Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa

Bakalářská práce

Dendrochronologické analýzy historie narušení horského smíšeného lesa s dominancí buku

Autor: Soňa Skopalová

Vedoucí práce: Ing. Pavel Janda, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Jana Ágh Lábusová

2018

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Soňa Skopalová

Hospodářská a správní služba v lesním hospodářství

Název práce

Dendrochronologické analýzy historie narušení horského smíšeného lesa s dominancí buku

Název anglicky

Dendrochronological analysis (disturbance history) of mountain mixed beech-dominated forests

---

Cíle práce

Cílem práce je vypracovat literární rešerši na téma historie narušení horských bukových lesů. Práce bude zacílena na přirozené lesní ekosystémy temperátní zóny. Tématem bakalářské práce bude popsat jednotlivé přístupy dendchronologických analýz. Na základě dané analýzy budou vyhodnoceny nejvhodnější přístupy pro analyzování narušení ekosystémů horských smíšených lesů s dominancí buku ve střední Evropě.

Metodika

Literární rešerše bude vypracovaná s využitím širokého spektra zahraničních i domácích vědeckých pramenů. Struktura práce bude odpovídat standardním požadavkům na tento typ práce na Fakultě lesnické a dřevařské, České zemědělské univerzity v Praze.

Doporučený rozsah práce

30 – 40 stran

Klíčová slova

buk, dendrochronologie, disturbance, dynamika lesa

Doporučené zdroje informací

Firm, D., Nagel T.A., Diaci J. 2009. Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. Forest Ecology and Management, 257: 1893-1901.

Fischer, A., Marschall, P., Camp, A. 2013. Disturbances in deciduous temperate forest ecosystems of the northern hemisphere: their effects on both recent and future forest development. Biodiversity and Conservation, 22: 1863-1893.

Frelich, L. E., 2002. Forest dynamics and disturbance regimes, Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Nagel, T.A., Svoboda, M., 2008. Gap disturbance regime in an old-growth Fagus–Abies forest in the Dinaric Mountains, Bosnia-Herzegovina. Canadian Journal of Forest Research, 38: 2728-2737.

Piovesan, G., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Biondi, F., Schirone, B. 2005. Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth Fagus forest in the Apennines. Journal of Vegetation Science 16: 13-28.

Rubino, D.L., Mccarthy, B.C. 2004. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. Dendrochronologia, 21: 97-115.

Speer, J.H. 2012. Fundamentals of Tree Ring Research. Tucson, Arizona: University of Arizona Press, 2012, 355 p.

Splechtna, B.E., Gratzer, G., Black, B.A., 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – A spatial dendro-ecological analysis. Journal of Vegetation Science, 16: 511-522.

Šamonil, P., Timková, J., Vašíčková J. 2016. Uncertainty in the detection of disturbance spatial patterns in temperate forests. Dendrochronologia, 37: 46-56.

Vašíčková I., Šamonil P., Fuentes Ubilla A. E., Král K., Daněk P., Adam D., 2016. The true response of Fagus sylvatica L. to disturbances: A basis for the empirical inference of release criteria for temperate forests. Forest Ecology and Management 374: 174-185.

Předběžný termín obhajoby

2017/18 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Pavel Janda, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Konzultant

Mgr. Jana Lábusová

Elektronicky schváleno dne 28. 3. 2017

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 27. 2. 2018

prof. Ing. Marek Turčáni, PhD.

Děkan

V Praze dne 01. 03. 2018

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma *Dendrochronologické analýzy historie narušení horského smíšeného lesa s dominancí buku* vypracovala samostatně pod vedením Ing. Pavla Jandy, Ph.D. a použila jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědoma, 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 20. dubna 2018 Podpis:

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Pavlovi Jandovi, Ph.D. za odborný dohled a vedení mé práce a Mgr. Janě Ágh Lábusové za konzultace a cenné rady. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat všem, kteří mě během mého studia doprovázeli a podporovali.

Dendrochronologické analýzy historie narušení horského smíšeného lesa s dominancí buku

Abstrakt

Předkládaná bakalářská práce se zabývá výběrem vhodné dendrochronologické metody k rekonstrukci disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku ve střední Evropě. Na základě literární rešerše o dynamice horských smíšených lesů, ekologii zastoupených dřevin horských smíšených lesů střední Evropy, disturbancích a dendrochronologických metodách, byla vybrána metoda boundary line, s prahovými hodnotami >25% a >63% pro vedlejší a hlavní uvolnění, jako nejvhodnější dendrochronologická metoda k detekci uvolnění v korunovém zápoji. Vhodnost této metody byla potvrzena skrze analýzu vědeckých studií, které použily k rekonstrukci disturbační historie horských smíšených lesů střední Evropy dendrochronologické metody detekující uvolnění v korunovém zápoji.

Klíčová slova: buk, dendrochronologie, disturbance, dynamika lesa

Dendrochronological analysis (disturbance history) of mountain mixed beech-dominated forests

Abstract

This bachelor thesis deals with the selection of a suitable dendrochronological method for the reconstruction of the disturbance history of mountain mixed beech-dominated forests in central Europe. Based on a literature review about the dynamics of mountain mixed forests, ecology of represented trees of mountain mixed beech-dominated forests in central Europe, disturbances and dendrochronological methods, the boundary line method was chosen, with threshold values >25% and >63% for moderate and major releases, as the most appropriate dendrochronological method for detecting releases in the canopy. The suitability of this method was confirmed by the analysis of the scientific studies, which used the dendrochronological methods detecting the releases in the canopy for the reconstruction of the disturbance history of mountain mixed beech-dominated forests in central Europe.

Key word: beech, dendrochronology, disturbance, forest dynamics

Obsah

Úvod 9

Cíle práce 9

Teoretická část A) 10

1 Literární rešerše 10

1.1 Biomy Země 10

1.1.1 Opadavé širokolisté lesy 11

1.2 Druhové složení horských smíšených lesů Evropy 13

1.2.1 Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) 13

1.2.2 Smrk ztepilý (*Picea abies* L.) 14

1.2.3 Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.) 15

1.3 Disturbance 17

1.3.1 Disturbační činitelé 19

1.3.2 Abiotičtí činitelé 20

1.3.3 Biotičtí činitelé 22

1.4 Dynamika lesa 23

1.4.1 Velký vývojový cyklus lesa 24

1.4.2 Malý vývojový cyklus lesa 24

1.4.3 Sukcesní modely 26

1.4.4 Dynamika horských smíšených lesů s dominancí buku 28

1.5 Dendrochronologie 30

1.5.1 Odběr vzorků 30

1.5.2 Letokruhová analýza 31

1.5.3 Dendroekologie 32

1.6 Dendrochronologické analýzy uvolnění 33

1.6.1 Statické metody 33

1.6.2 Metody s klouzavým průměrem 34
1.6.3 Reakce na událost 36
1.6.4 Detrendované nebo standardní letokruhové série 37
2 Vyhodnocení nejvhodnější dendrochronologické metody 37
Praktická část B) 38
3 Metodika 38
Analýza vědeckých studií 38
4 Výsledky 39
5 Diskuze 41
6 Závěr 42
7 Seznam použité literatury 44

Seznam obrázků

Obrázek 1: Areál hlavního rozšíření temperátních lesů na severní polokouli. 12
Obrázek 2: Upravené schéma návaznosti základních vývojových stádií a fází přírodního opadavého lesa závěrečného typu 25
Obrázek 3: Sukcesní modely 26
Obrázek 4: Sukcesní a vývojové schéma lesa v podmínkách blížících se boreálnímu lesu v severní Minnesotě, USA 28
Obrázek 5: Boundary line 35
Obrázek 6: Aplikace funkce procentuální růstové změny a absolutní růstové změny 36
Obrázek 7: Oblasti střední Evropy s dendrochronologickým výzkumem 41

Seznam tabulek

Tabulka 1: Dendrochronologické studie disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku ze střední Evropy 40

Seznam použitých zkratek a symbolů

atd.	a tak dále
ArcGIS	počítačový program pro tvorbu map
°C	stupeň Celsia
et	a
et al.	a kolektiv
km²	kilometr čtvereční
m	metr
m²	metr čtvereční
mm	milimetr
PAST 4	počítačový program pro letokruhovou analýzu
TSAP-Win	počítačový program pro letokruhovou analýzu
tzv.	takzvaný

Úvod

Horské smíšené lesy temperátní zóny jsou dynamické ekosystémy, které jsou ovlivňovány různými rušivými silami. Mezi tyto rušivé síly patří například vítr, voda, oheň, které se řadí mezi přirozené činitele způsobující narušení (disturbance). Dále to může být hmyz a zvěř, která se v případě příhodných podmínek (například nadbytek potravy) může přemnožit, a také ovlivnit druhovou a prostorovou strukturu lesa. Disturbance jsou přirozenou součástí lesních ekosystémů, avšak člověk svou činností tento přirozený koloběh rušivých událostí může ovlivnit. Rozsáhlá území přeměňuje k obrazu svému a přirozených lesních ekosystémů postupně ubývá. Působí nové typy disturbancí, na které nejsou lesní ekosystémy adaptovány nebo ovlivňuje frekvenci a intenzitu přirozených disturbačních činitelů. Přesto přese všechno ještě existují zbytky původních smíšených lesů, které jsou ostrůvkovitě rozmístěny zejména na severní polokouli. Kvůli své nedotčenosti mohou být podrobovány dendrochronologickému výzkumu, který za pomoci letokruhové analýzy rekonstruuje jejich přirozenou disturbační historii, a tak přispívá k pochopení rostlinné dynamiky, která je pro nás ještě stále velkou neznámou. Jakými dendrochronologickými metodami je disturbační historie přirozených lesních ekosystémů zkoumána je obsahem této bakalářské práce.

Cíle práce

1) Vypracovat literární rešerši na téma: a) dynamika a disturbance horských smíšených lesů s dominancí buku, b) dendrochronologické metody detekující uvolnění v korunovém zápoji jako nástroj pro rekonstrukci disturbační historie.

2) Vyhodnotit, která z popsaných dendrochronologických metod detekujících uvolnění v korunovém zápoji je nejvhodnější pro rekonstrukci disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku ve střední Evropě.

3) Provést analýzu vědeckých studií, které použily dendrochronologické metody detekující uvolnění v korunovém zápoji k rekonstrukci disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku ve střední Evropě.

Teoretická část A)

1 Literární rešerše

Literární rešerše je rozdělena do 5 dílčích okruhů, kterými je postupně rozebrána zadaná problematika, a tím je tak ucelena celá bakalářská práce. První kapitola je věnována biomu opadavého širokolistého lesa, kde jsou popsány klimatické podmínky a areál rozšíření. Druhá kapitola je zacílena na druhové složení evropských horských lesů a ekologii zastoupených dřevin. Třetí kapitola je zaměřena na disturbance a disturbační činitele horských smíšených lesů temperátní zóny. Čtvrtá kapitola je věnována dynamice lesa, sukcesi a klimaxu. Poslední pátá kapitola je věnována dendrochronologii jako nástroji k rekonstrukci disturbační historie.

1.1 Biomy Země

Ekosystémy širšího, regionálního až kontinentálního rozsahu definujeme jako biomy. Je to označení pro charakteristické typy rostlinných společenstev, které vznikají na základě určitých edafických a klimatických podmínek. V rámci planety se od rovníku k pólům víceméně plynule mění klimatické podmínky, proto se také plynule mění i typická vegetace určitého území. Na proměnlivost vegetace má vliv teplota, délka mezi dnem a nocí, pohyb vzdušných mas, intenzita srážek, intenzita výparu, vlhkost vzduchu, nadmořská výška, terén či typ substrátu. Na základě kombinace těchto podmínek a pásmovitosti Země, vznikají rozličné ekosystémy, které mají stejnorodou nebo pozvolna se měnící strukturu. Biom, pro jehož vznik je rozhodující klima, nazýváme zonální biom (neboli klimatický klimax). Naproti tomu, azonálním biomem (neboli edafický klimax) nazýváme biom, který je podmíněn regionálními či místními zvláštnostmi, specifickými z hlediska reliéfu, typu půd a obsahu půdních látek. Azonálním biomem jsou například mokřady, rašeliniště nebo zasolené půdy (Ulbrichová 2010).

Štícha et al. (2015) vylišuje jako hlavní zonální biomy Země:

- tropické deštné lesy
- savany a tropické sezónní lesy
- tropické polopouště a pouště

- středozemní tvrdolisté lesy
- stepi a kontinentální pouště
- opadavé širokolisté lesy
- jehličnaté lesy, tajga
- tundra a alpínské hole

Opadavým širokolistým lesům budou věnovány následující odstavce, neboť odpovídají zvolené tematice horských smíšených lesů temperátní zóny.

1.1.1 Opadavé širokolisté lesy

Opadavé širokolisté lesy se rozkládají téměř po celé severní polokouli a jsou dominantním biomem mírného pásu - temperátní zóny. Název tohoto biomu byl odvozen z periodické tvorby a opadu listového aparátu. Dalším specifikem pro lesy mírného pásu je střídání období aktivní vegetace a vegetačního klidu, jehož výsledkem jsou letokruhy (Kyncl 2017). Temperátní les nebo jen listnatý les v kontextu středoevropské vegetace, je jen další možný název, pod kterým tento biom můžeme označit (Štícha et al. 2015).

