kořenový systém (MAUER, 2013). Buk lesní je jednodomá dřevina. Samčí květy mají 5−6 lístků okvětních a 8–12 tyčinek v převislých svazečcích. Trojčetné samičí květy vyrůstají terminálně po dvou na koncích letošních větévek. Jejich listence tvoří osténkatou číšku, otevírající se za zralosti čtyřmi chlopněmi. Uvnitř je trojboká nažka, bukvice (VĚTVIČKA, 2017). Semenné roky jsou

v intervalu 5 až 8 let. (VON WUEHLISCH, 2008). Listy jsou leskle zelené, celokrajné nebo vlnkovitě vroubkované, v mládí celé hedvábně chlupaté, později jen na obvodu čepele dlouze a řídce chlupaté (VĚTVIČKA, 2017).

Buk lesní (*Fagus Sylvatica*) je nejrozšířenějším ze všech bukových druhů v Evropě. Je charakterizován rozsáhlým geografickým areálem sahajícím od severní hranice rozšíření v jižním Norsku (60,7 ° N) až po Sicílii (37,7 ° N) jižní hranici rozšíření (POLJANEC, 2010). Buk tak patří k nejreprezentativnějším stromům mírných listnatých lesů severní polokoule (FANG, 2006). V centrální Evropě je to nejhojnější listnatý druh. Především díky své fyziologické toleranci, výšce a soutěživosti, by měl být dominantní dřevinou na většině lokalit (DITTMAR, 2003). Podle údajů získaných z map potenciální přirozené vegetace, by buk a smíšené bukové porosty, pokrývaly v průběhu posledních 1000 let v Evropě plochu více než 92 milionů hektarů. Na základě národních inventarizačních plánů víme, že v dnešní době bučiny pokrývají plochu 14 milionů hektarů (KENDERES, 2008).

Společně s ostatními stromy mírného pásu, buk obsadil svůj geografický areál (obr. 1) za velice krátkou geologickou dobu (HUNTLEY, 1989). A to přibližně od poslední doby ledové 12 000 let před současností a v průběhu holocénu přetrvávajícího dodnes (POLJANEC, 2010).



Obr. 1: Areál přirozeného rozšíření buku lesního je vyznačen tučnou černou čarou. Šedě jsou na základě přírodních podmínek vybarveny oblasti, kde by měl být buk převládajícím druhem.

Zdroj: GIESECKE, Thomas, et al. Towards an understanding of the Holocene distribution of Fagus sylvatica L. *Journal of biogeography*, 2007, 34.1: 120.

Dodnes jsou v mnoha zemích zachovány zbytky člověkem téměř nedotčených pralesů, jejichž převládající dřevinou je právě buk lesní. Velmi cenné jsou rozlehlé karpatské bučiny (VĚTVIČKA, 2017).

3.2 Vliv člověka v dobách minulých

Nevíme přesně, jak evropské lesy vypadaly, než se člověk stal významným činitelem v krajině. Předpokládá se, že do té doby měli významnější roli větší býložravci. Je pravděpodobné, že pastva býložravců přispívala ke vzniku prosvětlenějších mezer v porostu. Větší stromy se pak v takovémto typu porostu vyskytovali častěji a menší stromky byly zastoupeny v nižších počtech, než v současných přirozených lesích (BENGTSSON, 2000).

Během posledních 4000 až 5000 let začal člověk hrát významnější roli. Větší býložravci postupně vymírali a jejich úlohu převzali člověkem domestikovaná zvířata. Intenzivnější pastva, vypalování porostů a zemědělství vedli ke zvýšení biodiverzity. S postupným rozmachem industrializace pak došlo k rozsáhlým změnám v krajině a k postupnému ubývání biodiverzity, a to zejména v posledních 100 letech díky intenzivnímu zemědělství a hospodaření v lesích (BENGTSSON, 2000).

Přirozená skladba lesních dřevin se tak v posledních třech staletích značně změnila (NOVOTNÝ, 2010). Většina původních lesů vymizela díky lidské činnosti. Mnoho původních lesních ekosystémů tak patří mezi nejohroženější ekosystémy na světě. Je odhadnuto, že pouze 0,2 % středoevropských listnatých lesů zůstává v relativně původním stavu (BENGTSSON, 2000). V původní přirozené druhové skladbě byl buk na území České republiky zastoupen 40%. Nicméně většina bukových porostů byla vymýcena a dřevo použito ve sklářském průmyslu a na výrobu dřevěného uhlí. Smíšené bukové porosty byly nahrazeny smrkovými a dubovými monokulturami. Většina nedotčených bukových porostů se nachází v extrémně svažitém terénu, kde nemohly být snadno nahrazeny smrkem. Na těchto extrémních stanovištích se buk přirozeně obnovuje. (NOVOTNÝ, 2010). V současnosti je buk lesní na území České republiky zastoupen pouze 8 % (2014), (REMEŠ, 2016).

V jižní Francii v okolí Mont Ventoux, byly přirozené přírodní lesy zlikvidovány pro jiné účely. V této oblasti byl silný vliv odlesňování již od 12. století. Dřevo bylo především použito na stavbu lodí, palivo a dřevěné uhlí. Pak původní lesní plochy sloužily k pastvě dobytka (MAXIME, 2011).

3.3 Současný management zohledňující růstový potenciál buku lesního

Bučiny patří k nejzajímavějším typům lesa v Evropě, a to jak z ekologického, tak ze socioekonomického pohledu (MERINO, 2007). Obrovské evropské lesní plochy jehličnatých monokultur jsou postupně přeměňovány ve smíšené lesy, díky snaze o re-introdukci původních listnatých dřevin (GEßLER, 2007).

Pro současný lesnický management jsou z hlediska výchovy důležité pěstební vlastnosti buku. Buk je dostatečně odolný vůči působení škodlivých abiotických i biotických činitelů. Díky hlubšímu kořenovému systému a příznivějším

charakteristikám opadu, má pozitivní vliv na vlastnosti půdy (REMEŠ, 2016). Listový opad za jeden rok činí 900g/m^2 (VON WUEHLISCH, 2008). Zejména ve smíšených porostech se smrkem je významnou stabilizační dřevinou. Vzhledem ke svým biologickým vlastnostem je pěstebně nejtvárnější dřevinou (schopnost snášet větší zastínění a zároveň velká citlivost na změnu světelných podmínek). Další výhodou je schopnost značného tloušťkového přírůstu až do vysokého věku, pakliže je koruna dostatečně uvolněna. Jistou nevýhodou pro lesnický management je náchylnost k rozrůstání korun do šířky, čímž mohou vznikat nepravidelné až excentrické koruny a ve stadiu mlazin často dochází k zakřivení kmene a k vytváření vidlic. Ve stadiu mlazin a tyčkovin převládá negativní výběr (v úrovni) a od stádia tyčovin je uplatněn pozitivní výběr (REMEŠ, 2016). Bukové porosty jsou většinou vymýceny ve věku 80 – 120 let (VON WUEHLISCH, 2008).

Buk je z mnoha důvodů nejčastěji obnovován přirozeně, mimo jiné z důvodů dosažení potřebné hustoty mladých porostů. Přirozenou obnovu však nelze aplikovat na všech stanovištích, která jsou plánována pro obnovu buku lesního. Především zpětné reintrodukce na dříve smrkem nevhodně zalesněné plochy se bez umělé obnovy neobejdou (REMEŠ, 2016).

V současné době tak buk lesní zažívá renesanci. Jeho ekologický a hospodářský význam byl uznán jak v lesnictví, tak ve dřevozpracujícím průmyslu a v posledních dekádách tak došlo ke značnému zvýšení lesní plochy osázené bukem lesním (DITTMAR, 2003). Před začátkem výraznějších vlivů člověka dosahovalo zastoupení buku lesního 40,2 %. V současnosti dosahuje s výměrou 207 595 ha redukované plochy pouze 8,0 %, a do budoucna se uvažuje, že by měl tento podíl vzrůst na 18,0 % (Zpráva 2015), (FULÍN, 2016). Mezi roky 2000 – 2014 se zastoupení buku lesního zvětšilo o téměř 53 tis. ha porostní půdy. Nárůst zastoupení je tak v souladu s rozsáhlým přirozeným rozšířením zasahujícím od 2. do 7. LVS (REMEŠ, 2016).

Avšak současná nařízení lesnického managementu ignorují potenciální negativní dopady klimatických změn na re-introdukci buku lesního (GEßLER, 2007).

