

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Ekologická a evoluční biologie



Bakalářská práce

**Dlouhodobé disturbance v temperátních horských lesích a jejich
projev v různých proxy datech**

*Long term disturbances in temperate mountain forests and their
representation in various proxy data*

Adéla Pavlišová

Vedoucí práce: doc. RNDr. Petr Kuneš, Ph.D.

Praha, 2021

Poděkování: Ráda bych poděkovala vedoucímu své bakalářské práce, doc. RNDr. Petru Kunešovi, Ph.D. za jeho podněty a čas, který mi věnoval. Dále děkuji všem svým blízkým za podporu během celého studia.

Prohlášení: Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 3. 5. 2021

Abstrakt

Ve své práci představuji hlavní disturbanční činitele mající vliv na horské temperátní lesy ve střední Evropě – vítr, kůrovce a požáry a upozorňuji na jejich vzájemnou provázanost. Zabývám se především popisem jejich vlastností, výsledky jejich činnosti, ekologickým přínosem a vlivem klimatu na jejich působení. S přibývajícím suchými a teplými roky se zvyšuje rozsah, intenzita i frekvence disturbancí a je proto důležité pochopit jejich roli v minulosti a připravit se tak na budoucí vývoj nejen našich lesů. Metody, kterými lze jejich historie zkoumat, nám poskytují tzv. proxy data (nepřímá data), která se od sebe v různé míře liší svou výpovědní hodnotou. Informují nás o různých časových i prostorových škálách s různým stupněm přesnosti. Všechny metody, které ve své práci uvádím, nám do jisté míry poskytují proxy data o klimatu, které s disturbančním režimem úzce souvisí. Pouze některé přímo dokazují proběhlou disturbanci, například skrze sedimentární nálezy uhlíků. Cílem mé práce bylo naznačit možné komplikace, ale také výhody, které vznikají při kombinování jednotlivých metod.

Klíčová slova: dynamika lesa, vítr, kůrovec, požáry, paleoekologie, dendrochronologie, subfosilie

Abstract

In this work, I present the main disturbance agents affecting temperate mountain forests in Central Europe – wind, bark beetles and fires, and I draw attention to their interdependence. I primarily deal with the description of disturbances, their consequences, ecological contribution, and climate influence on their action. With climatic warming, the extent, intensity, and frequency of disturbances increase. Hence, it is important to understand their role in the past to prepare for the future development of our forests. Proxy data (indirect data) provide past evidence for disturbances, but their interpretation value differs. They inform us about a different time and spatial scale with varying degrees of accuracy. All the methods that I mention in my work provide us, to some extent, with climate proxy data that is closely related to the disturbance regime. Only some directly prove the disturbance, for example, through sedimentary charcoals findings. My work aimed at indicating possible complications but also the advantages that arise when combining individual methods.

Keywords: forest dynamics, wind, bark beetle, fires, paleoecology, dendrochronology, subfossils

Obsah

| | | |
|------------|---|-----------|
| 1 | Úvod | 1 |
| 2 | Hlavní typy lesních disturbancí | 3 |
| 2.1 | Vítr | 3 |
| 2.2 | Kůrovec | 5 |
| 2.2.1 | Kůrovec jako disturbanční faktor | 5 |
| 2.2.2 | Kůrovcový management | 6 |
| 2.3 | Požáry | 7 |
| 2.3.1 | Požáry jako společenské téma | 7 |
| 2.3.2 | Požáry jako disturbanční faktor | 8 |
| 2.3.3 | Požáry a měnící se klima | 9 |
| 2.3.4 | Požárový management | 10 |
| 3 | Metody studia lesních disturbancí | 11 |
| 3.1 | Historické metody | 11 |
| 3.2 | Dendrochronologické metody | 12 |
| 3.2.1 | Princip dendrochronologie | 12 |
| 3.2.2 | Využití dendrochronologie při studiu disturbancí..... | 13 |
| 3.3 | Paleoekologické metody | 16 |
| 3.3.1 | Pyl..... | 17 |
| 3.3.2 | Uhlíky | 19 |
| 3.3.3 | Hmyz | 20 |
| 3.3.4 | Krytenky | 22 |
| 4 | Srovnání metod | 24 |
| 5 | Závěr | 27 |
| 6 | Použité zdroje | 29 |