Klima

Vlastnosti podnebí jsou ovlivněny především vzdáleností od oceánu. Zaujímané oblasti přechází z oceánského ke subkontinentálnímu klimatu, což má za následek rozdílný roční úhrn srážek a rozsah zimních teplot. Dřeviny se musely adaptovat na několikatýdenní poklesy teplot pod bod mrazu a při subkontinentálnímu klimatu i na několikaměsíční mrazy, které klesají na -20°C (Ulbrichová 2010).

Klima se vyznačuje 4-6 teplými měsíci a průměrnou červencovou teplotou kolem 20°C. Průměrná roční teplota dosahuje kolem 10°C. Roční úhrn srážek je mezi 500-1500 mm, přičemž letní měsíce jsou nejvíce deštivé (Štícha et al. 2015).

Charakter porostu a jeho dynamika olistění silně ovlivňuje mikroklimatické podmínky. Pro růst a vývoj dřevin je klíčová periodicita roční teploty a měnící se fotoperioda (Ulbrichová 2010).

Areál rozšíření

Opadavé širokolisté lesy zaujímají 3 význačné oblasti severní polokoule. Nalezneme je zejména v Evropě, kromě většiny Skandinávie, Ruska a Středomoří. Dále zejména na západním a východním pobřeží Severní Ameriky a také na východě Asie, například ve východní Číně, Koreji a Japonsku (viz Obrázek 1). Menší oblast tohoto biomu je zastoupena i na jižní polokouli v Chile. Na severní hranici Evropy je tento biom střídán tajgou, na jižní hranici středozemními tvrdolistými lesy a na východní hranici stepmi. V Severní Americe tento biom sousedí se stepmi a na severní hranici také s tajgou. Ve východní Asii tento biom sousedí na jihu s tropickými deštnými lesy, na jihozápadě se stepmi, na západě s pouštěmi a na severu rovněž s tajgou (Ulbrichová 2010).

Obrázek 1: Areál hlavního rozšíření temperátních lesů na severní polokouli (Fischer et al. 2013).

Druhové složení

Opadavé širokolisté lesy východní Asie jsou dominantně tvořeny bukem vroubkovaným (*Fagus crenata* Blume), jasanem mandžuským (*Fraxinus mandshurica* Rupr.) a břízou Ermanovou (*Betula ermanii* Cham.). V závislosti na množství srážek a teplotě, opadavým listnatým lesům Severní Ameriky dominuje buk velkolistý (*Fagus grandifolia* Ehrh.) a javor cukrový (*Acer saccharinum* L.; Ulbrichová 2010).

1.2 Druhové složení horských smíšených lesů Evropy

V závislosti na výšce a podmínkách lokality, zalesněné horské krajině střední a jihovýchodní Evropy dominuje buk lesní (*Fagus sylvatica* L.), který tvoří smíšené porosty s jedlí bělokorou (*Abies alba* Mill.) a smrkem ztepilým (*Picea abies* L.; Nagel et Svoboda 2009). Pro porosty evropského opadavého a smíšeného lesa je typická výstavba s dominancí jednoho patra, která se skládá z růstově vyrovnaných jedinců (stádium optima; Štícha et al. 2015).

1.2.1 Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.)

Buk lesní (dále jen buk) je listnatá, jednodomá klimaxová dřevina. V kombinaci s výškou až 45 m a průměrem kmene až 1,5 m je rovněž dřevinou statnou a mohutnou. Vytváří hladký kmen, který bývá vysoko do koruny průběžný, s větvemi odstávajícími v ostrém úhlu. Na volném prostranství vytváří kulovité koruny, v porostu metlovité. Listy buku jsou střídavé, eliptické, celokrajné, na okraji zvlněné, zašpičatělé (Úřadníček et al. 2001). Koruny, když jsou olistěné, propouští velmi málo světla. V důsledku nedostatku světla je ovlivněn nejen bylinný podrost, ale i ostatní konkurenční dřeviny (Slávik 2004). Buk tedy vytváří víceetážové porosty, často nesmíšené, neboť jak již bylo popsáno, svým cloněním vytlačuje dřeviny ostatní (Musil et Möllerová 2005).

Buk je dřevina stínomilná, zejména v mladém věku snáší značné zastínění. Specializuje se na drobné porostní mezery, neboť reaguje pozitivně i na slabé výkyvy v úrovni světla a meziroční klimatické změny (Dittmar et al. 2003; Piovesan et al. 2003). Avšak tyto růstové změny mohou být lehce zaměněny s reakcí na mezery v korunovém zápoji po disturbanci (Vašíčková et al. 2016).

Buk vyžaduje dostatek srážek a dostatečnou relativní vlhkost vzduchu. Je středně náročný na půdní vláhu a roste skoro na všech druzích hornin, kromě suchých písků, nepropustných jílů, podmáčených půd a rašelinišť. Bukový opad silně ovlivňuje půdu. Buk je citlivý k pozdním mrazům a na znečištění ovzduší, špatně odolává imisím. Daří se mu oblastech s mírně oceánickým klimatem. Pokud klima a jiné faktory nejsou optimální, zvyšují se jeho nároky na půdu (Úřadníček et al. 2001).

Kořenový systém bývá srdčitý se silnými kořeny, které se rozpínají do všech stran, tudíž vichřice strom spíše zlomí, než vyvrátí (Musil et Möllerová 2005).

Starší literatura uvádí, že se buk obvykle dožívá 200 let, což je oproti jedli a smrku věk poloviční. Z toho byly vyvozeny závěry, že během jedné generace jedle a smrku, musí buk vystřídat generace dvě (Korpeľ 1989). Současné výzkumy dynamiky lesa tuto teorii překonávají, neboť se našlo několik buků starších 500 let ve zbytcích pralesů po celé Evropě (Čada 2014). Buk tedy můžeme považovat za dřevinu relativně dlouhověkou.

Buk nalezneme zejména v oblastech západní, střední a jihovýchodní Evropy, ve východní Evropě se nevyskytuje. Na hranici s východní Evropou se vyskytují pouze kříženci buku a buku východního (*Fagus sylvatica* L. x *Fagus orientalis* L.; Slávik 2004). Česká republika leží uvnitř areálu buku. Bukové porosty se rozprostírají ve všech středohorských a horských oblastech hercynského a karpatského vrásnění. V nadmořských výškách cca od 400-800 m vytváří buk čisté bučiny, které se na spodní hranici mísí s dubem. Na horní hranici se mísí s jedlí a smrkem (Úřadníček et al. 2001).

Bukové dřevo je světle růžové, tvrdé, s roztroušeně pórovitou stavbou a bez zřetelného pravého jádra. Bukové lesy byly ve středověku považovány jako zdroj nejlepšího paliva a výživných plodů (bukvic) pro výkrm prasat (Musil et Möllerová 2005). Bukvice jsou rovněž důležitou složkou potravy pro lesní zvěř (Slávik 2004).

1.2.2 Smrk ztepilý (*Picea abies* L.)

Smrk ztepilý (dále jen smrk) je vždyzelená, jednodomá klimaxová dřevina, která dorůstá do výšky 30-50 m a její kmen dosahuje průměru 1-1,5 m. Kmen smrku bývá průběžný, v mládí s hnědou a drsnou kůrou, později s hnědočervenou nebo hnědošedou borkou, která se zpravidla šupinovitě odlupuje (Větvička 1999).

Smrk vytváří pyramidální koruny, které se do vysokého věku špičatí. Koruny jsou úzké či široké, pravidelně přeslenité s variabilním větvením. V důsledku obrusu sněhem nebo častých větrů vanoucích z jednoho směru mohou vznikat na závětrné straně kmene jednostranné vlajkové koruny (Musil et Hamerník 2007).

Jehlice smrku jsou čtyřhranné, leskle zelené, zašpičatělé (Úřadníček et al. 2001), které na stromě vytrvávají 6-9 let. Po opadu se přeměňují v silnou vrstvu humusu a mají negativní vliv na půdu, neboť přispívají k jejímu okyselování a podzolizaci (Musil et Hamerník et al. 2007).

Kořenový systém smrku je plošný, slabě zakotvený v půdě, a tak snadno dochází k jeho vývratům. Smrk je značně náročný na půdní vlhkost, snáší i její nadbytek a stagnující vodu bažin a rašelinišť. Nedostatek vláhy je však limitujícím faktorem pro dobrý růst smrku. Na obsah živin v půdě nemá velké nároky, osídluje oblasti i s mělkými půdami a malou vrstvou humusu. Také na klima není náročný, ale nevyhovují mu vysoké teploty a nízká relativní vlhkost vzduchu. Špatně odolává větru, který působí jeho vývraty. Sníh a námraza způsobují vrcholové zlomy. Smrk je velmi citlivý na znečištění ovzduší, zejména na imise oxidu siřičitého, které způsobují rozsáhlé hynutí porostů. Dřevo smrku je žlutobílé s pryskyřičnými kanálky a čitelnými letokruhy (Úřadníček et al. 2001).

Smrk se dožívá 300-400 let a je považován za dřevinu polostinnou až stinnou se střední tolerancí k zástinu. Ve svých optimálních podmínkách může smrk růst v zástinu i několik desetiletí, aniž by ztratil na vitalitě (Musil et Hamerník 2007).

Smrk se vyskytuje v severní, střední a jihovýchodní Evropě. Z hlediska vertikálního rozložení vystupuje do nadmořské výšky 0-2300 m. Ve střední Evropě je podhorskou a horskou dřevinou s horní hranicí lesa mezi 1100-1500 m nad mořem (hercynská území až Východní Karpaty) a s růstovým optimem v 600-1000 m (Musil et Hamerník 2007).

Během posledních 200 let byl smrk ve střední Evropě člověkem druhotně rozšířen. Smrkové monokultury nahradily a vytlačily většinu původních dřevin. Důsledkem výsadby smrku na nevhodných stanovištích (zejména nižších poloh) došlo k rozvoji chorob a škůdců (například kůrovci), které dosáhly kalamitních rozměrů (Úřadníček et al. 2001).

1.2.3 Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.)

Jedle bělokorá (dále jen jedle) je podobně jako smrk, vždyzelená, jednodomá klimaxová dřevina, která dorůstá do výšky 30-60 m a její kmen dosahuje průměru 1-1,5 m. Vytváří kuželovité koruny, které jsou pravidelně rozvětvené s větvemi kolmými ke kmeni.

V pozdějším věku se koruny mění ve válcovité s nezřetelným vrcholem, tupě uťatým, tzv. čapím hnízdem (Úřadníček et al. 2001). Jehlice jedle jsou dvouřadě uspořádané, lesklé, ploché, na svrchní straně tmavě zelené s podélnou brázdou, na rubu s dvěma bílými pruhy a na špičce mírně vykrojené (Větvička 1999). Na stromě vytrvávají 8-11 let (Úřadníček et al. 2001) a po opadu se rychle rozkládají na humus jen o mírné aciditě, a tak mají na půdu příznivější vliv než jehlice smrku (Musil et Hamerník 2007).

Kmen bývá téměř válcovitý a rovněž plnodřevnější oproti smrku. Jedle mívá bělošedou, hladkou nebo šupinovitou kůru a kolem 50-70 let věku začíná vytvářet podélně rozpukanou borku. Jedlové dřevo je nažloutle bělavé, bez zřetelného jádra a pryskyřičné kanálky jsou obsaženy pouze v kůře. Letokruhy jsou dobře čitelné, neboť jsou ostře ohraničené. Kořenový systém bývá kůlový až srdčitý, s hluboko sahajícími kořeny, tzv. panohy, které upevňují stabilitu nejen jedle, ale i celého porostu proti bořivým větrům (Musil et Hamerník 2007).

Jedle je náročná na půdní vláhu a vyžaduje stejnoměrnou, přiměřenou půdní a vzdušnou vlhkost po celou vegetační dobu. Na obsah živin v půdě je náročnější než smrk a vyžaduje hluboké půdy. Optimálně se vyskytuje na vápencích, avšak nejlépe se jí daří na hlubokých a čerstvých půdách. Na suchých stanovištích nebo na hlubokých rašelinných půdách se nevyskytuje (Úřadníček et al. 2001).

Jedle je dlouhověká dřevina, která se dožívá 300-600 let. Rovněž je to dřevina stinná (po tisu nejtolerantnější k zastínění), která je schopna se i v zástinu obnovovat. Uplatňuje se ve výstavbě víceetážových, nestejnověkých (smíšených) lesních porostů. Její růstový vývoj je pomalý, zejména v mládí, neboť podrost může vegetovat v silném zástinu 120 i více let, aniž by ztratil na vitalitě (Musil et Hamerník 2007).

Jedle je dřevina oceánického klimatu s mírnými zimami. Pozdní a silné zimní mrazy jí nesvědčí. Podrost jedle trpí, pokud není pří pozdních mrazech pod ochranou mateřského porostu a při dlouhotrvajících nízkých teplotách jedle vytváří nepravá jádra a dochází k prasklinám v dřevním válci (Úřadníček et al. 2001).

Jedle pochází z hor jihozápadní Evropy. Nalezneme ji zejména ve střední a jižní Evropě, od Pyrenejí přes Alpy, Karpaty a Balkán (Větvička 1999), kde tvoří smíšené porosty, tzv. hercynskou směs, s bukem a smrkem.