Se zvýšeným růstovým potenciálem na jedné straně, a zároveň na straně druhé vysoké procento stromů vykazující viditelné škody a zjevný regionální pokles buku lesního v Evropě, tak dává vzniknout otázkám ohledně citlivosti a odolnosti této dřeviny na aktuální změny v životním prostředí (DITTMAR, 2003).

4 Vliv prostředí na přírůst buku lesního

Mnoho studií odhalilo citlivost buku lesního na klimatické změny, v souvislosti s jeho přírůstem a reprodukcí (PIOVESAN, 2005). Díky své dlouhověkosti, geografickému rozšíření a citlivosti na měnící se klimatické podmínky, je tak nejslibnějším druhem pro biomonitoringové programy zabývající se stavy evropských lesů (DITTMAR, 2003).

Buk v ideálním případě vyžaduje vlhká léta a mírné zimy. Vyhýbá se půdám přesycených vodou a suchým lokalitám. Patří mezi stínomilné druhy a vyskytuje se na většině typů půdy (GIESECKE, 2007). Nejlepší podmínky pro růst nalézá na vlhkých půdách s vápencovým nebo vulkanickým podložím (VON WUEHLISCH, 2008).

Ve své práci se budu zabývat bukem rostoucím na různých lokalitách v Evropě, v rozdílných klimatických podmínkách. Studie se zaměřují převážně na lokality, které jsou na hranici rozšíření buku lesního, kde tento druh reaguje výrazně silněji na měnící se přírodní podmínky v souvislosti se změnami klimatu. Rozhodujícími faktory v těchto lokalitách bude dostatek srážek a měnící se teplota. Oba tyto faktory se výrazně mění s nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou.

4.1 Růst stromu

Růst stromu je závislý na množství ovlivňujících abiotických a biotických faktorů. Rozhodujícími abiotickými faktory jsou oxid uhličitý, voda, světlo, teplota a minerální látky (KÜHN, 2015). Další faktory omezující růst stromu, jsou schopnost listové biomasy vykonávat fotosyntézu a soupeření o zdroje potřebných k růstu (DOBBERTIN, 2005).

Růstový proces lze hodnotit podle důležitosti na růst listoví, kořenů, pupenů, zásobních orgánů, stonku, obranných mechanizmů a reprodukčních orgánů (DOBBERTIN, 2005).

Růst stromů probíhá v axiálním a radiálním směru. V axiálním směru je růst způsobený aktivitou apikálních meristémů nacházejících se ve vzrostných vrcholech. Naopak v radiálním směru, je růst způsobený dělením buněk v kambiální zóně (SPEER,

2010). Délka, počátek a konec kambiální aktivity je ovlivněno klimatickými podmínkami a délkou dne (KAŠPAR, 2013).

V průběhu dělení kambiálních buněk dochází ke vzniku xylému, k jehož tvorbě dochází ve směru do kmene. Tímto procesem je vytvořena dřevní část kmene. Směrem vně kambiální zóny kmene dochází k tvorbě floému a vzniká tak lýková část kmene (KAŠPAR, 2013).

Činnost kambia je sezonní záležitostí v mírném podnebí. V zimě je činnost dělivých buněk kambia utlumena a k aktivitě zpravidla dochází v jarních měsících. Na začátku vegetačního období je tvorba nových buněk pomalá. Maximální aktivita nastává od poloviny června do poloviny srpna, kdy je vytvořeno až 75 % z celkového dřevního přírůstu. Koncem srpna kambiální aktivita ustává (ONDROUCH, 2013).

Kambiální činnost velmi závisí na druhu dřeviny, stanovišti a klimatických podmínkách v daném vegetačním období (ONDROUCH, 2013).

Na výzkumných plochách buku lesního ve Slovinsku v rozdílných nadmořských výškách (400 m n.m. a 1200 m n.m.), bylo zjištěno, že u stromů ve vyšších polohách nastává činnost kambia o 4 týdny později (v polovině května), než u lokalit v nižších polohách. V nižších polohách začala kambiální aktivita od poloviny dubna do poloviny května. Od dubna do června se průměrný počet dělivých buněk zvyšoval a od července do poloviny srpna docházelo k postupnému ukončování činnosti kambia (ONDROUCH, 2013).

4.1.1 Faktory životního prostředí ovlivňující fotosyntézu a růst

Stromy jakožto autotrofní organismy patří mezi fotosyntetizující organismy. Tento fyziologický proces je zodpovědný za přeměnu sluneční energie na energii chemických vazeb. Dále vede k redukci oxidu uhličitého do organických sloučenin a zároveň se vytváří kyslík (CUDLIN, 2013).

Omezení nebo potlačení fotosyntézy silně ovlivňuje veškeré fyziologické procesy stromu. Například určitá úroveň fotosyntetické aktivity je základní podmínkou pro výživu rostliny a naopak. Stejně tak to platí pro vztah mezi fotosyntézou a respirací,

transpirací atd. Můžeme tedy říct, že lesní ekosystémy jsou závislé na fotosyntéze (CUDLIN, 2013).

Všechny funkce lesního ekosystému jsou podmíněny výškovou strukturou, druhovým a prostorovým uspořádáním, stavbou korun a fyziologickými procesy. Lesní ekosystém lze považovat za otevřený systém, který se vyznačuje širokým souborem prvků a odkazů a jehož kondice je podmíněna funkcí (CUDLIN, 2013).

Mnoho faktorů životního prostředí ovlivňuje proces fotosyntézy. Zejména se jedná o světlo, teplotu, koncentraci oxidu uhličitého v ovzduší, zdroje vody, tlak par mezi listy a ovzduším, úrodnost půdy, slanost, znečišťující látky, aplikované chemikálie, hmyz, nemoci a na interakce mezi těmito faktory. Proces fotosyntézy je také velmi citlivý na kulturní zásahy, jako je ztenčení porostů, prořezávky, hnojení a zavlažování, které mění životní prostředí a režim rostlin. Tyto faktory ovlivňují fotosyntézu v krátkodobém horizontu (dnů až týdnů) v regulování vodivosti průduchů a mezofylové kapacity fotosyntézy. V delším časovém horizontu je fotosyntéza regulována faktory životního prostředí prostřednictvím změn listové plochy (PALLARDY, 2007).

4.1.2 Vliv světla a světelné intenzity na buk lesní

Jedním z hlavních faktorů ovlivňujících přirozenou obnovu buku lesního je přístup světla, jeho charakter, trvání a intenzita. Buk je stínomilná dřevina, zvláště v mládí ji tato vlastnost činí konkurenceschopnou s řadou dalších dřevin. Přímé záření významně ovlivňuje teplotu a vlhkost půdy. Celkové záření v dospělých porostech výrazně prostorově i časově kolísá. Je to dáno relativně vysokým podílem přímého záření prostupujícího mezerami v porostním zápoji. Podle velikosti mezery může podíl přímého záření dosahovat až hodnot volné plochy. Množství a kvalita světla kolísá podle polohy v porostní mezeře. Semenáčky jsou také závislé na dalších faktorech, a to na expozici, sklonu svahu, výšce porostu, morfologii terénu apod. (ŠPULÁK, 2009).

Obecné podmínky průniku světla na stanoviště lze zjistit pomocí tzv. hemisférické fotografie porostního zápoje. Tato technika slouží pro zachycení stavu zápoje prostřednictvím fotografií snímaných extrémně širokoúhlovými objektivy, zvanými rybí oko – fisheye. Optický úhel takového objektivu se typicky blíží nebo rovná 180°, je

tedy široce uplatnitelný v zachycení hemisférických porostů na dvoudimenzionální (ŠPULÁK, 2009).

Prostorové rozložení mezer v zápoji zachycené metodou hemisférické fotografie umožňuje odhad potenciálního slunečního záření pronikajícího na zemský povrch v průběhu definovaného období a výpočet dalších parametrů. Zásadními údaji pro výpočty jsou orientace snímku, souřadnice lokality a charakteristika vegetační sezony (ŠPULÁK, 2009).

Z výzkumu přirozené obnovy smrkobukového porostu v Krkonoších, při horní hranici rozšíření buku lesního, bylo zjištěno, že otevřenost zápoje v rozmezí 8 až 26 % vytváří dostatečné předpoklady pro nástup a udržení přirozené obnovy buku a redukci konkurenční buřeně. Pro výraznější stabilizaci a odrůstání by bylo zapotřebí větší rozvolnění zápoje (50 – 70 %). Nejvíce parametry obnovy korelovaly s charakteristikou difuzního záření a otevřeností zápoje centrální části korunového prostoru (ŠPULÁK, 2009).