1 Úvod

Disturbance byly tradičně definovány jako katastrofická událost způsobená fyzickým činitelem, která náhle a intenzivně proměňuje rostlinné společenstvo nebo jeho část (White 1979). Dlouho byly vnímány jako negativní proces, který zpomaluje vývoj společenstva a brání mu v dosažení žádoucího klimaxového stádia (Clements 1916). Ukazuje se nicméně, že jsou naopak základní hybnou silou celých ekosystémů, umožňující jejich přirozenou obnovu. Jejich definice se zdá být mnohem širší a zdaleka nemusí jít pouze o „katastrofické a intenzivní“ události (Pickett and White 1985). Ačkoliv mohou být způsobeny také vnitřními faktory, ve své práci uvádím disturbance jako změny různých vlastností a měřítek, které ovlivňují ekosystém a které jsou způsobené **vnějšími činiteli**.

V lesních společenstvech jsou těmito činiteli především vítr, kůrovec a požáry. Vítr a kůrovec působí často selektivně. Zasahují především jedince přestárlé, napadené, či jinak oslabené, které svým odumřením umožňují vyrůst novým semenáčkům, vyčkávajícím do té doby v zástinu a pomáhají tak obnovovat populaci. Za určitých podmínek ale zasahují i různé velké plochy zdravého lesa a mohou způsobit velkoplošné úhyny celých vzrostlých porostů, což může mít za následek nejen změnu v populační struktuře, ale také v druhové skladbě lesa. Disturbance jsou přirozený proces, který v lese nastavuje takové podmínky, na které jsou rostlinné i živočišné druhy přizpůsobené a zajišťují tak specifickou diverzitu lesního ekosystému. Disturbance vytváří mozaikovitost lesa, zlepšují v něm světelné podmínky a zajišťují přítomnost mrtvého dřeva (Kulakowski et al. 2017). Výsledkem je pozitivní vliv na celkovou diverzitu a stabilitu lesního ekosystému (Thom and Seidl 2016)

Studium disturbancí probíhajících v minulosti nám umožňuje rekonstruovat přirozenou dynamiku lesního ekosystému. Pochopení této dynamiky je nezbytné například proto, abychom mohli správně nastavit management lesů, tedy abychom našimi zásahy co nejlépe napodobovali přirozené disturbance a zajistili tak v lese přírodě blízké podmínky. Odpovídající management povede k zachování zdravého ekosystému, čímž se předejde rozsáhlým hospodářským škodám (Čada et al. 2020).

Disturbanční minulost lesů studujeme pomocí různých metod, které rozebírám dále v této práci. Těmito metodami získáváme nepřímá data (tzv. *proxy data*), z nichž můžeme dále rekonstruovat vlastnosti prostředí a také klimatické podmínky, které v minulosti panovaly.

Klima a disturbance jsou spolu těsně provázané. Kůrovcové kalamity či rozsáhlé požáry se například objevují zejména během suchých let (Mattson and Haack 1987; Trouet et al. 2006) a mnoho studií ukazuje, že s měnícím se klimatem bude disturbance přibývat, a to zejména těch velkých a intenzivních (Seidl et al. 2017). Cílem mé práce je popsat princip jednotlivých metod a zjistit výhody a nevýhody jejich používání při studiu disturbance. Srovnáváním jednotlivých proxy dat bychom mohli při rekonstrukci disturbance režimu dosáhnout přesnějších výsledků. Takovýto multi-proxy přístup je u nás zatím málo využívaný a je potřeba do budoucna rozvinout spolupráci mezi jednotlivými metodami.

2 Hlavní typy lesních disturbancí

Ve své práci se zaměřuji na hlavní **disturbanční činitele** (původce disturbancí) mající největší vliv na současnou dynamiku lesů střední Evropy, a to na vítr a kůrovce. Ačkoliv lesní požáry v minulosti dominovaly především v boreální zóně Severní Ameriky, Aljašky a Sibiře (Hansen et al. 2013; Stocks et al. 2003), uvádím je vzhledem k jejich současné aktualitě jako třetí hlavní disturbanční faktor. S měnícím se klimatem se totiž také v lesích Evropy objevují čím dál tím častěji (Rigo et al. 2017). Člověka jako disturbančního činitele jsem do své práce neřadila.