Její vertikální rozložení se pohybuje v nadmořských výškách 140-2100 m, ale obecně je považována za horský druh. Avšak za posledních 200 let je tato dřevina na ústupu a chřadne, což může způsobit, že její výskyt bude v některých oblastech eliminován. Chřadnutí je spojováno s lidskou činností, jako je nástup holosečného hospodaření, výsadba monokultur smrku a krátká obnovní doba. Zřejmě se ale jedná o komplexní proces onemocnění s periodickými návraty, které způsobují četné další faktory a stresory, jako jsou například klimatické extrémy, znečištěné ovzduší, odvodňování porostů, houbové patogeny, přezvěření nebo genetické či fylogenetické faktory jedle (Musil et Hamerník 2007).

1.3 Disturbance

Disturbance (neboli narušení) je, dle široce užívané definice, relativně diskrétní událost v čase, která porušuje strukturu ekosystému, společenstva či populace a také mění zdroje živin, dostupnost půdy nebo fyzikální prostředí (White et Pickett 1985). Samotná událost může být endogenního (faktor uvnitř porostu) nebo exogenního (faktor mimo porost) původu a může významně ovlivnit hodnotu radiálního přírůstu (Cook 1987). Souhrn všech disturbancí a jejich interakce pro danou dobu a území se nazývá režim disturbancí (Frelich 2002).

V závislosti na jejím původci a na časovém a prostorovém rozlišení, disturbance vytváří odlišné prostředí pro klíčení, růst, přežití a interakci rostlinných druhů (Splechtna et al. 2005). Sběr informací, o časových a prostorových rozlišení disturbancí, které působí na ekosystémy, je základním předpokladem pro pochopení rostlinné dynamiky (Moloney et Levin 1996; Spies et Turner 1999; Nakashizuka 2001; Gratzer et al. 2004).

Dynamika horských lesů pro nás zatím zůstává stále velkou neznámou, neboť nemáme k dispozici dostatečné množství informací o disturbačních režimech, které se v nich odehrávají. Jedním ze dvou hlavních důvodů tohoto nedostatku informací je vzácná existence takových lesů, které v minulosti nebyly člověkem dotčeny a využívány (Glatzel 1999). Historickým příkladem intenzivního využívání lesů je například 19. století. V této době byly rozsáhlé areály evropských lesů vymýceny a původní, přirozené, druhové složení bylo nahrazeno monokulturami smrku (Diaci 2002). Současná struktura lesů a druhové složení je převážně tedy výsledkem lidské činnosti.

Skutečnost, že podceňujeme vliv disturbancí na lesní strukturu, je druhým hlavním důvodem. Větší váhu totiž připisujeme vlivu prostředí. Takový postoj zaujímáme proto, že většina horských lesů střední Evropy je kompozičně stabilní (Splechtna et al. 2005), kde i přes silnou větrnou disturbanci, dominantní postavení si uchovávají pozdně-sukcesní druhy, které se opětně obnovují (Fischer 1992; Splechtna 1994). Mezi tyto pozdně-sukcesní druhy patří již zmíněný buk, jedle a smrk.

Obecně platí, že v krajině, s častým výskytem (frekvencí) disturbancí, dominují mladé porosty, které jsou tvořeny dřevinami netolerantními vůči zastínění. Takovou dřevinou je například topol osika (*Populus tremuloides* L., dále jen topol). Naopak, staré porosty tvořené dřevinami tolerujícími zástin, jako je například zerav západní (*Thuja occidentalis* L., dále jen zerav), dominují v krajině, kde výskyt závažných disturbancí je vzácný.

Frelich (2002) charakterizuje disturbance podle následujích faktorů:

- původce – vítr, oheň, hmyz, kopytníci atd.
- rozsah narušené plochy – na úrovni bodu, porostu až krajiny
- intenzita – množství energie uvolněné fyzikálními procesy disturbance
- severita (síla) – míra úmrtnosti stromů a rostlin na narušené ploše
- frekvence – počet disturbancí za jednotku času
- doba návratnosti – průměrná doba potřebná k narušení plochy ekvivalentní ke studované oblasti

Disturbance nízké severity

Tyto disturbance likvidují malou část lesního podrostu, úrovňových stromů nebo obojího naráz. Následkem je nízká mortalita rozmístěná nepravidelně po ploše. Disturbance nízké severity způsobuje i vítr, který vytváří nepravidelné mezery v korunovém zápoji nebo výběrný způsob těžby.

Disturbance střední severity

Tyto disturbance likvidují většinu lesního podrostu nebo úrovňových stromů, nedotčeny jsou pouze vzrostlé stromy nebo semenáčky. Disturbance střední severity způsobuje holosečný způsob těžby nebo silný vítr, který odstraní většinu úrovňových stromů, ale podrost se semenáčky zůstane nedotčen. Dále například přízemní oheň, který spálí pouze podrost se semenáčky a vzrostlé stromy nezasáhne.

Disturbance vysoké severity

Tyto disturbance likvidují všechen lesní podrost a úrovňové stromy. Disturbance vysoké severity způsobuje korunový požár nebo holosečný způsob těžby následovaný vypálením podrostu.

1.3.1 Disturbační činitelé

Na první pohled se může zdát, že disturbance jsou jakési negativní události, které jsou škodlivé až nebezpečné pro lesní ekosystémy a jejich výskyt či četnost je nežádoucí. V případě působení přirozených činitelů disturbancí, je tomu spíše naopak. Se zánikem starých stromů se vytváří prostor pro růst mladších stromů a vytváří se mozaikovitá stanoviště pro rozličné druhy rostlin a živočichů, čímž se zvyšuje rozmanitost druhů, která by ve srovnání s nerušenými porosty nenastala (Fischer et al. 2013). Disturbance jsou tedy podstatným prvkem lesních ekosystémů (Foster et al. 1998).

Disturbance pro lepší přehlednost můžeme rozdělit do dvou skupin dle disturbačních činitelů, které je zapříčiňují, a to na:

- abiotické (neživé) činitele - způsobující fyzikální disturbance
- biotické (živé) činitele - způsobující biologické disturbance

Člověk v této klasifikaci přirozených disturbačních faktorů stojí odděleně, neboť svými činnostmi vytváří nové typy disturbancí nejen fyzikálních (kácení stromů, holosečný způsob těžby), ale i biologické (extrakce biomasy, introdukce nepůvodních druhů, druhová selekce). Rovněž svou činností může měnit frekvenci a intenzitu přírodních disturbancí jako jsou například požáry nebo sněhové laviny (v důsledku odlesňování).

Člověk přeměňuje lesní porosty na zemědělskou půdu (pole, pastviny) nebo kvůli urbanizaci, výstavbě infrastruktury a rekreaci (Fischer et al. 2013). Provoz průmyslových podniků a pozemních komunikací je zdrojem emisí škodlivých plynů (oxid siřičitý, výfukové plyny). Při styku s životním prostředím se tyto plyny mění na imise, které mohou být příčinou plošného odumírání porostů (Štícha et al. 2015).

1.3.2 Abiotičtí činitelé

Vítr

Vítr je kvůli své všudypřítomnosti nejvýznamnější disturbační činitel lesních ekosystémů temperátní zóny (Papaik et Canham 2006). Podle Lorimer (1980) je vítr nejhlavnější přirozený disturbační činitel, který vytváří nestejnověké lesní struktury a který se významně uplatňuje v expanzi porostních mezer (Worral et al. 2005).

Svou bořivou silou vyvrací nebo láme jednotlivé stromy nebo skupiny stromů. Větrné disturbance také způsobují půdní disturbance a změny v makroklimatu lesního porostu (Fischer et al. 2013).

Frelich (2002) rozděluje větrné disturbance na:

- konvektivní bouřky
- tornádo
- vichřice

Konvektivní bouřky jsou formovány tzv. microburst a downburst. Rozdíl mezi těmito větrnými jevy spočívá ve velikosti. Downburst bývá dlouhý několik kilometrů, zatímco microburst dosahuje menší velikosti, a to několika desítek až stovek metrů. Tyto větrné jevy jsou tvořeny proudem hustého studeného vzduchu, který se směrem dolů zrychluje, a když narazí do země, tak se roztříští do všech stran. Formování těchto jevů trvá jen pár minut a zasažené plochy mívají tvar oválu (Frelich 2002).

Tornádo je vír rychle se rotujícího vzduchu, který vznikne z rotujících bouřek. Dosahuje šířky 100 až 200 metrů, maximálně až 2 kilometrů. Síla tornáda je měřena podle Fujitovy stupnice, která má šest stupňů, F0 až F5, přičemž F5 je nejsilnější. Tornáda se objevují ve všech oblastech temperátní zóny, avšak nejčastěji ve vnitrozemí Severní Ameriky. Na rozdíl od konvektivních bouřek, zasažené plochy mají stromy popadané ve všech směrech (Frelich 2002).

Vichřice jsou silné větry, které mají menší intenzitu v porovnání s tornády a konvektivními bouřkami, avšak pokrývají větší plochy, a to i několik miliónů km² (Frelich 2002). Předpokládá se, že v důsledku klimatické změny se četnost vichřic ještě zvýší (Šantrůčková et al. 2010).

Oheň

Oheň je další přirozený disturbační činitel, který se vyskytuje v aridních oblastech opadavých lesů temperátní zóny, avšak pro tento biom není činitelem dominantním. Větší význam má oheň v tajze a alpínských holích, kde jsou na jeho působení dřeviny adaptovány například silnější borkou, schopností po požáru znovu vyklíčit nebo uchovávat semena do doby, než se požár objeví (Fischer et al. 2013). Semena mnohých rostlin jsou totiž uzavřena kvůli přežití v pevném obalu. Pokud nedojde k narušení tohoto obalu ohněm, semena nevyklíčí. Jejich obnova je tedy zcela závislá na jeho výskytu (Šantrůčková et al. 2010).

Štícha et al. (2015) požáry dělí na:

- požáry podzemní
- požáry přízemní
- požáry korunové
- požáry v dutinách stromů

Při podzemních požárech hoří vrstva rašeliny, humusu a kořeny rostlin. Výskyt tohoto typu požáru je vzácný a jeho vznik je spojen s přízemními požáry. Požáry přízemní vznikají zapálením suché trávy. Hoří při nich podrost, semenáčky a opad z dřevin. Nepoškozují stromy se silnější borkou, avšak šíří se rychle a mohou zesílit v korunové požáry. Požáry korunové patří k nejzhoubnějším, hoří při nich jak koruny, tak i celé stromy.

Složení lesa rovněž ovlivňuje možnost vzniku požáru, jehličnaté stromy snadněji zahoří nežli listnaté (Štícha et al. 2015).

Frekvence a rozsah požáru se může v důsledku lidské činnosti zvýšit (Pausas et Vallejo 1999), ale také v důsledku vykonaných preventivních opatření snížit (Fischer et al. 2013).

Voda

Voda je další přirozený disturbační činitel, který působí v temperátní lesích a ovlivňuje jejich druhovou a prostorovou strukturu. Vyskytuje se zde ve formě kapalné (srážky, záplavy), pevné (sníh, námraza), ale i jako její nedostatek (sucho).

Pokud odumře stromové patro, srážky nejsou zadržovány korunami stromů, a tak dešťové kapky dopadající na povrch půdy mohou způsobit její odnos (půdní erozi).

Polomy vznikají nejen z bořivé síly větru, ale také ze zatížení korun těžkým sněhem (Šantrůčková et al. 2010).

Sněhové laviny se objevují v horských oblastech se strmými svahy a významně ovlivňují biom alpínské hole, avšak laviny se mohou spustit i do pásma opadavého lesa, a tak narušit oblasti o velikosti několika hektarů (Fischer et al. 2013).

1.3.3 Biotičtí činitelé

Hmyz

Hmyz, který může svým přemnožením poškodit stromy i celé porosty a způsobit disturbance, Štícha et al. (2015) rozděluje podle toho, čím se konkrétně živí a to na:

- foliofágy (defoliátoři) – živí se listím nebo jehličím (například larvy motýlů, pilatky, ploskohřbetky)
- kambioxylofágy (podkorní hmyz) – živí se lýkem, kůrou anebo žijí ve dřevě (například kůrovci, tesaříci, krasci, pilořitky)

Největší škody v temperátních lesích může napáchat ten druh podkorního hmyzu, který napadá jehličnaté stromy, ale jelikož jsou jehličnaté stromy v opadavých lesích pouze přimíšené, napadá jen jednotlivé stromy nebo menší skupiny stromů. Větší hrozbu představuje pro lesní ekosystémy tajgy a alpínských holí (Fischer et al. 2013).

Nejvýznamnější podkorní brouk, který se vyskytuje v evropských temperátních lesích, je lýkožrout smrkový (*Ips typographus* Linnaeus, dále jen lýkožrout), který je vázán na výskyt smrku. Populace těchto brouků je obvykle malá a významně neovlivňuje strukturu smrkových porostů, avšak pokud nastanou příznivé podmínky pro rozmnožování, jeho počty rapidně narůstají. K tomu dochází v případě, když se obvyklá letní teplota zvýší (vyvine se v témže roce více generací lýkožrouta) nebo když je nadbytek potravy a vhodných míst k založení nové generace (větrné polomy smrku většího rozsahu). Lýkožrout pak může způsobit narušení na ploše lesa větší, než byla plocha původně poškozená větrem (Šantrůčková et al. 2010).

Houbové patogeny

Mezi nejvýznamnější houbové patogeny, které napadají jehličnany, patří kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum* Fr.), který způsobuje kmenovou hnilobu a k nákaze dochází většinou z půdy.