4.1.3 Vliv teploty vzduchu na fotosyntézu

Fotosyntéza dřevin probíhá v širokém teplotním rozsahu téměř od bodu mrazu k teplotám přesahující 40 °C. Tento rozsah teplot se mění v závislosti na druhu, genotypu, rostlinného věku, rostlinného původu a sezoně. S dostupností oxidu uhličitého a světelnou intenzitou proces fotosyntézy se se vzrůstající teplotou zvyšuje až do určité kritické hodnoty, od které zase rapidněji klesá. U většiny druhů dřevin mírného pásu se rychlost fotosyntézy zvyšuje od bodu mrazu, až dokud nedosáhne maxima při teplotě mezi 15 až 25 °C. Účinek teploty vzduchu je obvykle modifikován intenzitou světla, dostupností oxidu uhličitého, teplotou půdy, zásobováním vodou a dalšími faktory životního prostředí (PALLARDY, 2007).

Účinky zvýšení teploty se liší podle polohy, protože bioklimatické zóny v Evropě se liší svým omezením pro lesní produkci. Zvyšování teploty by bylo samo o sobě prospěšné pro boreální a mírné lesy, ale interakce s jinými faktory souvisejícími s klimatickými změnami může změnit odezvu. Vyšší teploty prodlužují vegetační období a mohou tak pozitivně ovlivnit fotosyntézu zejména v severních zeměpisných šířkách což způsobuje zvýšený přírůst letokruhů (LINDNER, 2010).

Velkou roli hraje při fotosyntéze teplota půdy. Rychlost absorpce oxidu uhličitého prudce klesá se snižující se teplotou půdy (SPEER, 2010).

4.1.4 Oxid uhličitý

Fotosyntéza dřevin, které mají dostatek vody a světla, je omezena hlavně nízkou koncentrací oxidu uhličitého ve vzduchu. Ve vzduchu je zastoupen přibližně 0,0375% objemu (PALLARDY, 2007).

Lidská činnost významně ovlivňuje koncentraci oxidu uhličitého v ovzduší. Momentálně žijeme ve světě zvyšující se koncentrace oxidu uhličitého. Koncentrace před průmyslovou revolucí dosahovala 280 ppm, zatímco současná úroveň je 380 ppm. Takto vysoké množství oxidu uhličitého v atmosféře nebylo zaznamenáno posledních 100 000 let (SPEER, 2010).

Vyšší koncentrace oxidu uhličitého a vyšší teploty by měly mít pozitivní vliv na růst a produkci dřeva, přinejmenším v krátkodobém a střednědobém časovém horizontu (LINDNER, 2010).

Zvýšené množství oxidu uhličitého vede k částečnému uzavření průduchů, aby tak byly redukovány ztráty vody způsobené transpirací. Tento proces vede k nárůstu množství uhlíku v poměru ke ztrátám vody, a tím dochází k efektivnějšímu využití vody (LINDNER, 2010).

Závěrem je třeba zdůraznit, že neexistuje žádný obecný trend fotosyntetické aktivity, růstová nebo konkurenční schopnost evropského buku reagovat na rostoucí koncentraci oxidu uhličitého. Vzhledem k různým interakcím s jinými environmentálními faktory je třeba předpokládat, že dlouhodobá růstová reakce buku na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého bude obecně proměnná a bude záviset na více faktorech životního prostředí (GEßLER, 2007).

4.1.5 Voda, vliv vodní zásoby, sucha

Proces fotosyntézy velmi rychle reaguje na dostupnost vody v půdě, přičemž funkce fotosyntézy je negativně ovlivněna jak nedostatkem vody, tak i nadměrným zaplavením půdy. Na vodní deficit rostliny reagují uzavřením průduchů, což vede ke snížení účinnosti fixace uhlíku (PALLARDY, 2007).

Předpovědi budoucích srážkových trendů jsou velmi nejisté. Míra a rozložení srážek závisí na mnoha různých parametrech (např. topografii, vegetaci, struktuře, využití půdy). Je proto pravděpodobné, že budoucí změny ve srážkách se budou výrazně lišit ve svém prostorovém a časovém rozdělení. Výsledky některých studií naznačují obecnou tendenci k vyšším úhrnům srážek na severu Evropy (1 – 2% za desetiletí), a zároveň předpovídají nižší úhrny srážek v jižní Evropě (až o 1% za desetiletí). Odhady některých regionálních modelů předvídají, že extrémní hodnoty srážek se v celé Evropě zvýší. Navíc by se měla ve velkých částech Evropy měnit sezonní distribuce srážek. V jižní částech Evropy by se měla část srážek přesunout z letního období (do 30%) do konce zimy a jara (až 20%), což by mohlo vyústit v častější záplavy. Zároveň silné zvýšení teploty vzduchu a současné snižování srážek během vegetační doby bude mít za následek zvýšení potenciálu dlouhých a intenzivních letních such, které budou mít vážné dopady na ekosystémy (GEßLER, 2007).

Buk dominuje přirozené lesy od středně suchých, až po vlhké podmínky. V suchých podmínkách je nahrazen jinými druhy, jako je třeba dub zimní nebo dub pýřitý. Přirozený areál rozšíření buku lesního je hlavně v jižních zeměpisných šířkách ovlivněn dostupností vody (GEßLER, 2007).

Předvídání zvýšené frekvence a trvání letních such v jižní částech střední Evropy může ovlivnit vodní bilanci, příjem živin, růst a konkurenční vlastnosti buku. Zejména na vápencových a písčitých půdách s nízkou zadržovací schopností vody budou stromy více ovlivněny očekávanými změnami klimatu (GEßLER, 2007).

Nicméně analýza provedená v podrostu v lesích jižního Německa odhalila, že bukové sazenice jsou schopny lépe konkurovat intenzivnějším suchým podmínkám, ve srovnání s jinými společně vyskytujícími se dřevinami (GEßLER, 2007).

V důsledku změn ve srážkových modelech lze předpokládat, že na jaře v jižních částech střední Evropy nastane intenzivnější záplava v povodích evropských řek. Buk tak bude velmi negativně ovlivněn především na začátku vegetační sezóny. Je známo, že třeba dub je velmi dobře přizpůsoben tomuto stresu prostředí. Buk je však velmi citlivý na záplavy a vysokou hladinu podzemní vody. Zatopení po několik dní nebo týdnů má za následek viditelné poškození nadzemních částí, dále se přidávají nekrotická zabarvení listů, trhliny v kůře, až dojde k odumření jednotlivých stromů.

Také buky, které byly vystaveny záplavě, jsou velmi náchylné k houbovým patogenům (GEßLER, 2007).

Další z následků půdních záplav je nedostatek kyslíku v půdě, což velmi negativně ovlivňuje uhlíkovou a energetickou bilanci stromů. Snížení uhlohydrátů v kořenech semenáčků buku lesního bylo pozorováno se silně sníženým příjmem dusíku. Po skončení povodňové události se absorpce látek dusíku okamžitě nezotavila, jak tomu bylo pozorováno například u rostlin odolných vůči povodním. Toto poškození kapacit absorpce živin má velký negativní dopad na přírůst. Buk tak může ztratit svou dominantnost a růstový potenciál ve srovnání s druhy tolerujícími sucha a povodně (GEßLER, 2007).

4.1.6 Vlastnosti půdy

Buk patří mezi dřeviny, jejichž kořenový systém reaguje na změny stanoviště mimořádně silně. Zatímco hluboko provzdušněné půdy umožňují hluboký vertikální vývoj kořenů, koření buk na těžkých a především málo provzdušněných půdách vyloženě plošně. Kořeny buku reagují velmi citlivě na nedostatek kyslíku nebo na mechanické překážky v půdě. Na fyziologicky mělkých půdách vytváří buk talířovitý kořenový systém (MAUER, 2013).

4.2 Vliv disturbancí

Disturbance jsou hlavní silou, která řídí dynamiku většiny lesních ekosystémů ve světě. Ve střední Evropě byl vliv disturbancí na dynamiku lesa do nedávné doby opomíjen. Pravděpodobnými důvody této situace jsou malá rozloha původních lesů, kde by bylo možné studovat efekt disturbancí na dynamiku lesa a velký význam přikládaný stanovišti a jeho vlivu na druhovou skladbu a vývoj lesa (SVOBODA, 2008).