Působením disturbančních činitelů na vegetaci vznikají **disturbance**. Všechny disturbance jsou charakterizovány základními vlastnostmi – frekvencí (jak často se vrací), velikostí (jakou plochu zasahují), intenzitou (energií), sezonalitou (v jaké části roku zasáhly), a severitou (množstvím uhynulé vegetace v důsledku jejich působení). Na základě těchto vlastností je pak definována celá škála disturbancí, od slabých, lokálních a často se opakujících, které poškodí třeba jen jediný strom, až po ty velké, mající dlouhou periodu, které najednou zásadně promění celý les (Pickett and White 1985).

Disturbance jsou navzájem propojeny. Vichřice bývá častým předvojem kůrovcové kalamity (Čada et al. 2016) a požáry zase výrazněji zasahují již odumřelé porosty (McCullough et al. 1998). Ukazuje se, že spouštěčem této disturbanční kaskády bývá velice často **sucho** (Mattson and Haack 1987; Seidl et al. 2017). Je možné, že s přibývajícimi suchými a teplými roky se promění i disturbanční režim a na významu vzrostou jiné, doposud minoritní disturbance, jako je například invaze patogenů či hmyzích škůdců a tím pádem proměna druhové skladby lesa (Seidl et al. 2017). S přibývajícimi suchými a teplými roky je tedy nezbytné důkladně prozkoumat disturbanční režim našich lesů a na základě těchto poznatků upravit management tak, aby s měnícím se klimatem nedocházelo k jejich plošným úhynům.

2.1 Vítr

Vítr je součástí běžného chodu lesa, v němž ovlivňuje transpiraci stromů, olamuje suché větve a modeluje tvar korun. V listech utváří mikro prasklinky a narušuje laminu, což ve výsledku vede k jejich odumření a opadu (Grace 1988). V určitých případech ale vítr může způsobit úplné usmrcení stromu nebo dokonce celého porostu, což potom označujeme jako větrnou disturbanční.

Stromy působením větru bývají zlomeny v koruně či v kmenu nebo zcela vyvráceny. Způsob, jakým bude strom poškozen, či jestli odolá síle větru, závisí mimo jiné na stanovišti, na kterém strom roste (Dunham and Cameron 2000). Zamokřené či velmi písčité půdy například nemají takovou schopnost udržet kořenový systém a také sklon svahu je důležitým faktorem. Nejen charakter stanoviště, ale i síla větru, vitalita stromu, velikost a tvar koruny, hustota porostu či disturbanční historie mají v dopadu větru na ekosystém svoji roli (Peterson 2000).

Vývraty stromů způsobují zásadní narušení půdy v oblasti kořenového systému. Promíchávají organické a minerální půdní horizonty, čímž půdu neustále „omlazují“, provzdušňují ji a vytvářejí v ní póry, což vede ke zlepšení podmínek pro klíčení nových semenáčků (Lutz 1940). Okolí vývratu představuje ideální prostředí pro kolonizaci bylinnými i dřevinnými druhy, které by jinde neměly šanci vyrůst, čímž se zvyšuje celková diverzita lesa (Thompson 1980). Vývraty mají obrovskou sílu a zasahují veliké plochy lesních půd. V českých pralesích jsou některé vývraty veliké až 40 m² a jsou natolik časté, že by celou plochu našich pralesů pokryly během 1300 let (tzv. *rotační perioda*) (Šamonil 2018).