Dále je to pevník krvavějící (*Stereum sanguinolentum* Alb. et Schwein), který také způsobuje kmenovou hnilobu a je typickým ranovým parazitem. Vyskytuje se v oblastech, kde žije vysoká zvěř, která „ohryzává“ kmeny. Nejrozšířenější houbovým patogenem, který způsobuje hnilobu kořenů a báze kmene až do výšky 1,5 metru je václavka smrková (*Armillaria ostoyae* Romagn.; Pešková et Čížková 2015).

Mezi nejvýznamnější houby, které napadají buk, patří dřevomor kořenový (*Kretzschmaria deusta* Hoffm.), který způsobuje jeho brzké odumírání (buk se dožívá sotva 200 let). Buk se jím může nakazit z půdy nebo z již napadeného nebo odumřelého buku. Dále je to troudnatec kopytovitý (*Fomes fomentarius* L.), který je ranovým parazitem a dostává se do dřeva skrze mechanická poranění (zlomené větve, trhliny; Pešková et Čížková 2015).

Kopytníci

Kopytníci tvoří přirozenou součást lesních ekosystémů, neboť rostlinná biomasa je jejich hlavním zdrojem potravy. Okusují převážně dvouděložné rostliny (listy a mladé výhonky dřevnatých rostlin, bylin) a spásají rostliny jednoděložné (trávy a ostřice; Gordon et Prins 2008). Ohryzávají také kůry stromů, které jsou poté vstupní branou pro houbové patogeny. Nejvýznamnějším kopytníkem temperátních lesů Severní Ameriky je jelen běloocasý (*Odocoileus virginianus* Zimmermann). Ve střední Evropě je to kamzík horský (*Rupicabra rupicabra* L.), srnec obecný (*Capreolus capreolus* L.) a jelen evropský (*Cervus elaphus* L.; Fischer et al. 2013).

Kopytníci mají vliv na kompoziční strukturu rostlinných druhů, neboť jejich okus je selektivní - preferují určitý druh rostlin, což může mít dopad i na ostatní členy ekosystému, jako jsou například bezobratlí (Mysteru et al. 2010).

1.4 Dynamika lesa

Jak již bylo nastíněno v předchozí kapitole, disturbance silně ovlivňují druhové složení a strukturu lesa. Mnozí autoři se pokusili (například Clements 1936, Míchal et al. 1992, Frelich et Reich 1995 a další) vytvořit modely, které by vystihovaly vývoj lesů po disturbačních událostech. V lesích, které nejsou narušovány lidskou činností, probíhají přirozené cyklické změny. Mezi nejznámější vývojové modely patří malý a velký vývojový cyklus lesa (Suchomel et al. 2014).

1.4.1 Velký vývojový cyklus lesa

Velký vývojový cyklus je charakterizován velkoplošným rozpadem lesa po disturbanci vysoké intenzity a rozsahu a je rozdělen do tří stádií (viz Obrázek 2):

- stádium přípravného lesa
- stádium přechodného lesa
- stádium závěrečného lesa

Významnou účast v tomto cyklu má ekologická sukcese. Sukcese je změna kompoziční struktury v čase, při které je jeden druh nebo skupina druhů nahrazena druhem jiným (Frelich 2002).

Podle tohoto modelu, holé plochy nejprve obsadí světlomilné pionýrské dřeviny (například jeřábi, břízy, olše). Tyto dřeviny rychle přirůstají a vyznačují se bohatou a častou úrodou semen. Využitím prostoru vytváří charakter lesního prostředí (přípravný les). Dřeviny pionýrské poskytují potřebný stín pro původní klimaxové dřeviny. Tyto polostinné a stinné dřeviny (například již zmíněný buk, jedle a smrk) vytváří další etáž a postupně přerůstají pionýrské dřeviny. Vzniká přechodný les. Klimaxové dřeviny vytváří hustý zápoj (vzájemný dotyk a prolínání stromových korun), kterým propouští, čím dál, tím méně světla do porostu. Pionýrské dřeviny jsou tak potlačeny, přestávají se zmlazovat a i kvůli své krátkověkosti, odumírají.

Závěrečný les je tedy charakterizován pouze dlouhověkými klimaxovými dřevinami, které se opětně zmlazují a akumulují biomasu. Klimaxový les je vrcholným stádiem sukcese, kde příjem a výdej energie i hmoty je více méně vyrovnaný (Suchomel et al. 2014).

1.4.2 Malý vývojový cyklus lesa

Malý vývojový cyklus popisuje cyklický vývoj obnovy klimaxového lesa a je rozdělen do tří stádií (viz Obrázek 2):

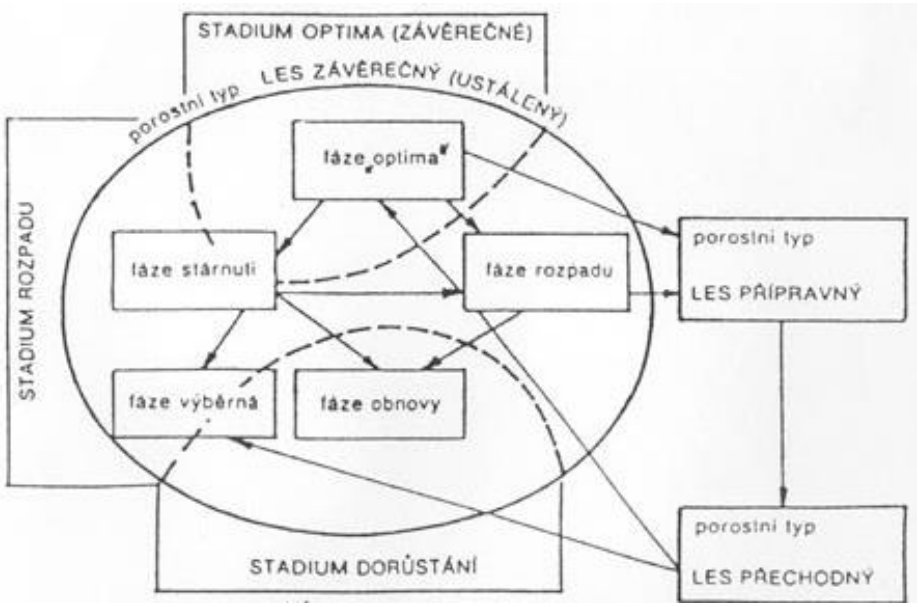
- stádium optima
- stádium rozpadu
- stádium dorůstání

Stádium optima je charakterizováno dřevinami, které se vyznačují delší dobou života, než je doba jejich intenzivního růstu. Vytváří výškově vyrovnaný porost s různou tloušťkovou a věkovou diferenciací. Na plošnou jednotku lesa připadá velmi malý počet stromů, za to výrazně převládají stromy velkých dimenzí. Skrze horizontální zápoj se dostává velmi málo světla na povrch půdy a etážovitost porostu se ztrácí. S koncem stádia optima dochází k fázi dožívání, kdy začínají odumírat jednotlivé stromy (Suchomel et al. 2014).

Následné stádium rozpadu je tedy charakterizováno poklesem zásoby a úbytkem kmenů starší generace. Tyto kmeny se na povrchu půdy hromadí a tvoří mrtvé dřevo. Počet a růst mladé generace se zvyšuje a porost přechází do fáze obnovy. Fáze dožívání a fáze obnovy se tedy v tomto stádiu překrývají (Suchomel et al. 2014).

Malý vývojový cyklus uzavírá stádium dorůstání, které je charakterizováno vyšším podílem mladého porostu na úkor staršího porostu. Mladý porost se dostává do stádia dorůstání a zásoba spodní a střední etáže se zvyšuje. Zápoj již není horizontální, ale stupňovitý až vertikální (Suchomel et al. 2014).

Malý a velký vývojový cyklus tedy popisuje dynamiku lesa skrze časově uspořádaná sukcesní stádia, která vedou ke klimaxovému (vrcholnému) stádiu. Tyto cykly jsou uzavřené, a i přes působení disturbancí jsou lesní ekosystémy schopny pokračovat v těchto vývojových trajektoriích.



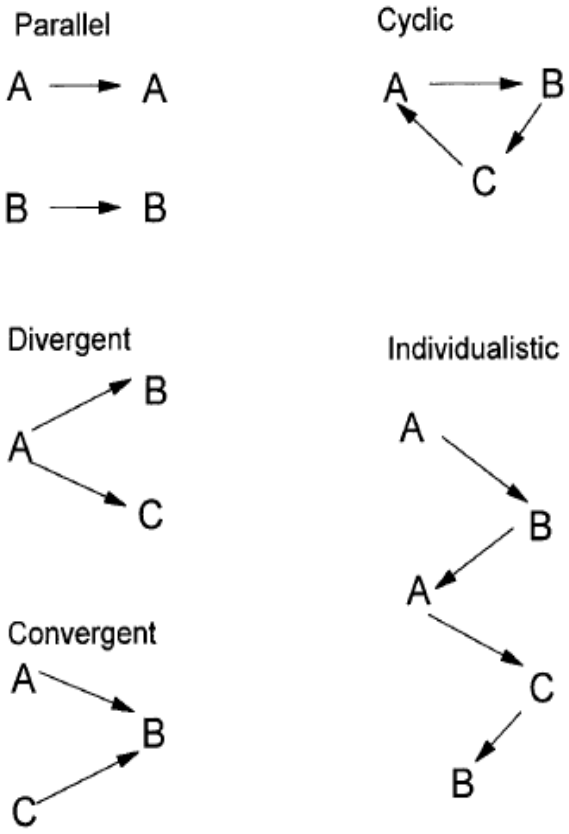
Obrázek 2: Upravené schéma návaznosti základních vývojových stádií a fází přírodního opadavého lesa závěrečného typu (s případnými odbočkami k lesu přípravnému a přechodnému v případě katastrofického rozpadu; Míchal et al. 1992).

1.4.3 Sukcesní modely

Avšak Frelich (2002) vlivu disturbancí přikládá větší důraz. Podle něho mohou disturbance zvrátit vývoj lesního ekosystému, který se již nevrátí na předešlou trajektorii klimaxového vývoje.

Ve své publikaci o dynamice lesa a disturbačních režimech popisuje 5 sukcesních modelů (viz Obrázek 3):

- cyklický
- konvergentní
- divergentní
- paralelní
- individualistický



Obrázek 3: Sukcesní modely (Frelich 2002).

Cyklický model

Cyklický model (Watt 1947) začíná kompoziční strukturou A, která přechází ke struktuře B, C atd., případně se navrací ke struktuře A. Příkladem tohoto modelu může být invaze topolu po silném požáru. Topol je následně nahrazen javorem červeným (*Acer rubrum* L.) a dalšími polostinnými dřevinami. Po nich nastupují dřeviny stinné, jako je zerav, které zde přetrvávají až do dalšího požáru, kterým se cyklus resetuje zpět k topolu.

Konvergentní model

Konvergentní model popisuje dvě nebo více struktur (A a C), které za čas konvergují (spojí se) ke struktuře B (Clements 1936). Příkladem mohou být porosty topolů a borovice vejmutovky (*Pinus strobus* L.) vzniknuvších po požáru. Oba tyto porosty mohou konvergovat k porostům javora cukrového (*Acer saccharinum* L.) nebo zeravu.

Divergentní model

Divergentní model popisuje strukturu A, která za čas diverguje (rozdělí se) do dvou nebo více struktur (B, C atd.). Příkladem opět může být po požáru vzniknuvší topolový porost, který je následně nahrazen borovicemi, duby nebo javory. Rozdílné trajektorie vývoje závisí na dostupnosti semen a na dostupnosti vhodných půdních podmínek, které vyhovují konkrétním druhům.

Paralelní model

Paralelní model popisuje strukturu A a B po disturbanci, při které je nahrazena většina porostu. Každá z těchto sktruktur se krátce po této rušivé události vrátí do původního stavu.

Paralelní sukcese se vyskytuje v boreálních lesích Severní Ameriky, kterým dominuje borovice Banksova (*Pinus banksiana* Lamb.) nebo smrk černý (*Picea mariana* Mill.), kde je i po rozsáhlém požáru kompoziční struktura zachována.

Individualistický model

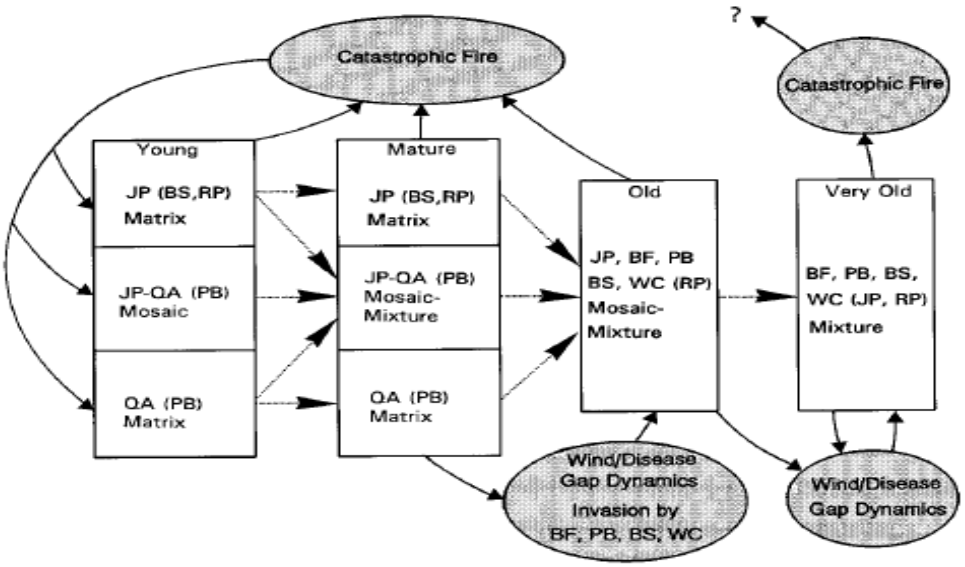
Individualistický model klade důraz na kontinuální změny, které nemusí směřovat ke stabilnímu konci. Sucho, disturbance, četnost semenného roku a další faktory, mohou svou interakcí vytvářet více sukcesních trajektorií, které se odehrávají v různém čase na jedné lokalitě. Příkladem může být bříza papírovitá (*Betula papyrifera* Marshall, dále jen bříza), která kvůli své vysoké četnosti semenných roků, je schopna během jedné dekády vyplnit mezery v korunovém zápoji. Když bříza kvůli stárnutí nebo suchu odumře, je nahrazena druhy dřevin, jejichž semena jsou vůči suchu tolerantnější.