Mezi hlavní běžné disturbanční faktory, které mohou ovlivňovat vývoj lesa v různých částech světa, patří oheň, vítr, sníh, hmyz, zvěř atd. Zatímco oheň je považován za hlavní faktor ovlivňující dynamiku lesa v boreálních lesích Evropy a temperátních a boreálních lesích Severní Ameriky, ve střední Evropě je mu přisuzován

pouze minimální význam. Naopak vítr a hmyzí kalamity jsou považovány za jeden z významných činitelů, které mohou ovlivňovat dynamiku lesa ve střední a západní Evropě (SVOBODA, 2008).

S postupujícími dendrochronologickými metodami nyní můžeme pozorovat složité interakce mezi účinky klimatu a následnými disturbancemi a jejich vliv na druhové rozšíření v závislosti na nadmořské výšce a zeměpisné šířce (SPEER, 2010).

Je vědecky podloženo, že přírodní disturbance obnovují regeneraci lesa, a zároveň zhoršují náchylnost k následným disturbancím (SPEER, 2010).

Historicky každá disturbance byla zkoumána izolovaně, aby se určil její vliv na růst stromů. Nyní se zabýváme všemi disturbancemi vyskytujícími se na místě a zkoumáme, jak se disturbance vzájemně ovlivňují (SPEER, 2010).

4.3 Mrtvé dřevo

Tlející dřevo ve všech svých formách je jedním ze základních strukturálních znaků původních lesů střední Evropy. Přítomnost stojících rozpadajících se suchých stromů a tlejících ležících klád je na první pohled jedním z hlavních rozdílů mezi lesem přírodním a hospodářským. Zatímco v přírodních lesích se nalézá v závislosti na fázi vývoje až několik stovek m^3 tlejícího dřeva, v hospodářských lesích je objem tlejícího dřeva minimální (SVOBODA, 2007). Průměrný objem zásob mrtvého dřeva v bukových porostech je 130 m^3/ha, ale rozdílnost mezi zásobami mrtvého dřeva byla vysoká, v rozmezí téměř od nuly do 550 m^3/ha (CHRISTENSEN, 2005).

V bukových porostech je v průměru více spadlého mrtvého dřeva k celkovému objemu mrtvého dřeva podstatně více, než v porovnání se stojícím mrtvým dřevem. Procentní podíl mrtvého dřeva, které stálo, byl téměř dvojnásobný v horských podmínkách než v nížinných / podhorských lesních rezervacích (45 % ku 25 %). Objem mrtvého dřeva na vybraných místech se v průběhu času značně měnil. Výkyvy tohoto objemu byly výrazně vyšší v nížinných / podhorských oblastech, než v horských oblastech (CHRISTENSEN, 2005).

Tlející dřevo má několik významných funkcí. Jedna z nejvíce diskutovaných funkcí tlejícího dřeva je jeho vztah k biologické biodiverzitě různých druhů organismů. Podle některých studií je 30 – 40 % všech organismů žijících v lese závislých na

tlejícím dřevě (SVOBODA, 2007). Dále má vliv na lesní mikroklima, zadržuje vodu v lesním ekosystému, což má pozitivní vliv hlavně v suchých obdobích. Také slouží jako dlouhodobý sklad živin, výrazně přispívá k celkovému ukládání uhlíku a pozvolna uvolňuje organické látky do ekosystému (CHRISTENSEN, 2005).

Vstup tlejícího dřeva do ekosystému začíná mortalitou živých stromů. Mortalita živých stromů je závislá na stavu a struktuře daného lesního porostu a disturbancích, které způsobují mortalitu živých stromů. V porostech, které se nachází v raných fázích sekundární, nebo cyklické sukcese bude mortalita živých stromů způsobena především kompeticí odrůstajícího stromového patra. V porostech v pozdních fázích sekundární nebo cyklické sukcese budou mít největší vliv na mortalitu stromů hlavního stromového patra různé druhy disturbancí (SVOBODA, 2007).

5 Vitalita a stres

Vitalita rostlin je teoretickým konceptem. Lze ji charakterizovat jako schopnost přežití, energie pro život nebo růst. Dále jako schopnost žít, růst a rozvíjet se. Jiná definice vystihuje vitalitu jako schopnost organizmu vstřebávat uhlík, odolávat stresu, přizpůsobovat se vnějším podmínkám v životním prostředí a reprodukovat se (DOBBERTIN, 2005).

Důležité pro posouzení vitality stromu je posouzení vnějších účinků stresu, protože odolnost vůči stresu je důležitým kritériem ve všech konceptech vitality (DOBBERTIN, 2005).

Stres lze charakterizovat jako významnou odchylku od stavu optimálního pro život organizmu. Vitalita slábne, pakliže stres přetrvává. Stres vede k fázi bezprostřední reakce, obvykle následovanou fází zotavení. Různí autoři znázorňují účinky stresu a následnou odezvu v závislosti na čase. Stres je překonán zvýšenou snahou rostliny opravit poškození nebo zvýšenou odolností proti dalšímu stresu. Tento proces má za následek změny v rozdělení uhlíku. Pokud stres pokračuje, schopnost stromu překonat další stres nebo přežít se snižuje, tedy vitalita se snižuje. Predisponující stres a jeho podněcování může vést k poklesu vitality, až v určitém kritickém okamžiku nastane nevratné poškození nebo smrt (DOBBERTIN, 2005).

Bohužel, hypotetické optimum vitality stromů nám není známo. Přesněji lze označit pouze smrt stromu, tedy pouze minimální vitalitu stromu. Je nám umožněno

pozorovat pouze změny projevující se na vitalitě stromu. První fází je prvotní reakce stromu na stres. Dále následuje postupné adaptování stromu na stres. Strom se v této fázi může stát odolnějším vůči stresu nebo naopak se sníží stresová rezistence. Pakliže stres přetrvává po dlouhou dobu a prolomí prahovou hodnotu odporu, následuje nevratné poškození, vyčerpání a smrt (DOBBERTIN, 2005).

Kromě biologického a klimatického stresu se poslední dobou přidávají i náhlé změny v přírodních podmínkách, které zvyšují stres. Antropogenní stres, jako zvyšující se vzdušné znečištění, kyselé depozice a depozice dusíku, mají obrovský vliv na vitalitu stromu (DOBBERTIN, 2005).

Vliv stresu na růst stromu může být testován porovnáním růstu před, v průběhu a až po známý stres (DOBBERTIN, 2005). Počet kambiálních buněk, zodpovědných za růst stromu, závisí na vitalitě stromu (ONDROUCH, 2013). Bylo prokázáno, že defoliace stromů způsobená hmyzem se promítne do letokruhových přírůstů. Velkou otázkou zůstává, zda snížená šířka letokruhu je ukazatelem snižující se vitality stromu (DOBBERTIN, 2005). Pokud má ale strom sníženou vitalitu, tvorba xylému se snižuje a poměr mezi xylémem a floémem se snižuje (ONDROUCH, 2013).

6 Dendrochronologie a uplatnění buku lesního

Dendrochronologie je jednou z nejdůležitějších technik umožňujících zaznamenávání rozmanitých přírodních ekologických procesů a monitorování změn životního prostředí člověka. Slovo dendrochronologie má své kořeny v řečtině - ”dendro“ znamená strom a ”chronologie“ znamená studium času. Dendrochronologie zkoumá události v čase, které jsou zaznamenávány ve stromové struktuře nebo mohou být datovány v letokruzích. Strom se stává nástrojem pro sledování životního prostředí, poskytuje nám tak dlouhodobé informace z prostředí, ve kterém žije. Dendrochronologii lze aplikovat na velmi staré stromy, které nám poskytují dlouhodobé záznamy o minulých teplotách, srážkových úhrnech, požárech, hmyzích kalamitách, půdních sesuvech, hurikánech nebo ledových bouřích. Dřevo z mrtvých stromů lze také použít k rozšíření chronologie stromových letokruhů v čase zpět. Stromy zaznamenávají všechny faktory životního prostředí, které přímo nebo nepřímo ovlivňují vznik a přírůst letokruhové struktury z jedné sezony do další, což nám umožňuje monitorovat v čase

různé události (SPEER, 2010). Například v roce 2003 byla většina stromů v Evropě vystavena obrovskému suchu a tato skutečnost se téměř okamžitě promítla v přírůstech letokruhů. Naproti tomu defoliace způsobená hmyzem je téměř ihned zaznamenatelná na první pohled, ale přírůst stromu může reagovat se zpožděním nebo nereagovat vůbec (DOBBERTIN, 2005). Letokruhové přírůsty buku lesního jsou velmi citlivé na vlivy okolního prostředí a spolehlivě na tyto vlivy reagují. Vysoká kvalita letokruhové chronologie prokazuje vysokou vhodnost pro použití v dendroekologické analýze (DITTMAR, 2003). Princip limitujících faktorů uvádí, že nejvíce omezující faktor bude kontrolovat růst organizmu. Tento fakt je založen na Liebigově zákonu minima. S největší pravděpodobností bude nejvíce ovlivňující faktor zaznamenán v letokruhových přírůstech (SPEER, 2010).