Větrné disturbance mohou zajišťovat specifickou druhovou skladbu lesa. Jako příklad uvedu unikátní primární smíšené lesy modřínu (*Larix*) a smrku (*Picea*) rostoucí na Slovensku. Tyto dva druhy by spolu bez působení disturbancí nemohly růst, jelikož mají zcela odlišné ekologické nároky. Modřín je druh pionýrského charakteru – světlomilný, rychle rostoucí, v zapojeném lese ale nekonkurenceschopný – zatímco smrk je druhem klimaxového stádia lesa, dobře zmlazující v zastínění. Ve vzrostlém lese by se tedy modřín neměl šanci prosadit. Větrné disturbance ho ale v těchto místech zvýhodňují, jelikož vítr více zasahuje smrky, které na rozdíl od modřínu neshazují jehlice a mají tak větší plochu koruny, do které se vítr může opřít. Modřín po disturbance navíc lépe zmlazuje. Časté větrné disturbance tedy umožňují existenci této specifické druhové skladby (Zielonka et al. 2010). Ekosystému přispívají také zásobou mrtvého dřeva, které po vichřici zůstává a které hostí mnoho vzácných druhů bezobratlých živočichů. Mrtvé dřevo ale zároveň akceleruje další, sekundární disturbance, jelikož je dobrým zdrojem potravy některých kůrovců, kteří umí napadat neživé stromy a po rozmnožení své populace expandují i na stromy živé (Bouget and Duelli 2004). Je to také dobré palivo pro požár, který proto po vichřicích často následuje (Frelich and Lorimer 1991).

Vítr po sobě, na rozdíl od dalších mnou zmiňovaných disturbančních činitelů, nezanechává žádné signifikantní stopy, které by se zachovaly v sedimentárním záznamu. Po

požárech zůstávají fosilní uhlíky, po kůrovcích zbytky jejich těl, ale vichřice stromy vyvrátí či zlomí a ve fosilním záznamu nenajdeme žádný projev. Proběhlé větrné disturbance tak můžeme sledovat pouze nepřímo, například z dendrochronologické analýzy. Po pádu stromů v důsledku vichřice se porost značně prosvětlí a dojde k uvolnění jedinců, kteří byli doposud potlačeni okolním porostem. Ti začnou náhle rychle přirůstat a v letokruzích se tato změna projeví jako výrazně širší letokruhy oproti letokruhům předchozím (viz kapitola 3.2.2) (Zielonka et al. 2010). Jiným indikátorem větrné disturbance může být také přítomnost reakčního dřeva, které se tvoří, pokud je strom nějakým způsobem vychýlen či ohnut (Dunham and Cameron 2000). Je ovšem potřeba obou těchto signálů a také dalších proxy dat, které by vyloučily možnost, že k disturbanci došlo působením jiného činitele.

2.2 Kůrovec

Jako kůrovci se označují obecně brouci ze skupiny Coleoptera: Scolytidae. Jsou to ekologicky zajímaví škůdci, kteří tráví téměř celý svůj životní cyklus pod kůrou stromu, či přímo v jeho dřevě. Jediná doba, kdy žijí mimo strom, jsou jejich okřídlená, dospělá stádia, která vylétávají a hledají nové, vhodné útočiště pro další generaci brouků. Jejich životní strategie je neobvyklá – svého hostitele (strom) se snaží zabít. Jiné patogeny se většinou pokouší hostitele ošálit, vyhnout se jeho obranným reakcím, či tyto reakce potlačit. Kůrovci však obranné reakce stromu přemůžou svojí početností. Pomocí feromonů k sobě jedinec, který našel vhodný strom, postupně přilákává ostatní a ti potom synchronně zaútočí (Berryman et al. 1989). Dále také kůrovci využívají mutualistické houby a bakterie, které se společně s nimi aktivně podílí na zabití stromu (Christiansen et al. 1987; Adams et al. 2013). Ve střední Evropě je nejčastějším druhem kůrovce **lýkožrout smrkový** (*Ips typhographus* L.), jenž je zároveň, společně s větrem, hlavním disturbančním činitelem v našich lesích (Čada et al. 2020).

2.2.1 Kůrovec jako disturbanční faktor

Kůrovci si za normálních okolností vybírají oslabené stromy nacházející se v suboptimálních fyziologických podmínkách, které nejsou schopny se útoku dostatečně bránit. Jsou často zasažené vichřicí, požárem či suchem, někdy mohou být dokonce již mrtvé (Rudinsky 1962). Fungují tak, společně se svými symbionty, jako přirození rozkladači poškozených jedinců a jejich populace jsou relativně nízké. Pokud ovšem dojde ke změně

určitých podmínek, jako je větší sucho a teplo během léta, či nárůst vhodných stromů k útoku, například oslabených smrků po větrné disturbanci, kůrovec se přemnoží a jeho obrovská populace způsobí tzv. kůrovcovou kalamitu. Při přemnožení totiž někteří kůrovci dokáží napadat a zabíjet i stromy zdravé, čímž již nedochází pouze k úhynu jednotlivých stromů, ale celého lesa (Fischer et al. 2013). Kůrovci se podle toho dělí na dvě hlavní ekologické skupiny – na druhy, které napadají pouze mrtvé stromy (sekundární škůdci) a ty, které při přemnožení umí napadat i stromy živé (primární škůdci) (Rudinsky 1962).