Les je tedy dynamický ekosystém, který se skrze rozličné sukcesní modely a disturbační přechodníky může vyvinout do odlišné struktury nebo jeho vývoj může pokračovat do neznáma (viz Obrázek 4).

Nelze přesně předpovídat, jakou sukcesní trajektorií se bude vyvíjet, neboť jeho disturbační režim je často komplexní. Skládá se z několika rozdílných typů disturbancí (Frelich 2002).

Každý lesní porost tedy reprezentuje unikátní kombinaci abiotických a biotických disturbancí. Tato kombinace zahrnuje více nebo méně náhlých změn, které se odehrály v odlišném časovém a prostorovém rozlišení.

Z hlediska časového rozlišení se disturbance mohou odehrávat od okamžiku (strom vyvrácený bouří) k dekádám (rozšíření invazního druhu) ke stoletím nebo tisíciletím (následek klimatické změny). Z hlediska prostorového se disturbance mohou odehrávat od jednotlivých bodů (okus zvěří) až na úroveň krajiny (vichřice; Fischer et al. 2013). K pochopení procesů, které vedly k vytvoření studované lesní struktury, je potřebné provádět rekonstrukci disturbační historie (Splechtna et al. 2005)



Obrázek 4: Sukcesní a vývojové schéma lesa v podmínkách blížících se boreálnímu lesu v severní Minnesotě, USA. Šrafované (větší) šipky znázorňují trajektorie způsobené růstem a samořeďováním porostu. Plné (menší) šipky znázorňují trajektorie způsobené exogenními silami, které jsou vyjmenovány v šedých oválech. BS- smrk černý, PB- bříza papírovitá, WC- zerav západní, BF- jedle balsámová, QA- topol osika, RP- borovice smolná, JP- borovice Banksova (Frelich et Reich 1995).

1.4.4 Dynamika horských smíšených lesů s dominancí buku

Horské smíšené lesy s dominancí buku nalezneme především v oblastech střední a jihovýchodní Evropy, kde buk tvoří smíšené, víceetážové a dlouhověké porosty se smrkem a ustupující jedlí. Vtroušenou dřevinou pak bývá javor horský (*Acer pseudoplatanus* L.) a modřín opadavý (*Larix decidua* Mill.). Výskyt těchto přirozených a člověkem nedotčených lesů je vzácný a o režimu disturbancí, který ovlivňuje jejich dynamiku, nemáme doposud dostatek informací.

Dynamika těchto lesů je však řízena porostními mezerami, především o malé (gap dynamics) až střední (patch dynamics) velikosti, které po sobě zanechaly disturbance. Porostní mezery jsou otevřené plochy, které vznikly po narušení korunového zápoje následkem odstranění jednoho nebo několika úrovňových stromů (gap dynamics). Mimo danou maloplošnou dynamiku porostu, můžeme pozorovat v daných porostech i větší skupiny stromů, o rozloze až několika hektarů, usmrcených během jedné disturbance (patch dynamics; Nagel et Svoboda 2008).

Narušení v korunovém zápoji tvoří primárně abiotičtí disturbační činitelé, jako je vítr, který způsobuje vývraty nebo polomy. K vývratům je nejvíce náchylný smrk, neboť jeho kořenový systém je plošný a nezasahuje tak hluboce do půdy, jako je tomu u buku a jedle. Buk bývá po vichřici spíše zlomen a jedle kvůli tzv. panohám odolává, dokonce i dokáže zvýšit stabilitu celého porostu. Mrtvé dřevo v podobě ležících kmenů, stojících souší nebo spadaných větví se hromadí na povrchu, a tak poskytuje substrát pro klíčení semen a ochranu nových semenáčků. Semenáčky totiž na mechem obrostlém mrtvém tlejícím dřevě získávají nejen potřebné živiny a vláhu, ale také výškový náskok oproti buřeni a kapradí, které by je jinak udusilo. Sekundárním činitelem disturbancí je hmyz ve spojení s houbovými patogeny, který se na narušených stromech množí nebo parazituje. Disturbance mohou být i endogenního charakteru, jako je stárnutí nebo genetické a fylogenetické faktory jednotlivých druhů dřevin. Většina těchto disturbancí však způsobuje prořeďování porostu nežli jeho velké rozpady (Splechtna 2005).

Mezery v narušeném korunovém zápoji se buď zvětšují, nebo uzavírají podúrovňovými stromy, které se uvolnily z potlačení případně novými stromy, které ve vytvořených mezerách vznikly. Buk je kvůli své schopnosti laterálního větvení specialista na mezery v korunovém zápoji, neboť je dokáže relativně rychle uzavřít (Vašíčková et al. 2016).

Horské smíšené lesy střední Evropy bychom mohli zařadit dle Frelich (2002) do VI. třídy disturbačních režimů, u nichž je vítr dominantním a primárním disturbačním činitelem, který působí disturbance variabilního plošného rozsahu (od několika m² po desítky hektarů) s variabilní severitou disturbancí. Tyto lesy mohou s komplexními disturbačními režimy a různou disturbační historií, vytvořit porosty s velmi podobnými strukturami a druhovým složením (Antos et Parish 2002a,b; Winter et al. 2002). Proto jak již bylo zmíněno v předchozí podkapitole, k pochopení procesů, které vedly k vytvoření studované lesní struktury, je nutné provádět rekonstrukci disturbační historie (Splechtna et al. 2005).

1.5 Dendrochronologie

K rekonstrukci disturbační historie máme k dispozici několik rozličných metod. Dobře mohou posloužit letecké snímky, historické nebo pozemkové záznamy, radiokarbonová metoda, stromy rostoucí v porostních mezerách (gap replacement) či dendrochronologie (Frelich 2002). Dendrochronologické metody z tohoto výčtu rekonstrukčních metod mají nejširší záběr. Poskytují informace nejen o věkové struktuře porostu, ale také o časovém rozlišení disturbancí, které se odehrály i několik staletí dříve (Nagel et al. 2017).

Jako u většiny vědních oborů, její název vznikl z řečtiny, kdy "dendro" znamená strom,"chrono" a "logos" studium času. Přesněji je dendrochronologie vědní disciplínou, která se zabývá studiem a datováním letokruhů (Fritts 1976). Za zakladatele této vědní disciplíny je považován americký astronom, Andrew Ellicott Douglass (1867-1962), který se pokoušel za pomoci letokruhových sérií datovat periodicitu slunečních skvrn (Drápela et Zach 1995).

Jak už bylo zmíněno v kapitole o temperátních lesích, letokruhy jsou odrazem pravidelného střídání období aktivní vegetace a vegetačního klidu. Pro temperátní lesy je obdobím vegetačního klidu zima. Letokruhy přirůstají v období aktivní vegetace, činností dělivého pletiva zvané kambium. To vytváří na začátku jara dřevo jarní a v létě dřevo letní, které přirůstá až do podzimu. Letokruh je tedy kombinací jarního a letního dřeva zakončený výraznou hranicí, kterou vytvořil počátek zimy (Kyncl 2017).

Jinými slovy lze letokruh popsat jako radiální přírůst určitého roku, který představuje agregovanou reakci na biotické a abiotické činitele, jako je růstový trend souvislý s věkem, klima a disturbance (Cook 1987).

1.5.1 Odběr vzorků

Odběr vzorků pro letokruhovou analýzu lze dle Drápela et Zach (1995) uskutečnit dvěma způsoby:

- kmenovými kotouči
- vývrty

V případě kotoučové metody je skácen celý strom, který je nařezán do sekcí o určité délce. Na každé řezné ploše je provedena letokruhová analýza. S touto metodou lze rekonstruovat průběh tloušťkového a výškového přírůstu stromu od počátku až po jeho zmýcení. Tato metoda kmenové analýzy je velmi přesná, ale vzhledem k velikosti a objemu vzorků, speciálnímu technickému vybavení laboratoře a zpravidla nutností zmýtit strom, má omezená použití. Naproti tomu vývrtová metoda je méně destruktivní, neboť poškozuje stromy pouze lokálně. Rány po vrtání jsou vyplněny zdravými válečky příslušné dřeviny a zalepeny štěpařským voskem. Avšak pokud se rány neošetří, stávají se vstupními branami pro houbové patogeny a hmyzí škůdce, a tak se i tato metoda může stát destruktivní. Vývrty jsou tedy tenké válečky dřeva, které jsou vyřezány směrem kolmo na osu kmene. Vrtání stromů probíhá po vrstevnici, aby nebylo odebíráno tlakové a tahové dřevo a zpravidla ve výšce 1,3 m nad patou kmene. Vzorky se odebírají dutým vrtákem (nejčastěji Presslerovým nebozezem; Drápela et Zach 1995).

Vývrty se získávají nejen ze stromů živých a stojících, ale také ze zlomených, vyvrácených nebo mrtvých. Zpravidla se z jednoho stromu odebírá jeden vývrt (vzorek), ale některé studie mohou pro zvýšení přesnosti odebrat 2 až 4 vývrty, takže se strom navrtá ze všech „stran“. Vývrtová metoda neposkytuje tak přesné výsledky v tloušťkovém a výškovém přírůstu jako kotoučová metoda, ale skladností vzorků a finanční nenáročností je metodou nejběžněji používanou (Drápela et Zach 1995).

1.5.2 Letokruhová analýza

Dřevní vzorky jsou z terénu převezeny do laboratoře, kde jsou vysušeny, nalepeny do větších prken s drážkami (pouze vývrty), zbroušeny, vyhlazeny brusným papírem a změřeny pod mikroskopem s přesností 0,01 mm. Letokruhy se měří v obráceném pořadí, jak narůstaly – od kůry ke středu. První podkorní letokruh se neměří, neboť se jedná o nedorostlý letokruh daného roku, ve kterém byl vývrt odebrán. V případě, když při vrtání nebylo dosaženo dřeně (středu), je možné podle standardizovaných kružnic (například Applequist 1958) dopočítat počet chybějících letokruhů. Z letokruhové analýzy mohou být vyloučeny vývrty s poškozeným středem, s chybějícím středem, jehož dopočítání by přesahovalo 30 mm nebo s chybějící kůrou, která obsahuje podkorní letokruhy (Vašíčková et al. 2016).

K zaznamenávání šířky letokruhů se používají různé počítačové programy jako je například PAST 4 nebo TSAP-Win. Změřené šířky letokruhů tvoří letokruhovou řadu, kterou lze vyjádřit grafem (neboli letokruhovou křivkou). Vodorovná osa grafu je osou času a svislá osa je osou šířek. Průměrováním více letokruhových řad můžeme získat průměrnou letokruhovou řadu (detrendovanou), která je zbavena individuálních zvláštností a představuje průměrnou letokruhovou řadu stanoviště, porostů určité oblasti případně určitého druhu dřeviny. Standardní chronologie je konečným výsledkem sumarizace velkého množství letokruhových řad. Standardní chronologie se vždy vztahují k určité dřevině, určité oblasti a určitému časovému rozsahu (Kyncl 2017).

K dataci vzorku neznámého stáří je použito křížové datování (cross dating), které je založeno na porovnání shodnosti letokruhových křivek jednotlivých stromů tak, aby byla jednotlivá hodnota přírůstu (letokruhu) přiřazena ke konkrétnímu roku. Shodnost křivek se hodnotí podle vzájemné podobnosti jejich průběhu a délky vzájemného překrytí. K nadatování vzorků se používají již nadatované chronologie (absolutní datování) nebo nenadatované chronologie (relativní datování; Kyncl 2017).

Okruh otázek, na které by letokruhová analýza mohla odpovědět, se od jejího počátku značně rozšířil, proto není divu, že se dendrochronologie rozdělila do několika specializovaných dílčích podoborů jako je dendroekologie, dendrogeomorfologie, dendroklimatologie, dendrohydrologie a další. Z hlediska zadané tematiky bakalářské práce nás bude nejvíce zajímat dendroekologie.

1.5.3 Dendroekologie

Dendroekologie je podobor dendrochronologie, který za využití nadatovaných letokruhů, studuje ekologické problémy a životní prostředí (Drápela et Zach 1995). Hodnotí změnu stavu ekosystémů, která je často způsobena vlivem lidské činnosti (Kyncl 2017).

Dendroekologické metody poskytují odhady frekvence a severity disturbancí, a proto jsou vhodným nástrojem k rekonstrukci disturbačních režimů (Lorimer 1985; Lorimer et Frelich 1989; Rubino et McCarthy 2004).

Pro vyhodnocení disturbační historie v porostu, dendroekologie používá dva přístupy, které odhalují růstové změny.