Odběr vzorků pro dendrochronologický výzkum se provádí presslerovým nebozezem. Vývrty se nejčastěji provádí ve výšce 130 cm od země. Vrtá se zpravidla po vrstevnici, aby vzorky nebyly ovlivněny kompresním dřevem. Odebrané vzorky se nejčastěji odebírají v terénu dočasně do trubic z různých materiálů. V laboratoři se pak vyjmou a nalepí na dřevěné lamely. Poté se nalepené vzorky brousí do takové míry, aby byly letokruhy správně viditelné pod binolupou, která je napojena na speciální posuvným stůl, u kterého je přítomen člověk. Ten zaznamenává posouvání desky stolu a tím šířku letokruhů. Přesnost měření je 0,01 mm. Dále následuje vyhodnocení v mnoha různých programech, které srovnávají korelace jednotlivých křivek mezi sebou. A tato data pak už slouží k podrobným výzkumům zabývajícími se třeba klimatologií nebo vlivem disturbancí (RYBNÍČEK, 2012).

Dendrochronologie má několik základních principů a konceptů, které byly opakovaně prokázány vědeckými důkazy z mnoha vědních disciplín, a zároveň byly experimentálně podpořeny dendrochronologickým výzkumem. Mezi hlavní principy patří metoda křížového datování, která uvádí, že odchylka v šířce letokruhu je omezený faktor životního prostředí, potřebný pro růst, který odpovídá úzkým letokruhům. To umožňuje kontrolu kvality požadovanou dendrochronologem, který si pak může dovolit roční rozlišení a následně pak může být schopen určit přesné kalendářní roky pro každý letokruh ve vzorku. Tento princip je posílen konceptem replikace, který uvádí, že spolehlivá data musí být podpořena dostatečným počtem vzorků, aby se zajistilo, že pravděpodobnost chyby v datování bude co nejmenší (SPEER, 2010).

Křížové datování je založeno na modelu širokých a úzkých prstenců stromu za účelem určení polohy skutečných kruhových hranic založených na anatomické struktuře dřeva a poskytuje tak kontrolu skutečného data vzorku. V tomto smyslu je jádro stromu jako čárový kód s různými šířkami řádků, které reprezentují každý rok. Vzory z jednoho stromu lze porovnat se vzory ostatních stromů a zjistit tak, zda jsou všechny letokruhy zastoupeny na vzorku. Tato technika ukazuje, kde chybí letokruh ze vzorku nebo kde by mohl strom vytvořit dva a více letokruhů. Křížové datování tak vede k přesným datům pro každý jednotlivý letokruh v celkovém letokruhovém záznamu (SPEER, 2010).

6.1 Dendroclimatologie

Jednou z prvních nejvíce veřejně diskutovaných aplikací v dendrochronologii byla schopnost rekonstruovat klima z letokruhových přírůstů. Vzhledem k tomu, že stromy reagují na své okolí, jsou vystaveny klimatickým stresům, jako jsou změny teploty, dešťové srážky, vlhkost půdy, dny oblačnosti (počet dnů s mraky, které snižují fotosyntézu) a stres působený větrem. Ve skutečnosti se zdá, že klima je jedním z hlavních kontrolních faktorů ovlivňující přírůst letokruhů ve všech prostorových a časových měřítkách (SPEER, 2010). Dendrochronologické metody umožňují zkoumat letokruhové přírůsty tisíce let zpátky a na jejich základu lze stavět odpovídající klimatické rekonstrukce, ze kterých lze analyzovat i jiné faktory, jako například úroveň znečištění, hmyzí kalamity, konkurenční tlak nebo účinky oxidu uhličitého (JUMP, 2006). Základní kroky při rekonstrukci klimatu jsou relativně jednoduché, a tyto běžné postupy se prováděly ještě před ekologickými rekonstrukcemi, ale statistické analýzy chronologií letokruhových přírůstů pro dendroklimatické rekonstrukce se staly vysoce spolehlivými (SPEER, 2010).

Dendroklimatologické metody při rekonstrukci klimatu začínají lokální analýzou klimatické odpovědi druhu. Používají se standardní dendrochronologické metody. Stromy jsou vybírány z míst citlivých na změnu klimatu, jako jsou strmé skalní svahy nebo severní hranice. Při rekonstrukci klimatu lze použít stromy různého stáří, protože jejich fyziologická odezva se může měnit s věkem. Nejstarší stromy jsou vybrány tak, aby byla získána co nejdelší chronologie, ale starší stromy mohou mít kvůli stárnutí slabší reakci na změnu v prostředí. Stromy se zřejmými zraněními nebo stromy silně

ovlivněné korunovým zápojem jsou vyloučeny kvůli možné komplikaci klimatického signálu s dalšími procesy životního prostředí (SPEER, 2010).

Současná letokruhová chronologie nám umožňuje zkoumat existující populace na hranicích jejich rozšíření. Především nám umožňuje zkoumání reakce na měnící se klima a možný vliv na geografické rozšíření a posun druhu (JUMP, 2006).

7 Globální klimatické změny s dopadem pro Evropu

V průběhu posledních 140 let se průměrná teplota při povrchu Země zvedla v průměru o 0,8 °C. K polovině tohoto nárůstu teploty došlo zejména v průběhu posledních 30 až 40 letech tohoto období, se záznamem teplot k roku 2005. Největší nárůst teploty byl pozorován především v oblastech severní polokoule ve vyšších zemských šířkách. Průměr pro Evropu tvoří nárůst o 0,95 °C. V jižní částech Německa a Alp jde dokonce až o zvýšení o 2 °C (GEßLER, 2007).

Zvyšování průměrné teploty má za následek zesílení globálního hydrologického cyklu. Došlo ke zvýšení globálních srážek. Průměrné globální srážky vzrostly o 2% v průběhu posledních 100 let, avšak s vysokou časovou a prostorovou různorodostí. Větší zvýšení srážkových úhrnů je pozorováno v severní Evropě, a to až o 40%. Naopak v jižních částech Evropy došlo k poklesu o více než 20% (GEßLER, 2007).

Na základě současných znalostí o změnách klimatu za posledních 140 let může za měnící se klima z velké míry člověk. V menší míře také přírodní procesy a změny slunečního záření. Velmi silně je planeta ovlivněna spalováním fosilních paliv. Rozsáhlé změny ve využívání půdy a přetváření krajiny, mají velký dopad na odraz slunečního záření. Nejdůležitější plyn zodpovědný za skleníkový efekt je oxid uhličitý, jehož koncentrace se z dob předindustriálních zvýšila z 280 ppm na 380 ppm v současné době. Z dat za posledních 400 000 let jde o nejvyšší maximální pozorované překročení, a to téměř o 100 ppm (GEßLER, 2007).

7.1 Vliv klimatu a vnějších podmínek se zaměřením na buk lesní v centrální Evropě

Lesy jsou obzvláště citlivé na změny klimatu, protože dlouhověkost stromů neumožňuje rychlou adaptaci na změny v životním prostředí (LINDNER, 2010).

Většina současných klimatických předpovědí pro střední Evropu předvídá zvýšení teploty a očekává se, že zvýšená teplota bude mít za následek větší četnost období sucha, jako například v letech 1997 a 2001. Vzhledem k citlivosti buku lesního na nedostatek vody a její dostupnost bude fyziologický výkon a konkurenční schopnost buku lesního nepříznivě ovlivněna. Situaci ještě může zhoršit, že oblast rozšíření buku lesního se rozkládá na mnoha místech, kde podkladová hornina je vápenec a vápencově odvozené půdy vykazují nízkou schopnost zadržovat vodu (GEßLER, 2007).