Na rozdíl od ostatních disturbancí, které mají na les okamžitý dopad, je kůrovcová kalamita postupná. Od napadení stromu kůrovcem až po jeho smrt, kdy po sobě zanechá místo v korunové vrstvě, může uběhnout až několik let. To zajišťuje postupný rozklad stromu a během let tedy různá ekologická mikrostanoviště. Liší se také mírou svého dopadu na okolní prostředí – nepoškozuje nijak půdní povrch ani ostatní vegetaci včetně rostoucích semenáčků, takže i obnova po kůrovcové kalamitě má trochu jiný charakter, než například po požáru či vichřici (Macek et al. 2017).

2.2.2 Kůrovcový management

Jak se postavit ke kůrovcem napadeným stromům je nejen v české společnosti široce diskutované téma. Kůrovcová kalamita na Šumavě, která začala v polovině devadesátých let a pokračovala ve vlnách po extrémně suchém roce 2003 a potom po větrné kalamitě roku 2007, vnesla toto téma do mediální i politické pozornosti. Problematikou se podrobně zabývá Kindlmann et al. (2012), který popisuje dva základní přístupy lesního managementu. Tím je v hospodářských lesích převažující **aktivní asanace** napadených stromů a na Šumavě fungující bezzásahový, **pasivní management**.

Správa NP Šumava se rozhodla, že na některých plochách částečně zasáhne umělou obnovou, ale jádrové zóny zůstanou bez zásahu, jelikož i v minulosti došlo několikrát k plošným úhynům smrku v důsledku kůrovcové kalamity a bylo dokázáno, že jsou tyto události součástí přirozené dynamiky horského smrkového lesa (Schafstall, Kuosmanen, et al. 2020; Čada et al. 2016). Les má schopnost přirozené regenerace, a pokud ho necháme spontánnímu vývoji, dojde časem k návratu do klimaxového stádia, než se celý cyklus zopakuje znovu (White 1979). Takovýto přístup je šetrný k celému ekosystému. Nabízí organismům důležitá mikrostanoviště v podobě mrtvých souší i všechny rozkladné fáze dřeva, které jsou pro les a jeho diverzitu nezbytné (Boháč and Matějka 2010). Ponechání souší v lese navíc

zlepšuje podmínky mladých semenáčků a zvyšuje jejich šanci na přežití (Kindlmann et al. 2012). Bezzásahový management nevyžaduje téměř žádnou vloženou lidskou energii a ušetří tak správě obrovské finanční vklady za umělou tvorbu „nového lesa“. NP Šumava v roce 2018 provedl monitoring území, kde obnově dopomohli vysázením mladých stromků a zjistili, že přirozená obnova zde zcela převážila snahu o obnovu umělou. Za předpokladu, že by všechny sazenice přežily, přispěly by budoucímu lesu pouhými 3 % mladých stromků, 97 % zařídila přirozená obnova. Správa parku se tedy rozhodla, že od umělé obnovy smrkem ustoupí, jelikož je neefektivní a sazenice navíc neprosperují tak dobře, jako stromky vzniklé přirozenou obnovou (Dvořák 2018).

Mimo chráněná území se však vlastníci lesa musí řídit lesním zákonem, který jim přikazuje aktivně jednat při kůrovcové gradaci (viz Zákon č. 289/1995 Sb.). V takových lesích je potřeba ke kůrovcovému napadení přistupovat zcela jinak i z toho důvodu, že smrk v nich vysázený zde obvykle nemá přirozený výskyt. Smrk ztepilý (*Picea abies* L.) se u nás přirozeně vyskytuje v horských polohách či extrazonálně na podmáčených stanovištích, která mohou být i v polohách nižších (Caudullo et al. 2016). Jinde je většinou uměle vysazen a stanovištní podmínky takových míst neodpovídají jeho nárokům, což strom zásadně oslabuje. Pokud by se v takových místech uplatňoval bezzásahový management, postupně by zde přes všechna stádia sukcese vyrostl takový les, jaký sice odpovídá stanovišti, ale neodpovídá lidské poptávce a potřebě (Kindlmann et al. 2013). Aktivní management je však třeba uplatňovat včas a lokálně, aby nevznikaly rozsáhlé holiny, které mají negativní vliv na přirozený vývoj ekosystému (Zatloukal 1998).