Prvním z nich je identifikace uvolnění z podmínek uzavřeného zápoje (growth release; Black et Abrams 2003). Když jsou úrovňové stromy například zlomeny nebo větrem vyvráceny, je narušeno korunové patro a podúrovňové stromy se uvolňují z potlačení nebo kompetice (Trotsiuk et al. 2012). Reakcí na tyto uvolňovací události je trvalé zvýšení radiálního přírůstu.

Druhým přístupem je identifikace rychlého počátečního růstu (gap recruitment), které je charakteristické pro jedince odrostlé v otevřeném zápoji (Lorimer et Frelich 1989).

K identifikaci růstových změn v letokruhových sériích se používají rozličné matematické metody. První metody se objevují už v 70. a 80. letech (například Henry et Swan (1974), Canham (1985) a další) a po roku 1990 jich o to více přibylo. Všechny tyto metody používají rozdílné přístupy k analyzování dendrochronologických dat.

Podle použitého principu k detekci uvolnění je Rubino et McCarthy (2004) rozdělili do 4 tříd:

- statické metody
- metody s klouzavým průměrem
- metody reakce na událost
- metody s detrendovanými nebo standardními letokruhovými sériemi

1.6 Dendrochronologické analýzy uvolnění

1.6.1 Statické metody

Statické metody patří k nejstarším dendrochronologickým metodám, které na základě jednoho měření identifikují disturbační události. Pokud je šířka letokruhu větší než předem stanovená prahová hodnota, má se za uvolnění. Prahové hodnoty se empiricky stanoví z již identifikovaných hodnot radiálního přírůstu pro známé periody uvolnění nebo potlačení (Rubino et McCarthy 2004).

Tuto metodu použil například Canham (1985) ve své studii o javoru cukrovém (*Acer saccharinum* L.). Stanovil, že roční přírůst musí být větší než 0,5 mm, aby se jednalo o uvolnění. Rubino et McCarthy (2004) uvádí ještě další tři statické metody, které vznikly v 90. letech, ale ani jedna z nich nedosáhla širšího uplatnění.

1.6.2 Metody s klouzavým průměrem

Klouzavý průměr (running mean/radial averaging) je nejpoužívanější princip k detekci uvolnění. Spočívá v identifikaci konkrétního roku t a v porovnání průměrné rychlosti růstu v určitém období před a po tomto roku t. Z tohoto porovnání se stanoví, zda došlo ke zvýšení přírůstu nad určitou prahovou hodnotu či nikoliv. Tento postup je poté opakován pro rok t+1, t+2, atd. (Rubino et McCarthy 2004).

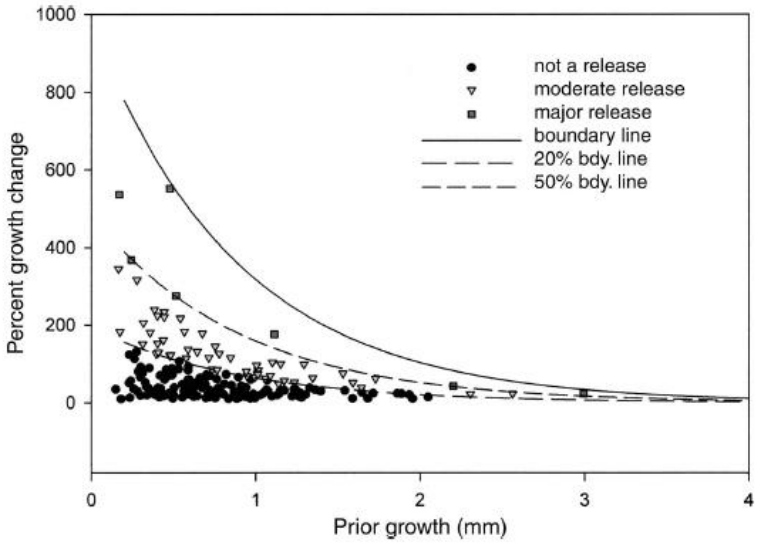
Princip klouzavého průměru použili Nowacki et Abrams (1997) v jejich studii o dubech. Pro každý letokruh spočítali průměrnou rychlost růstu v předcházejícím desetiletém období M1 a průměrnou rychlost růstu v následujícím desetiletém období M2. Přičemž do desetiletého období M1 byl zahrnut letokruh, pro který se kalkulace prováděla. Sčítáním hodnot a jejich průměrováním v desetiletých období se odfiltrovaly meziroční výkyvy počasí.

Následně z těchto období získali procentuální růstovou změnu (percent growth change - PGC) dle vzorce:

$$PGC= [(M2-M1)/M1*100].$$

Na základě tohoto výpočtu zjistili, o kolik se změnila průměrná rychlost růstu mezi těmito desetiletími. Když se průměrná rychlost zvýšila o 25%, bylo identifikováno vedlejší uvolnění, a když o 50%, bylo odhaleno uvolnění hlavní. Avšak tyto fixní prahové hodnoty nejsou ideální, protože mohou identifikovat falešná uvolnění a ta skutečná vyloučit (Black et Abrams 2003).

Black et Abrams (2003) si uvědomovali, že potenciál ke zrychlení růstu se mění s velikostí radiálního přírůstu. Pomalu rostoucí stromy dosahují vyšších hodnot procentuální růstové změny, než stromy rychle rostoucí, a tak navrhli graf závislosti procentuální růstové změny na předchozí rychlosti růstu. Nejvyšší procentuální růstová změna strmě klesá podle negativní exponenciály s rostoucí rychlostí předchozího růstu. Tato maxima jsou následně spojena hraniční křivkou (boundary line - BL), se kterou jsou poté porovnány prahové hodnoty uvolnění (viz Obrázek 5). Hlavní a vedlejší uvolnění jsou identifikována dle procentní vzdálenosti k boundary line. Hlavní uvolnění se nachází nejblíže k boundary line a dosahují hodnot >50%-100%. Vedlejší uvolnění dosahují hodnot >20%-49,9%. Maximální hodnoty odpovídají fyziologickému limitu daného jedince a s dostatečným množstvím dat, lze získat fyziologické limity daného druhu.



Obrázek 5: Boundary line jedlovce kanadského (*Tsuga canadensis* L.). Osa x udává rychlost předchozího růstu, osa y velikost procentuální růstové změny. Uvolnění >20%-49,9% jsou identifikována jako vedlejší, uvolnění >50%-100% jako hlavní (Black et Abrams 2003).

Podle Black et al. (2009) je potřeba alespoň 50 000 letokruhů k vytvoření druhové BL. Druhové BL mohou být následně převzaty studiemi z blízkých oblastí pro porovnání nebo v případě, pokud nemají dostatek dat k vytvoření svých vlastních druhových BL.

Splechtna et al. (2005) metodu boundary line ještě zpřesnili. Nejprve spočítali procentuální růstovou změnu skrze desetiletá období dle Nowacki et Abrams (1997). Růstové pulsy, jejichž procentuální růstová změna byla alespoň >50%, považovali za potenciální uvolnění. Pouze tyto silné pulsy byly následně porovnány s boundary line a jejími prahovými hodnotami uvolnění dle Black et Abrams (2003). Riziko chybně identifikovaných uvolnění se kvůli vyloučení slabých pulsů snížilo.

Fraver et White (2005) si byli také vědomi nedostatků, které obnáší metoda procentuální růstové změny s jejími pevnými hranicemi od Nowacki et Abrams (1997), a tak k ní navrhli alternativu - metodu absolutní růstové změny (absolute growth increase - AGI).

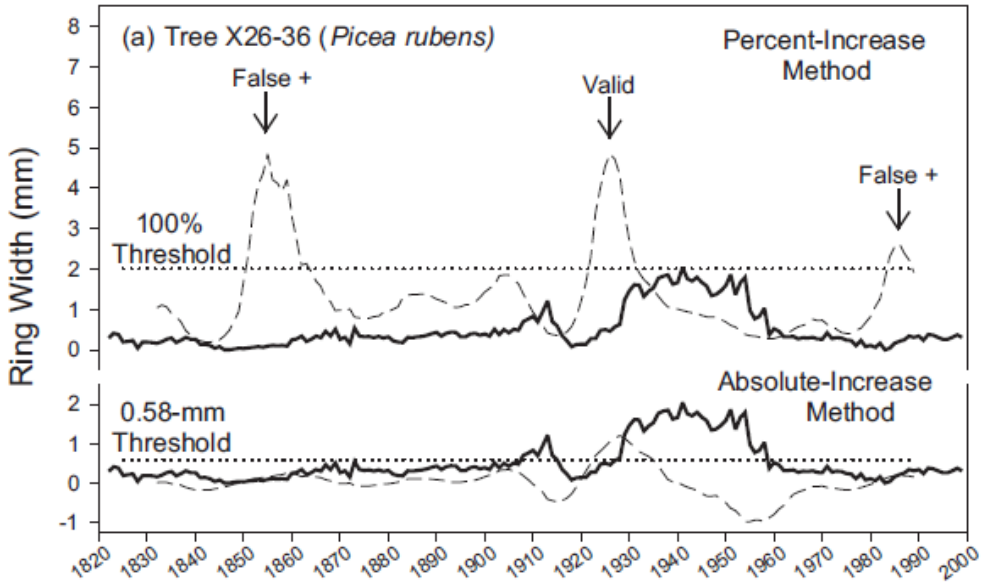
Počáteční výpočty obou metod jsou totožné. Pro každý letokruh je spočtena průměrná rychlost růstu v předcházejícím desetiletém období M1 (včetně identifikovaného letokruhu) a průměrná rychlost růstu v následujícím desetiletém období M2.

Avšak hodnoty těchto období jsou od sebe pouze odečteny dle vzorce:

$$AGI=(M2-M1).$$

Následně jsou empiricky stanoveny prahové hodnoty pro jednotlivé druhy, s ohledem na jejich citlivost, rychlost růstu a růstovou reakci na disturbanci. Prahové hodnoty jsou poté stanoveny logistickou regresí, která oddělí falešně identifikovaná uvolnění (viz Obrázek 6).

Rubino et McCarthy (2004) zmiňují ještě dalších 16 studií s principem klouzavého průměru, které vznikly v 80. a 90. letech 20. století. Nejčastěji pro porovnání rychlosti růstu používají pětiletá a desetiletá období a 50% nebo 100% zrychlení v průměrné rychlosti růstu.



Obrázek 6: Aplikace funkce procentuální růstové změny a absolutní růstové změny na stejnou letokruhovou sérii smrku červeného (*Picea rubens* Sarg.). Plná křivka značí hodnoty radiálního přírůstu, tečkovaná linka prahové hodnoty uvolnění a přerušovaná křivka procentuální nebo absolutní funkci. Uvolnění se považují za skutečná, pokud tyto funkce překračují příslušné prahové hodnoty. Graf ukazuje, že zatímco obě metody správně identifikují uvolnění cca v roce 1925 ("valid" šipka), metoda procentuální růstové změny identifikuje falešné uvolnění cca v roce 1855 a 1985 ("false +" šipka; Fraver et White 2005).

1.6.3 Reakce na událost

Tyto metody jsou podobné metodám, které používají klouzavý průměr, s tím rozdílem, že uvolňovací události jsou identifikovány z porovnání růstových hodnot určitého období k růstovým hodnotám daného roku (Rubino et McCarthy 2004).

Metodu reakce na událost použili například Foster et al. (1992) v jejich studii o jedlovci kanadském (*Tsuga canadensis* L., dále jen jedlovec). Stanovili, že pokud rychlost růstu jedlovce v daném roce překročila o 50% průměrnou rychlost růstu 2-3 letého období, jednalo se o uvolnění.

Rubino et McCarthy (2004) zmiňují další 3 studie, které použily metodu reakce na událost. Liší se od sebe výškou prahových hodnot k detekci rychlého zvýšení růstu a délkou srovnávacího období.

1.6.4 Detrendované nebo standardní letokruhové série

Tyto metody používají detrendované nebo standardní letokruhové série (DLS/SLS) k identifikaci trvalého zvýšení přírůstu. K identifikaci uvolňovacích událostí je použita průměrná rychlost růstu, přičemž uvolnění jsou detekována z trvalých period růstu, které překračují roční průměrnou rychlost růstu. Rubino et McCarthy (2004) zmiňují 3 vědecké práce, které použily tento princip.

Standardní letokruhové série použili například Devall et al. (1998) v jejich studii. Uvolnění bylo identifikováno v případě, pokud šířka průměrného standardního letokruhu byla o 40% vyšší v porovnání se šířkou aktuálního a předchozího standardního letokruhu.

2 Vyhodnocení nejvhodnější dendrochronologické metody

Na základě výše popsaných dendrochronologických metod a jejich použitých principů, s přihlédnutím na ekologii zastoupených dřevin horských smíšených lesů (buk, jedle, smrk) ve střední Evropě a na disturbance, které se v nich vyskytují, se domnívám, že nejvhodnější metodou pro rekonstrukci disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku ve střední Evropě je metoda používající klouzavý průměr, konkrétněji metoda boundary line od Black et Abrams (2003).

Tato metoda je neojobecněji používaná, poskytuje celkem přesné výsledky v detekci uvolnění korunového zápoje, neboť zohledňuje předchozí tempo růstu jedince a fyziologické limity druhu. Desetiletá období se jeví jako nejvhodnější pro odfiltrování meziročních oscilací klimatu a samotné použití boundary line je celkem jednoduché a nevyžaduje zdlouhavé získávání prahových hodnot.