V posledních dekádách v oblasti středozemních regionů je pozorována zvýšená úmrtnost mnoha druhů dřevin díky zvýšení teploty a častým suchům. Největší mortalita dřevin byla pozorována v létě roku 2003 napříč celou Evropou. Extrémní sucho silně ovlivnilo porosty buků, dubů, jedle, smrků a borovic (ALLEN, 2010).

Naproti tomu je od roku 1950 zaznamenán zřejmý zvýšený růstový trend buku lesního v centrální Evropě. Na jihu Německa byly pozorovány značně pozitivní odchylky od tabulkových zásob z let 1940 a 1950. Vyhodnocování zásob dřeva v bavorském lese mezi lety 1980 a 1992, odhalilo, že buk v tomto regionu vykazuje velmi vysokou průměrnou výšku a zvýšenou toleranci vůči suchům. Dokonce buky v tomto regionu vykazují nejvyšší průměrnou výšku v nejteplejších regionech (DITTMAR, 2003).

Kromě zvýšených růstových trendů byly také pozorovány opačné jevy, a to zejména ve vyšších nadmořských výškách v různých regionech Evropy. Byla pozorována silná poškození korun stromů a růstové deprese mezi lety 1970 a 1980 (DITTMAR, 2003).

Dlouhodobější pozorování 57 ploch buku lesního ve Švýcarsku odhalilo pozitivní korelaci mezi ročním přírůstem a depozicemi dusíku. Na druhou stranu na základě porovnáním odrostlých stromů se semenáčky buku lesního mezi lety 1991 a 1995, bylo zjištěno negativní ovlivnění přírůstu u starších stromů troposférickým ozónem (DITTMAR, 2003). Ozón má i při nízkých koncentracích velký vliv na snížení

fotosyntézy a obsah chlorofylu v listech, avšak zároveň je zvýšena temnostní fáze fotosyntézy. Také je ozón zodpovědný za stárnutí listů, a to až o 15%. Nejvíce byla činnost fotosyntézy snížena u listů s vysokou průduchovou vodivostí. Starší listy jsou vůči ozónové koncentraci citlivější, ale často se stává, že činnost fotosyntézy je inhibována delší dobu předtím, než jsou zaznamenány známky prvního poškození nebo vlivu na přírůst (PALLARDY, 2007).

Problematice troposférického ozónu se také věnuje tříletá studie, zaměřená na bavorský les v Německu. Bavorský les je především ve venkovské oblasti a koncentrace ozónu se zde postupně zvyšuje s přibývající nadmořskou výškou. Zajímavé je, že zastíněné listy starých i mladších buků nevykazovaly poškození, i přestože byla zvýšená koncentrace ozónu v podrostu. Také nebyla zaznamenaná jasná fyziologická odezva, což poukazuje na možnost, že světlo zesiluje možný účinek ozónu. Navíc v této oblasti je buk ve svém přirozeném výškovém prostředí, stromy v této oblasti vykazují vysoký růstový výkon a možná proto jsou účinky ozónu spíše slabší, než by tomu bylo jinde. Lze dokázat dopad ozónu, avšak ekologický význam ozónového stresu nesmí být vyšší v krátkodobém horizontu než ostatní limitující faktory. Je těžké určit měřítko poškození ozónu mezi mladými a vzrostlými stromy. Jisté je, že vyšší koncentrace ozónu predisponovává k biotickým stresům a může narušit konkurenceschopnost stromu (BAUMGARTEN, 2000).

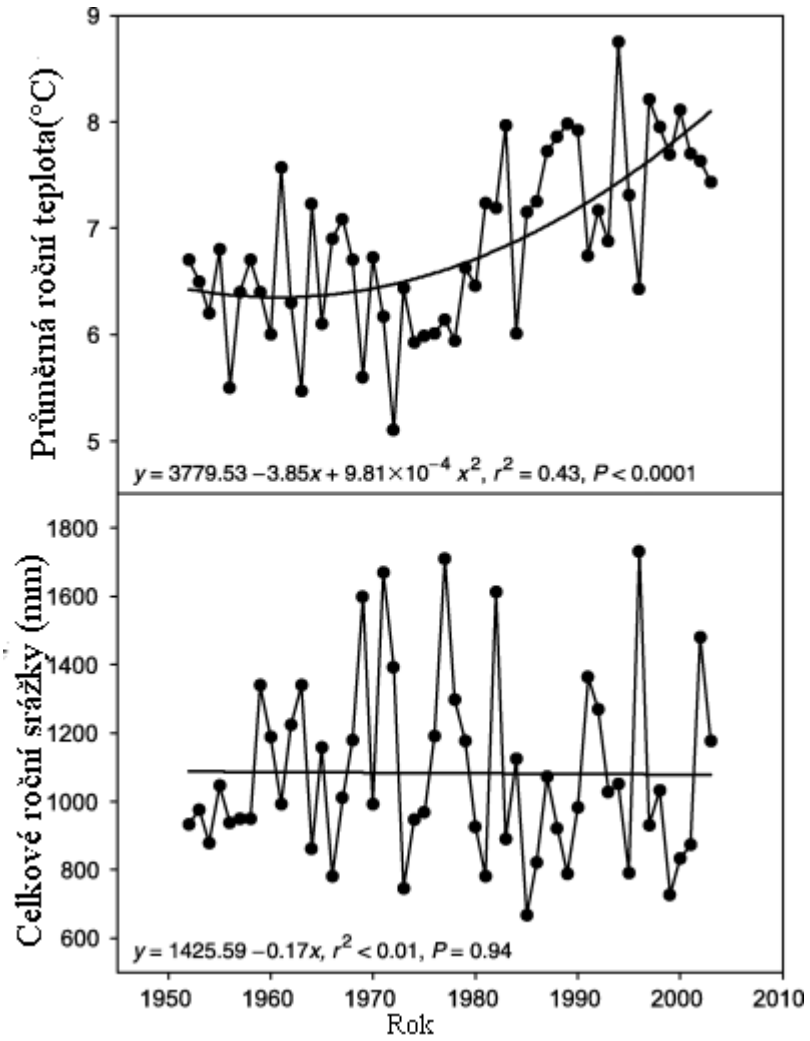
Dlouhodobé průzkumy týkající se stavu korun stromů v Evropě vykazují pokles nepoškozených stromů buku lesního (defoliace 0 ± 10%), a zároveň je zaznamenáno mírně zvýšené poškození již poškozených stromů (defoliace >25%). Buk lesní je jedním z nejvíce zasažených druhů v Evropě. Pouze 34,1 % je defoliací nepostiženo. Naopak 21,9% stromů vykazuje defoliaci či odbarvení. Rok co rok kvalita korunového stavu buku lesního kolísá. Tento jev se často vysvětluje rozdílnými ročními úhrny srážek. Výraznější zhoršení v kvalitě korun je přisuzováno vlivu sucha nebo produkci semen. Zajímavé je, že i navzdory nadprůměrným srážkám v posledních vegetačních obdobích koruny buku lesního nevykazují zlepšení. Opakovaná pozorování předčasného listového odbarvení a opadu listí dokazují, že tomuto jevu podléhají nejvíce buky ve vlhkém alpinském prostředí. Zároveň je v důsledku nižších dešťových srážek nutné zvážit i možnost vlivu jiných faktorů, protože vodní stres nemusí být hlavním faktorem (DITTMAR, 2003).

Výsledky průzkumů stavů korun buku lesního nevykazují společnou korelaci mezi radiálním přírůstem a odlistěním. Dokonce i velmi defoliované buky nebyly ovlivněny na přírůstu. A dokonce v některých případech došlo i ke zvýšení přírůstu (DITTMAR, 2003).

7.2 Vliv klimatu na buk lesní se zaměřením na jižní hranici jeho rozšíření ve Španělsku

Mnoho studií dokazuje, že růst populací buku lesního při jeho jižní hranici rozšíření v Evropě, je silně omezen suchy. Tento problém se týká především populací buku lesního v severním Španělsku. Nedávné vědecké práce zjistily, že se buk snaží v tomto regionu dostat do vyšší nadmořské výšky, a to díky vlivu změnám ve využívání půdy a především vlivem klimatických změn (JUMP, 2006). Buk v posunu do vyšších poloh může být podpořen prodlužující se dobou vegetačního období v důsledku klimatických změn (PEÑUELAS, 2002). V nižších polohách populace buku lesního vykazují změnu barvy korun a defoliace. Postupně tyto populace zanikají a jsou nahrazeny dubem cesmínovým. Tento negativní dopad na růst buku lesního v těchto polohách, je především kvůli dlouhotrvajícím suchům a vysokých letních teplot (JUMP, 2006). Teplota se za posledních 50 let zvýšila o 1,4 °C, zatímco srážky zůstávají neměnné. Teplotní rozdíl mezi lokalitami ve vyšších a nižších polohách činí 3,3 °C (PEÑUELAS, 2002).