2.3 Požáry

2.3.1 Požáry jako společenské téma

Vnímání požárů vegetace se během vývoje lidstva několikrát proměnilo. Až do konce 19. století bylo na některých místech cílené zakládání a kontrola požárů běžnou součástí hospodaření. Lidé vypalovali lesy a křoviny, aby získávali a udržovali bezlesé plochy, které využívali pro pastvu dobytka. Požáry navíc půdu obohacovaly o cenné minerály, což bylo pro produkci žádaných travin výhodné (Conedera et al. 2007). Tento přístup se ovšem postupně vytrácel a hlavním hospodářským cílem se staly na většině území lesy. Na začátku 20. století

publikoval Clements (1916) svou teorii, ve které popisoval oheň jako ničivý faktor znemožňující lesu dospět do žádoucího klimaxového stádia, a je proto třeba ho v krajině potlačit. Tato publikace se v lidech natolik zakořenila, že až do šedesátých let se nikomu nepodařilo prosadit benefity požárů na lesní ekosystém, ačkoliv se o to mnoho vědců pokoušelo (Krebs et al. 2010). Od šedesátých let se zejména v národních parcích USA začal uplatňovat management kontrolovaných požárů a postupně se tak oheň dostal do povědomí společnosti jako přirozený proces (Rothman 2005). Dnes, s postupující klimatickou změnou a zkušenostmi z posledních let, kdy požáry postihly obrovské plochy lesů i měst, se toto téma dostává do popředí více než kdy jindy.

2.3.2 Požáry jako disturbanční faktor

Lesní požáry jsou důležitým disturbančním faktorem, a tak, podobně jako jiné disturbance, ovlivňují charakter lesa. Zajišťují jeho mozaikovitost a významně zasahují do koloběhu prvků, zejména uhlíku (Flannigan et al. 2000). Jsou hlavním disturbančním faktorem v boreálních lesích, ale i v některých jihoevropských oblastech, například v Apeninách, Pyrenejích či Dinárských horách (Kulakowski et al. 2017). V různé míře ovšem zasahují ve všech lesních ekosystémech, a tak i ty naše, středoevropské, jsou požáry ovlivněny (Carter et al. 2018).

Požáry jsou součástí složitých ekologických vztahů v lesních ekosystémech. Zvýhodňují ty druhy, které jsou lépe přizpůsobené ohni, například díky tlustší borce. Existují také druhy, které jsou na oheň přímo vázané, jelikož požáry vzrostlý les výrazně prosvětlují, čímž zajišťují vhodné podmínky k nastartování růstu semen, vyčkávajících do té doby v zástinu. Semenačky takových druhů by v zástinu nepřežily a potřebují proto signál, že nastaly vhodné podmínky. Takovým signálem mohou být vysoké teploty (Hartesveldt and Harvey 1967). Například plody eukalyptů potřebují ke svému otevření projít vysokými teplotami, které v přírodě zajišťuje jedině oheň. Ten roztopí pryskyřici, jež jsou jejich jednotlivé šupiny spojeny a do prostoru se uvolní uvnitř uložená semena (Mount 1969). Také kouř hraje v klíčení semen některých druhů určitou roli, jelikož obsahuje látky chovající se jako aktivátory, které urychlují vyklíčení po proběhlém požáru (Light et al. 2010). Příkladem takové rostliny je třeba vřes (*Calluna vulgaris*) (Måren et al. 2010). Oheň a kouř tedy fungují jako indikátory vhodného prostředí pro vyklíčení semen světlomilných druhů.

Požáry ovlivňují také půdu, obohacují ji o cenné látky jako je fosfor, vápník, draslík či některé soli, díky kterým je podpořen růst vegetace v následujících letech. Studie ukazují, že i 6 let po požáru byly viditelné rozdíly mezi vegetací rostoucí na shořelé a nezasažené půdě (Ahlgren 1960). Požáry přispívají také k nárůstu biodiverzity (Thom and Seidl 2016).