Domněnka, o vhodnosti boundary line, bude otestována skrze analýzu vědeckých studií, které pro rekonstrukci disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku ve střední Evropě použily dendrochronologické metody detekující uvolnění v korunovém zápoji. Analýza vědeckých studií může domněnku: a) potvrdit – na území střední Evropy se tato metoda běžně používá, b) vyvrátit – na území střední Evropy se běžně používá jiná metoda, c) ani potvrdit ani vyvrátit – na území střední Evropy dosud neproběhl dendrochronologický výzkum disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku.

Praktická část B)

3 Metodika

Analýza vědeckých studií

Cílem analýzy bylo nalézt vědecké studie, které použily pro rekonstrukci disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku ve střední Evropě dendrochronologické metody. Vědecké studie byly vyhledávány přes internet, za pomoci předplacených elektronických databází Web of Science, Science Direct a Scopus. Do těchto databází se lze přihlásit z univerzitních počítačů a nebo vzdáleně skrze stejné přihlašovací jméno a heslo, kterým se student přihlašuje do univerzitního informačního systému České zemědělské univerzity v Praze.

Klíčová slova, která byla zadávána do vyhledávače byla převážně v angličtině. Každé vyhledávání obsahovalo slovo „dendrochronology“ a „disturbance“, aby se z výsledků odstranily ty výzkumné práce, které k rekonstrukci disturbační historie nepoužily dendrochronologické metody. Dále k těmto slovům bylo přidáno slovo „beech“ nebo „fagus“, aby se výsledek vyhledávání zúžil na studie, které analyzovaly letokruhové série buku.

Vyhledané studie, které odpovídaly těmto kriteriím, byly následně ještě zúženy podle lokality výzkumu. Za oblast střední Evropy bylo považováno Česko, Slovensko, Německo, Polsko, Maďarsko, Rakousko a Slovinsko. Na závěr byly vyloučeny studie, které se nezabývaly detekcí disturbancí, které porušily korunový zápoj.

Z nalezených odborných článků byly poté zaznamenány základní charakteristiky do tabulky jako jméno autora, rok, kdy byla studie vydána, analyzované druhy dřevin, použitá metoda odběru vzorků, použitá dendrochronologická metoda detekující uvolnění a její prahové hodnoty.

Údaje z tabulky, jako jména autorů, rok vydání, analyzované druhy dřevin a použitá metoda, posloužily pro vytvoření mapy v programu ArcGIS, aby byly názorněji zobrazeny oblasti střední Evropy s lokalitami, na kterých se realizoval dendrochronologický výzkum disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku.

4 Výsledky

Na základě analýzy dendrochronologických studií bylo vyhodnoceno 10 výzkumných prací, které rekonstruovaly disturbační historii horských smíšených lesů s dominancí buku ve střední Evropě. Všech 10 studií bylo se základní charakteristikou a údaji zapsáno do tabulky (viz Tabulka 1).

Z 10 výzkumných prací pocházela polovina z Česka (5), dále ze Slovinska (2), Polska (1) a Rakouska (1). Výjimkou byla práce z Německa (1), která studovala více oblastí Evropy, přičemž ze střední Evropy analyzovala lokality Německa, Slovenska, Rakouska a Česka. Oblasti střední Evropy byly se zkoumanými lokalitami vyznačeny na mapě vytvořené v programu ArcGIS (viz Obrázek 7).

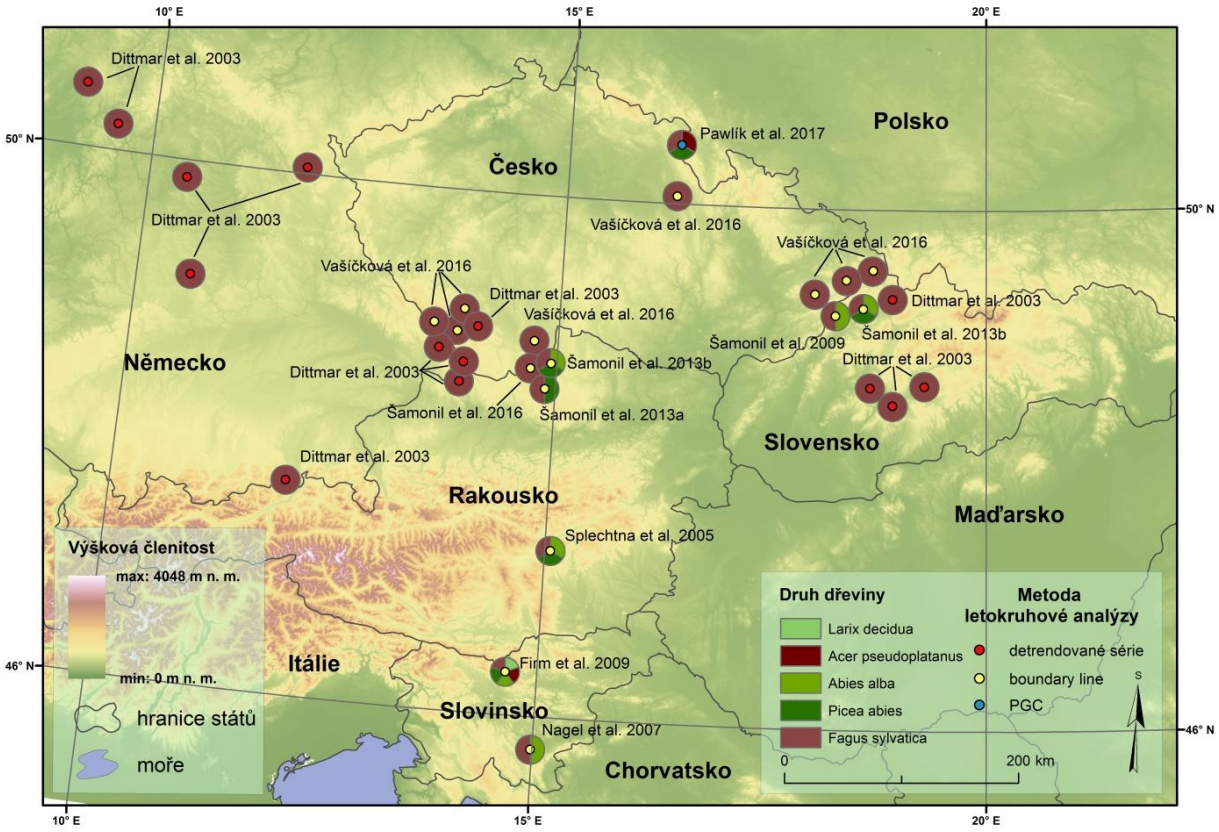
Všech 10 studií použilo vývrtovou metodu odběru vzorků pro letokruhovou analýzu a kromě buku (FASY), byly také analyzovány chronologie jedle (ABAL), smrku (PCAB), javoru horského (*Acer pseudoplatanus* L. - ACPS) a modřínu opadavého (*Larix decidua* Mill. - LADE).

Nejvíce používanou dendrochronologickou metodou byla metoda s klouzavým průměrem, konkrétněji metoda boundary line (BL) od Black et Abrams (2003), kterou použilo 8 studií z 10. Dále byla použita metoda procentuální růstové změny (PGC) od Nowacki et Abrams (1997) a v nejstarší studii od Dittmar et al. (2003) byla použita metoda s detrendovanými letokruhovými sériemi (DLS). Uvolnění v korunovém zápoji byla nejčastěji identifikována na základě překročení prahových hodnot >20% a >50%, které detekovaly vedlejší a hlavní uvolnění.

Studie od Splechtna et al. (2005) a Šamonil et al. (2009) vytvořily druhové boundary line jedle a buku, které byly následně převzaty dalšími studiemi (například Šamonil et al. 2013b) a porovnány s jejich odebranými daty. Důvodem k takovému kroku byl nedostatek odebraných dat k vytvoření vlastní boundary line, případně zjištění shody s těmito již vytvořenými křivkami.

Tabulka 1: Dendrochronologické studie disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku ze střední Evropy. FASY- buk lesní, PCAB- smrk ztepilý, ABAL- jedle bělokorá, ACPS- javor horský, LADE – modřín opadavý; BL- boundary line, DLS- detrendované letokruhové série, PGC- procentuální růstová změna (Autor).

Autor	Druh dřeviny	Metoda odběru	Metoda letokruhové analýzy	Prahové hodnoty uvolnění
Dittmar et al. 2003	FASY	vývrty	DLS	neuvedeno
Splechtna et al. 2005	FASY, PCAB, ABAL	vývrty	BL	>20% vedlejší, >50% hlavní
Nagel et al. 2007	FASY, ABAL	vývrty	BL	>20%-50% vedlejší, >50% hlavní
Firm et al. 2009	FASY, PCAB, ABAL, ACPS, LADE	vývrty	BL	>20%-50% vedlejší, >50% hlavní
Šamonil et al. 2009	FASY, ABAL	vývrty	BL	>20%; ABAL Splechtna (2005)
Šamonil et al. 2013a	FASY, PCAB	vývrty	BL	>20-49% slabá, >50-100% střední, >100% hlavní
Šamonil et al. 2013b	FASY, ABAL, PCAB	vývrty	BL	>20%, Razula - BL Splechtna (2005), Žofín - BL Šamonil (2009)
Vašíčková I. et al. 2016	FASY	vývrty	BL	>25-63% vedlejší, >63% hlavní
Šamonil et al. 2016	FASY	vývrty	BL	>20%, BL- Šamonil (2009)
Pawlik et al. 2017	FASY, PCAB, ACPS	vývrty	PGC	>50%-100%



Obrázek 7: Oblasti střední Evropy, na kterých probíhal dendrochronologický výzkum disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku. Vyznačené kruhy na mapě znázorňují zkoumané lokality, barva kruhu znázorňuje analyzovaný druh dřeviny a barva vnitřního kruhu metodu letokruhové analýzy (Autor).

5 Diskuze

Dendrochronologický výzkum disturbační historie smíšených bukových lesů v rámci střední Evropy je dle mého názoru celkem nepočetný a geograficky nerovnoměrně rozmístěný. Hlavním důvodem této nerovnoměrnosti může být nevhodné druhové složení dřevin daných lokalit, respektive absence buku a ojedinělost takových lokalit, které by nebyly v minulosti člověkem dotčeny a přetvořeny.

Nemyslím si, že důvodem této nerovnoměrnosti je nevhodnost dendrochronologických metod k rekonstrukci disturbační historie, spíše se domnívám, že použití dendrochronologie ještě natolik neproniklo do středoevropských studií.

První středoevropská vědecká studie byla publikována v roce 2003, a téměř po 15 letech jich přibylo pouze 9. Nízký počet vydaných dendrochronologických studií může být rovněž ovlivněn i ojedinělostí specializovaných pracovišť, které mají vhodné technické vybavení k dendrochronologickému výzkumu.

Kromě toho se dendrochronologickému výzkumu bukových lesů věnuje celkem nízký počet vědců, neboť v rámci daného státu nebo území převažují práce jednoho hlavního autora, který je rovněž i spoluautorem dalších studií. V Česku je Pavel Šamonil hlavním autorem (Šamonil et al. 2009; 2013a; 2013b; 2016) a spoluautorem (Vašíčková et al. 2016), ve Slovinsku je Thomas A. Nagel hlavním autorem (Nagel et al. 2007) a spoluautorem (Firm et al. 2009).

Dalším omezením pro použití dendrochronologie může být i nemožnost odběru dřevních vzorků. Například v pralesích Dinárských hor je odběr dřevních vývrtů ze živých stromů zakázán kvůli svým destruktivním účinkům (Nagel el al. 2017). Této komplikaci se ale lze vyhnout odebráním dřevních vzorků z mrtvých, vyvrácených nebo zlomených stromů po disturbanci, u které víme, kdy se přesně odehrála (například vichřice).

6 Závěr

Odhalení růstového uvolnění v letokruhové chronologii není jednoduché. Radiální přírůst se mění s teplotou a množstvím srážek, proto je důležité od každého pokusu o odhalení uvolnění odfiltrovat vliv počasí. Dále je třeba zohlednit, že každý druh reaguje na uvolnění odlišně. Předchozí tempo růstu, tloušťka stromu a pravděpodobně i věk rovněž podmiňují reakci na uvolnění. V neposlední řadě, reakce stromu na disturbanci se liší podle velikosti, typu a trvání disturbance.

Ve smíšených horských lesích střední Evropy se objevují různé typy disturbancí (vítr, hmyz, houbové patogeny), které mají rozdílnou frekvenci a severitu čase. Většina těchto disturbancí však způsobuje prořeďování porostu nežli jeho velké rozpady (Splechtna 2005). Mezery v narušeném korunovém zápoji se buď zvětšují, nebo uzavírají podúrovňovými stromy, které se uvolnily z potlačení případně novými stromy, které vznikly ve vytvořených mezerách.

Jako nejvhodnější metoda pro rekonstrukci disturbační historie horských smíšených lesů s dominancí buku ve střední Evropě byla vybrána metoda používající klouzavý průměr, respektive metoda boundary line od Black et Abrams (2003). Vhodnost této metody se potvrdila i na základě analýzy dendrochronologických studií.

Jako nejvhodnější prahové hodnoty uvolnění byly vybrány hodnoty >25% a >63% pro vedlejší a hlavní uvolnění, od Vašíčková et al. (2016), neboť s jejich použitím lze dosáhnout menší chybovosti v identifikaci uvolnění.