Očekává se, že průměrné teploty se budou ve středozemním regionu nadále zvyšovat a budou je doprovázet silná sucha, pakliže nedojde ke zvýšeným srážkovým úhrnům (obr. 2), (JUMP, 2006).



Obr. 2: Na obrázku jsou zachyceny dva grafy, vývoj průměrné roční teploty a celkové roční srážky. Klimatická data mezi roky 1952–2003 byla získána z meteorologické stanice Turó de l'Home v nadmořské výšce 1712 m v pohoří Montseny. Průměrná roční teplota vykazuje zvyšující se trend, především od roku 1970. Celkové úhrny srážek se oproti teplotě nezměnily.

Zdroj: JUMP, Alistair S.; HUNT, Jenny M.; PENUELAS, Josep. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of Fagus sylvatica. *Global Change Biology*, 2006, 12.11: 2165.

Výsledky studie z více než půl století trvajícího sbírání dat zaměřených na roční letokruhové přírůsty u vzrostlých buků v katalánských horách v severovýchodním Španělsku vykazují zajímavé výsledky. Je pozorován nižší přírůst stromů nacházejících se při spodní hranici rozšíření buku lesního ve srovnání s bukem, který roste severněji nebo ve středních polohách od jižní hranice rozšíření. Růst při jižní hranici rozšíření je

charakterizován rychlým nedávným poklesem začínajícím zhruba kolem roku 1975. Oproti přírůstům před tímto rokem došlo k poklesu o 49% (JUMP, 2006). Jako hlavní faktor ovlivňující populace buku lesního v nižších polohách se jeví nedostatečná schopnost zadržovat vodu v půdě, která je většinou ve strmějších svazích. Půda ve středních polohách tohoto regionu je dostatečně hluboká a podpořena dostatkem vláhy z místního říčního toku Santa Fe. Stromy ve vyšších nadmořských výškách netrpí ani nedostatkem vláhy ani zvýšenou teplotou (PEÑUELAS, 2002).

Analýza ročních přírůstů závislých na klimatu vybízí, že pozorovaný pokles růstu je důsledkem oteplování a dlouhodobého nedostatku srážek. Vzhledem k tomu, že klimatická odezva sledovaného lesa je srovnatelná s okrajovými lesy ostatních jižních regionů, je vysoce pravděpodobné, že tento pokles v růstu je široce rozšířeným jevem (JUMP, 2006). Téměř totožné výsledky vykazují zkusné plochy v italských Apeninách. (PIOVESAN, 2008)

7.3 Vliv klimatu na buk lesní se zaměřením na posun jeho severní hranice rozšíření v severovýchodním Polsku

Bylo namítáno, že buk a jiné druhy dřevin nemohly během středního holocénu expandovat do uzavřených lesů severní a střední Evropy, a že jejich migrace v pozdním holocénu byla možná pouze po lidském narušení těchto těch to lesů. Tato úvaha však ignoruje režimy přirozených narušeních, jimž jsou vystaveny všechny lesy a vliv člověka tak nehraje natolik důležitou roli. Hlavní role je tak připisována klimatickým změnám (HUNTLEY, 1989).

Na severovýchodě Polska se nachází hranice severovýchodního rozšíření buku lesního. Nicméně holocenní migrace stále není dokončena. Především v severní části Polska se severní distribuce buku nadále mění (DOBROWOLSKA, 2015).

Hlavními faktory omezující výskyt buku lesního jsou nízké teploty v průběhu zimy, vysoké letní teploty a nedostatek srážek (DOBROWOLSKA, 2015).

Výsledky studie zaměřené na regeneraci a vitalitu buku lesního při hranici jeho areálu vykázaly, že je buk velmi dobře přizpůsoben rozdílným podmínkám na hranici svého rozšíření. Vysoká hustota a vitalita přirozeného zmlazení zajišťuje, že buk se

bude nadále úspěšněji šířit severněji. Což má nesporné výhody pro lesnictví v souvislosti se změnami klimatu (DOBROWOLSKA, 2015).

8 Význam pro praktický management lesa

Po staletích odlesňování a degradace půdy v lesích mírného pásu, po nichž následovala výsadba smrkových monokultur během 20. století, se v současné době společnost snaží o ekologické řešení problému. Nynější lesnické postupy se snaží o udržení a zachování přirozené biodiverzity. Zvlášť velký důraz je kladen na obnovu starších porostů tak, aby byla zachována struktura blížící se pralesovitému vývoji. Je nutné vytvářet podmínky, které by podpořily přirozený vývoj a vytváření porostů se složitými věkovými třídami. Současná strategie by tak mohla přispět k přizpůsobení se nynějším a budoucím klimatickým změnám. Bude především zapotřebí, aby se současný management poučil z poznatků získaných zkoumáním pralesovitých porostů. Velkou pozornost si v souvislosti s touto problematikou zaslouží především dostatek zásob mrtvého dřeva ponechaného v porostu (NAGEL, 2014). Mrtvé dřevo je velmi důležitou složkou v přírodních lesích. Má velmi pozitivní vliv na ukládání a dlouhodobé skladování cenných živin, dále velmi dobře pomáhá zadržovat vodu v ekosystému a tím zmírňovat následky sucha a výrazně přispívá k celkovému ukládání uhlíku v lesním ekosystému. Všechny tyto funkce mrtvého dřeva přispívají k biodiverzitě a stabilitě lesního ekosystému (CHRISTENSEN, 2005).

Současný management by se měl zaměřit na lokality, na kterých vlivem klimatických změn (such, povodní) buk lesní může začít ztrácet svou dominanci a růstový potenciál. Vzhledem k tomu, že tyto dopady se pravděpodobně vyskytnou ve středu stávajících oblastí rozšíření buku lesního, musí vzít současná lesní politika a management tato rizika v úvahu pro vypracování plánů. Lesy bohaté na druhy s vysokým potenciálem odolnosti by tak snížily rizika pro lesnictví související s předvídaným vývojem klimatu ve střední Evropě. Navíc může být vhodné vyzkoušet, zda výběr prokazatelných přírodních podmínek buku může snižovat regeneraci buku způsobenou snížením srážek (GEßLER, 2007).

9 Závěr

Ve své práci jsem se zaměřil na faktory vnějšího prostředí ovlivňující přírůst dřevin. Speciální pozornost jsem věnoval buku lesnímu ve vztahu k probíhajícím klimatickým změnám. Zejména jde o nárůst průměrné teploty vzduchu a zvyšující se koncentraci oxidu uhličitého. Tyto změny dále pak vedou k extrémnějším projevům počasí, nepravidelným srážkovým úhrnům a k častějším suchům. Buk jakožto nejrozšířenější evropská listnatá dřevina je těmto klimatickým změnám vystaven nejvíce.

Nejdříve se následky klimatických změn projevují na populacích buku, které žijí v extrémních podmínkách. Především jde o populace vyskytující se při hranicích přirozeného areálu rozšíření (Itálie, severní Španělsko, Řecko). Naopak populace buku lesního v klimaxovém prostředí centrální Evropy je vysoce odolná vůči klimatickým změnám.

Současný lesnický management by měl brát v potaz měnící se klimatické podmínky a upřednostňovat buk lesní v podmínkách, které jsou pro něj optimální především co do množství srážek a teploty. Ideální by bylo vysazovat buk do výškových stupňů pro něj přirozených.

Na toto téma bylo provedeno mnoho studií, nicméně tato problematika si zaslouží ještě více času a úsilí.

10 Seznam použitých zdrojů

10.1 Vědecké časopisy

ALLEN, Craig D., et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 2010, 259.4: 660-684.

BAUMGARTEN, M., et al. Seasonal ozone response of mature beech trees (Fagus sylvatica) at high altitude in the Bavarian forest (Germany) in comparison with young beech grown in the field and in phytotrons. *Environmental Pollution*, 2000, 109.3: 431-442.

BENGTSSON, Jan, et al. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest ecology and management*, 2000, 132.1: 39-50.