Tyto prahové hodnoty odpovídají skutečným reakcím stromů na časově nezávislé rušivé události a byly navrženy na základě propojení tří datových souborů - počet stromů, dendrochronologie a historické letecké snímky. Růstová odezva buku byla sledována nejen z hlediska pozice přeživších jedinců ke korunovému zápoji, ale také z hlediska odezvy na regionální klima.

Dendrochronologické metody jsou pro výzkum disturbační historie lesů užitečné, neboť přináší celkem přesné informace o časovém a prostorovém rozlišení disturbancí. Předpokládám tedy, že v dalších letech ještě dosáhnou širšího uplatnění i ve střední Evropě.

Záměrem bakalářské práce nebylo vypracovat přesnou chronologii jednotlivých disturbancí v horských smíšených lesích, ale poukázat na skutečnost, že dynamika lesa je ovlivněna působením různých rušivých událostí, jejímž výsledkem je studovaný les. Každý les je tedy unikátní kombinací biotických a abiotických faktorů (Fischer et al. 2013).

Je opravdu důležité chránit neporušenost a kompaktnost těchto přirozených lesních ekosystémů, neboť identifikace jejich rušivých událostí může posloužit k pochopení rostlinné dynamiky, a tak i k navržení postupů k přírodě blízkému lesnímu hospodaření.

7 Seznam použité literatury

Antos, J.A. et Parish, R. 2002a. Dynamics of an old-growth, fire initiated, subalpine forest in southern interior British Columbia: tree size, age, and spatial structure. Canadian Journal of Forest Research, 32: 1935-1946.

Antos, J.A. et Parish, R. 2002b. Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in southern-central British Columbia, Canada. Oecologia, 130: 126-135.

Applequist, M.B. 1958. A simple pith locator for using with off-center incrementcores. Journal of Forestry, 56: 141.

Black, B.A. et Abrams, M.D. 2003. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. Ecological Applications, 13: 1733–1749.

Black, B.A., Abrams, M.D., Rentch, J.S. et Gould, P.J. 2009. Properties of boundary-line release criteria in North American tree species. Annals of Forest Science, 66: 205.

Canham, C.D. 1985. Supression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. Bulletin of Torrey Botanical Club, 112: 134-145.

Clements, F.E. 1936. Nature and structure of the climax. Journal of Ecology, 24: 252–284.

Cook, E.R. 1987. The decomposition of tree ring series for environmental studies. Tree-Ring Bulletin, 47: 37-59.

Čada, V. 2014. Dlouhověkost buku lesního: Na Boubíně byl nalezen buk starý 409 let [online] Šumava [cit. 2018-02-24] Dostupné z: http://www.npsumava.cz/gallery/29/8837-sumava_zima_2014.pdf

Devall, M.S., Parresol, B.R. et Armesto, J.J. 1998. Dendroecological analysis of a Fitzroya cupressoides and a Nothofagus nitida stand in Cordilera Pelada, Chile. Forest Ecology and Management, 108: 135-145.

Diaci, J. 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruceplantation on a silver fir–beech forest site in the Slovenian Alps. Forest Ecology and Management, 161: 27–38.

Dittmar, C., Zech, W. et 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.

Drápela, K. et Zach, J. 1995. Dendrometrie: (dendrochronologie). Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita. p. 149. ISBN 80-7157-178-4.

Firm, D., Nagel, T.A. et Diaci, J. 2009. Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. Forest Ecology and Management, 257: 1893-1901.

Fischer, A. 1992. Long term vegetation development in Bavarian Mountain Forest ecosystems follwing natural destruction. Vegetatio, 103: 93-104.

Fischer, A., Marschall, P. et Camp, A. 2013. Disturbances in deciduous temperate forest ecosystems of the northern hemisphere: their effects on both recent and future forest development. Biodiversity and Conservation, 22: 1863-1893.

Foster, D. R., Zebryk, T., Schoonmaker, P. et Lezberg A. 1992. Post-settlement history of human land-use and vegetation dynamics of a *Tsuga canadensis* (hemlock) woodlot in central New England. Journal of Ecology, 80: 773-786.

Fraver, S. et White, A.S. 2005. Identifying growth releases in dendrochronological studies of forest disturbance. Canadian Journal of Forest Research, 35: 1648–1656.

Frelich, L. E. 2002. Forest Dynamics and Disturbance Regimes. Cambridge: Cambridge University Press. p. 266. ISBN 10-0-511-06843-3 eBook (Adobe Reader).

Frelich, L.E. et Reich, P.B. 1995. Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest. Ecological Monographs, 65: 325–346.

Fritts, H.C. 1976. Tree Rings and Climate. New York: Academic Press. p. 567. ISBN: 978-0-12-268450-0.

Glatzel, G. 1999. Historic forest use and its possible implications to recently accelerated tree growth in Central Europe. European Forest Institute proceedings, 27: 65-74.

Gordon, I.J. et Prins, H.T. 2008. The Ecology of Browsing and Grazing. Berlin: Springer. p. 330. ISBN 978-3-540-72422-3.

Gratzer, G., Canham, C., Dieckmann, U. et al. 2004. Spatiotemporal development of forests – current trends in field methods and models. Oikos, 107: 3-15.

Henry, J.D. et Swan, J.M.A. 1974. Reconstructing of forest history from live and dead plant material - an approach to study of forest succession in southwest New Hampshire. Ecology, 55: 772-783.

Korpeľ, Š. 1989. Pralesy Slovenska. Bratislava: Veda. p. 328. ISBN 80-224-0031-9.

Lorimer, C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. Ecology, 61: 1169–1184.

Lorimer, C.G. 1985. Methodological considerations in the analysis of forest disturbance history. Canadian Journal of Forest Research, 15: 200-213.

Lorimer, C.G. et Frelich, L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. Canadian Journal of Forest Research, 19: 651-663.

Míchal, I. et al. 1992. Obnova ekologické stability lesů. Praha: Academia. p. 169. ISBN 80-85368-23-4.

Moloney, K.A. et Levin, S.A. 1996. The effects of disturbance architecture on landscape-level population dynamics. Ecology, 77: 375-394.

Musil, I. et Hamerník J. 2007. Jehličnaté dřeviny: přehled nahosemenných i výtrusných dřevin : lesnická dendrologie 1. Praha: Academia. p. 352. ISBN 978-80-200-1567-9.

Musil, I. et Möllerová, J. 2005. Lesnická dendrologie 2. Listnaté dřeviny. Praha: Česká zemědělská univerzita Press. p. 216. ISBN 80-213-1367-6.

Mysteru, A., Aaserud, R., Hansen, L.O., Åkra, K., Olberg, S. et Austrheim, G. 2010. Large herbivore grazing and invertebrates in an alpine ecosystem. Basic and Applied Ecology, 11: 320–328.

Nagel, T.A., Levanic, T. et Diaci, J. 2007. A dendroecological reconstruction of disturbance in an old-growth Fagus-Abies forest in Slovenia. Annals of Forest Science, 64: 891-897.

Nagel., T.A., Mikac, S., Dolinar, M., Klopcica, M., Keren, S., Svoboda, M., Diaci, J., Boncina, A. et Paulic, V. 2017. The natural disturbance regime in forests of the Dinaric Mountains: A synthesis of evidence. Forest Ecology and Management, 388: 29-42.

Nagel, T.A. et Svoboda, M. 2008. Gap disturbance regime in an old-growth Fagus–Abies forest in the Dinaric Mountains, Bosnia-Herzegovina. Canadian Journal of Forest Research, 38: 2728-2737.

Nakashizuka, T. 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. Trends in Ecology and Evolution, 16: 205-210.

Papaik, M.J. et Canham, C.D. 2006 Species resistance and community response to wind disturbance regimes in northern temperate forests. Journal of Ecology, 94: 1011–1026.

Pausas, J.G. et Vallejo, V.R. 1999. The role of fire in European Mediterranean ecosystems. In: Chuvieco, E. (ed) Remote sensing of large wildfires in the European Mediterranean basin. Springer, Berlin: 3–16.

Pawlik, L., Musielok, L., Migon, P., Wronska-Walach, D., Duszynski, F. Et Kasprzak, M. 2017. Deciphering the history of forest disturbance and its effects on landforms and soils – lessons from a pit-and-mound locality at Rogowa Kopa, Sudetes, SW Poland. Bulletin of Geography. Physical Geography Series, 12: 59–81.

Pešková, V. et Čížková, D. 2015. Lesnická fytopatologie. Praha: Česká zemědělská univerzita. p. 109. ISBN 978-80-213-2603-3.

Piovesan, G., Bernabei, M., Di Filippo, A., Romagnoli, M. et Schirone, B. 2003. A longterm tree ring beech chronology from a high-elevation old-growth forest of Central Italy. Dendrochronologia, 21: 13–22.

Rubino, D.L. et McCarthy, B.C. 2004. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. Dendrochronologia, 21: 97-115.

Slávik, M. 2004. Lesnická dendrologie. Praha: Česká zemědělská univerzita. p. 80. ISBN 80-213-1242-4.

Spies, T. et Turner, M. 1999. Dynamic forest mosaics. In: Hunter, M.L. (ed.) Managing biodiversity in forest eco-systems. Cambridge: Cambridge University Press. p. 95-160. ISBN 0-521-63104-1.

Splechtna, B.E. 1994. Vegetationskundliche Untersuchungen auf der Windwurffläche ‘Edelwies’ im Rothwald Niederösterreich: Ausgangssituation, Entwicklungstendenzen, Verbißerhebung. Diplomarbeit. Universität für Bodenkultur. Wien. AT.

Splechtna, B.E., Gratzer, G. et Black, B.A. 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest - A spatial dendro-ecological analysis. Journal of Vegetation Science, 16: 511-522.

Suchomel, J., Kulhavý, J., Zejda, J., Plesník, J. et Menšík, L. 2014. Ekologie lesních dřevin. [online]. [cit. 2018-03-16]. Dostupné z: https://akela.mendelu.cz/~xcepl/inobio/skripta/Skripta_Ekologie_lesnich_ekosystemu.pdf

Šamonil, P., Antolík, L., Svoboda, M. et Adam D. 2009. Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian mountains. Forest Ecology and Management, 257: 1148-1156.

Šamonil, P., Doleželová, P., Vašíčková, I., Adam, D., Valtera, M., Král, K., Janík, D. et Šebková B. 2013a. Individual-based approach to the detection of disturbance history through spatial scales in a natural beech-dominated forest. Journal of Vegetation Science, 24: 1167-1184.

Šamonil, P., Schaetzl, R.J., Valtera, M., Goliáš, V., Baldrián, P., Vašíčková, I., Adam, D., Janík, D. et Hort, L. 2013b. Crossdating of disturbances by tree uprooting: Can treethrow microtopography persist for 6000 years? Forest Ecology and Management, 307: 123-135.

Šamonil, P., Timková, J. et Vašíčková, J. 2016. Uncertainty in the detection of disturbance spatial patterns in temperate forests. Dendrochronologia, 37: 46-56.

Šantrůčková, H., Vrba, J., Křenová, Z., Svoboda, M., Benčoková, A., Edwards, M., Fuchs, R., Hais, M., Hruška, J., Kopáček, J., Matějka, K. et Rusek, J. 2010. Co vyprávějí šumavské smrčiny: Průvodce lesními ekosystémy Šumavy. Vimperk: Typodesign s.r.o. p. 156. ISBN 978-80-87257-04-3.

Štícha, V., Gašparík, M., Hrib, M., Kabeš, A., Kušta, T., Podrázský, V., Prknová, H., Bažant, V., Sloup, R., Šálek L., Šrůtka, P., Tománek, J., Urbánek V., Kuželka, K. et Zeidler, A. 2015. Lesní hospodářství. Praha: Česká zemědělská univerzita. p. 265. ISBN 978-80-213-2613-2.

Trotsiuk, V., Hobi, M.L. et Commarmot B. 2012. Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). Forest Ecology and Management, 265: 181-190.

Ulbrichová, I. 2010. Nauka o lesním prostředí.Vegetační typy v rámci planety-úvod. [online]. [cit. 2018-02-25]. Dostupné z: http://r.fld.czu.cz/vyzkum/nauka_o_lp/zal_13_12_2012/biomy/biomy.html

Úřadníček, L., Maděra, P., Kolibáčová, S., Koblížek, J. et Šefl, J. 2001. Dřeviny České republiky. Písek: Matice lesnická. p. 333. ISBN 80-86271-09-9.

Vašíčková, I., Šamonil, P., Fuentes Ubilla, A. E., Král, K., Daněk, P. et Adam, D. 2016. The true response of Fagus sylvatica L. to disturbances: A basis for the empirical inference of release criteria for temperate forests. Forest Ecology and Management 374: 174-185.

Větvička, V. 1999. Evropské stromy. Praha: Aventinum. p. 216. ISBN 80-7151-104-8.

Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. Journal of Ecology, 35: 1–22.

White, P. et Pickett, S. 1985. Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction In The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. p. 472. ISBN 978-0-12-554520-4.

Winter, L.E., Brubaker, L.B., Franklin, J.F., Miller, E.A. et Dewitt, D.Q. 2002. Canopy disturbances over the five century lifetime of an old-growth Douglas-fir stand in the Pacific Northwest. Canadian Journal of Forest Research, 32: 1057-1070.

Worrall, J.J., Lee, T.D. et Harrington, T.C. 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in Picea–Abies forests of Crawford Notch, New Hamshire, USA. Journal of Ecology, 93: 178–190.