COMPS, B., et al. Allozymic variability in beechwoods (Fagus sylvatica L.) over central Europe: spatial differentiation among and within populations. *Heredity*, 1990, 65.3: 407.

CUDLÍN, Pavel, et al. Forest ecosystem services under climate change and air pollution. In: *Developments in Environmental Science*. Elsevier, 2013. p. 521-546.

DITTMAR, Christoph; ZECH, Wolfgang; ELLING, Wolfram. Growth variations of common beech (Fagus sylvatica L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, 2003, 173.1-3: 63-78.

DOBBERTIN, Matthias. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research*, 2005, 124.4: 319-333.

DOBROWOLSKA, Dorota. Vitality of European beech (Fagus sylvatica L.) at the limit of its natural range in Poland. *Polish Journal of Ecology*, 2015, 63: 260-272.

FANG, Jingyun; LECHOWICZ, Martin J. Climatic limits for the present distribution of beech (Fagus L.) species in the world. *Journal of Biogeography*, 2006, 33.10: 1804-1819.

GEßLER, Arthur, et al. Potential risks for European beech (Fagus sylvatica L.) in a changing climate. *Trees*, 2007, 21.1: 1-11.

GIESECKE, Thomas, et al. Towards an understanding of the Holocene distribution of Fagus sylvatica L. *Journal of biogeography*, 2007, 34.1: 118-131.

HUNTLEY, B.; BARTLEIN, P. J.; PRENTICE, I. C. Climatic control of the distribution and abundance of beech (Fagus L.) in Europe and North America. *Journal of Biogeography*, 1989, 551-560.

CHRISTENSEN, Morten, et al. Dead wood in European beech (Fagus sylvatica) forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 2005, 210.1-3: 267-282.

JUMP, Alistair S.; HUNT, Jenny M.; PENUELAS, Josep. Climate relationships of growth and establishment across the altitudinal range of Fagus sylvatica in the Montseny Mountains, northeast Spain. *Ecoscience*, 2007, 14.4: 507-518.

JUMP, Alistair S.; HUNT, Jenny M.; PENUELAS, Josep. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of Fagus sylvatica. *Global Change Biology*, 2006, 12.11: 2163-2174.

KENDERES, Kata; MIHÓK, Barbara; STANDOVÁR, Tibor. Thirty years of gap dynamics in a Central European beech forest reserve. *Forestry*, 2008, 81.1: 111-123.

KÜHN, Angelika R., et al. Daily growth of European beech (Fagus sylvatica L.) on moist sites is affected by short-term drought rather than ozone uptake. *Trees*, 2015, 29.5: 1501-1519.

LINDNER, Marcus, et al. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest ecology and management*, 2010, 259.4: 698-709.

MAXIME, Cailleret; HENDRIK, Davi. Effects of climate on diameter growth of co-occurring Fagus sylvatica and Abies alba along an altitudinal gradient. *Trees*, 2011, 25.2: 265-276.

MERINO, Agustín, et al. Forest structure and C stocks in natural Fagus sylvatica forest in southern Europe: the effects of past management. *Forest Ecology and Management*, 2007, 250.3: 206-214.

NAGEL, Thomas A.; SVOBODA, Miroslav; KOBAL, Milan. Disturbance, life history traits, and dynamics in an old-growth forest landscape of southeastern Europe. *Ecological Applications*, 2014, 24.4: 663-679.

NOVOTNÝ, P., et al. Current state of European beech (Fagus sylvatica L.) genetic resources conservation in the Czech Republic. *Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae*, 2010, 25: 78-87.

PEÑUELAS, Josep; FILELLA, Iolanda; COMAS, PerE. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 2002, 8.6: 531-544.

PIOVESAN, Gianluca, et al. Drought-driven growth reduction in old beech (Fagus sylvatica L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology*, 2008, 14.6: 1265-1281.

PIOVESAN, Gianluca, et al. Spatial and altitudinal bioclimatic zones of the Italian peninsula identified from a beech (Fagus sylvatica L.) tree-ring network. *Acta Oecologica*, 2005, 27.3: 197-210.

POLJANEC, Ales; FICKO, Andrej; BONCINA, Andrej. Spatiotemporal dynamic of European beech (Fagus sylvatica L.) in Slovenia, 1970–2005. *Forest ecology and management*, 2010, 259.11: 2183-2190.

RYBNÍČEK, Michal, et al. Growth responses of Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) to the climate in the south-eastern part of the Českomoravská Upland (Czech Republic). *Geochronometria*, 2012, 39.2: 149-157.

SVOBODA, M. Efekt disturbancí na dynamiku horského lesa s převahou smrku ve střední Evropě. *Ochrana přírody*, 2008, 1: 31-33.

SVOBODA, Miroslav. Tlející dřevo–jeho význam a funkce v horském smrkovém lese. *Aktuality šumavského výzkumu*, 2007, 3: 115-118.

ŠPULÁK, Ondřej. Kvalita a kvantita přirozené obnovy buku ve vztahu ke světelným podmínkám mateřského porostu. *Zprávy lesnického výzkumu: vědecký recenzovaný časopis*. Praha - Zbraslav nad Vltavou: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti Jíloviště-Strnady, 2009, 54, 248-255.

VON WUEHLISCH, G. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for European beech (Fagus sylvatica). *Bioversity International, Rome, Italy*, 2008, 6.

10.2 Knižní zdroje

FULÍN, Martin, Jiří ČÁP, Helena CVRČKOVÁ, Petr NOVOTNÝ, Pavlína MÁCHOVÁ, Jaroslav DOSTÁL a Josef FRÝDL. *Genetická charakterizace významných regionálních populací buku lesního v České republice: specializovaná mapa s odborným obsahem*. Strnady: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, 2016. Lesnický průvodce. ISBN 978-80-7417-115-4.

HEJNÝ, Slavomil; SLAVÍK, Bohumil. *Květena České republiky 2*. 2. vyd. Praha: Academia, 2003. 544 s. ISBN 80-200-1089-0.

MAUER, Oldřich, 2013. *Rhizologie lesních dřevin* [online]. Brno: Mendelova univerzita v Brně [cit. 2018-04-04]. ISBN 978-80-7375-697-0. Dostupné z: https://akela.mendelu.cz/~xcepl/inobio/nove/Rhizologie_lesnich_drevin/Rhizologie_lesnich_drevin.pdf

PALLARDY, Stephen G. Physiology of Woody Plants. 3rd Edit. San Diego: Academic Press, 2007. ISBN 978-0-12-088765-1.

REMEŠ, Jiří, Jiří NOVÁK, Igor ŠTEFANČÍK, David DUŠEK, Marian SLODIČÁK, Lukáš BÍLEK a Karel PULKRAB, 2016. *Postupy výchovy k dosažení pěstebně-ekologického a ekonomického optima v bukových porostech na CHS 43 a 45: certifikovaná metodika*. Strnady: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti. Lesnický průvodce. ISBN 978-80-7417-123-9.

SPEER, James H. *Fundamentals of Tree-Ring Research*. Tucson: University of Arizona, 2010. ISBN 978-0-8165-2684-0.

VĚTVIČKA, Václav. *Stromy a keře, mé životní lásky*. Praha: Aventinum, 2017. ISBN 978-80-7442-093-1.

10.3 Akademické práce (dostupné online)

KAŠPAR, Jakub. *Vliv nadmořské výšky na sezonní růst stromů v ekotonu horní hranice lesa* [online]. Konstantinovy lázně, 2013 [cit. 2018-03-21]. Dostupné z: https://dspace.cuni.cz/bitstream/handle/20.500.11956/60854/DPTX_2010_1_11310_0_327076_0_99033.pdf?sequence=1. Diplomová práce. Karlova Univerzita, Přírodovědecká fakulta, Katedra fyzické geografie a geoekologie. Vedoucí práce Václav Treml.

ONDROUCH, Tomáš. *Monitoring tvorby dřeva buku lesního (Fagus sylvatica L.) na buněčné úrovni* [online]. Brno, 2013 [cit. 2018-03-21]. Dostupné z: http://is.mendelu.cz/zp/portal_zp.pl?./portal_zp.pl?prehled=vyhledavani;podrobnosti=56215;zp=33890;dinfo_jazyk=1. Diplomová práce. Mendelova Univerzita, Lesnická a Dřevařská fakulta, Ústav nauky o dřevě. Vedoucí práce Vladimír Gryc.