Na druhou stranu, většina ekosystémových služeb je požárem negativně ovlivněna. Jedná se například o negativní vliv na lidské psychické i tělesné zdraví, zvyšující se půdní erozi, snížení materiálních a energetických zásob či uvolnění uloženého uhlíku do ovzduší (Sil et al. 2019). Chceme-li například zlepšovat funkci lesa zachytávat uhlík a zároveň zvyšovat biodiverzitu, ocitáme se v obtížné situaci, které se říká „*fire paradox*“. Východiskem by mohl být management středních a malých požárů, který by byl kompromisem pro oba zájmy společnosti (Thom and Seidl 2016).

2.3.3 Požáry a měnící se klima

Klima/počasí se jeví jako hlavní faktor mající vliv na charakter požárového režimu (Flannigan, Stocks, and Wotton 2000). Mnoho studií ukazuje, že přibývajících suché a teplé roky ovlivňují výskyt požárů v lesích (Allen et al. 2015). Jedním z důvodů je zvyšující se evapotranspirace v závislosti na teplejší atmosféře. Stromy při vyšších teplotách více transpirují, čímž dochází k jejich vysušování a stávají se tím pádem náchylnější ke vzplanutí (Flannigan et al. 2013). V extrémním případě dojde kvůli suchu až k jejich úhynu a mrtvé stojící stromy se tak stávají ideálním palivem. Takové počasí navíc způsobuje vysychání spodních pater lesa, jako jsou nízké keříky, bylinná vegetace nebo mrtvé dřevo, což akceleruje intenzitu požáru a rychlost jeho šíření (Flannigan et al. 2013). K tomu všemu, požárový režim je cyklický s pozitivní zpětnou vazbou – spálený les lépe hoří. Oheň totiž ničí veškeré prvky, které udržovaly les vlhký a tedy nehořlavý. Dojde například k defoliaci a k poničení kořenového systému, který vynášel vlhkost na povrch půdy. To navíc vede ke snížení evapotranspirace, tedy k redukci srážek a k většímu suchu (Sheil and Murdiyarso 2009).

Je také známo, že teplejší počasí koreluje s výskytem bouřek, a jelikož blesk je hlavním přírodním spouštěčem požárů (Johnson 1992), stává se tak možnost vzplanutí pravděpodobnější. Je spočítáno, že ačkoliv je člověk častějším spouštěčem než blesky, zasahují požáry způsobené člověkem mnohem menší plochu. V lesích na Aljašce je pouze 24 % požárů způsobených bleskem, zato mají na vině 76 % celkově shořelé plochy (Hardy and Franks 1963). Člověkem způsobené požáry bývají totiž rychleji nahlášené a vyskytují se na dostupnějších

místech. Pokud je požár způsoben bleskem, vypukne často v odlehlé oblasti, kam se člověk běžně nedostane, a může trvat i několik dní, než je objeven. V takové fázi ho již často není možné uhasit (Johnson 1992).

Ačkoliv je les spíše tmavý a má tím pádem nízké albedo (Bonan 2008), celková bilance pohlceného tepla je kvůli evapotranspiraci nízká a lesy významně ochlazují naši planetu. Přispívají také k tvorbě srážek a zadržování vody v krajině (Sheil and Murdiyarso 2009). Spálením velkých ploch lesů se tak jejich ochlazovací funkce sníží a dojde zpětně k oteplení zemského povrchu (Liu et al. 2018). V zájmu lesního managementu by tak mělo být vhodnými zásahy, na úkor okamžitého zisku, předejít velkým lesním požárům.

2.3.4 Požárový management

Požárový režim se v průběhu holocénu proměňoval v závislosti na klimatu (Carter et al. 2018). Dnes jsme v situaci, kdy se klima mění rychleji než kdy dříve (IPCC 2014), a je proto potřeba se připravit i na měnící se vlastnosti požárů. Důvod, proč jsme v posledních desetiletích svědky enormních požárů, které působí ohromné škody, však není pouze měnící se klima, ale také náš lesní management.

Lidé se naučili požáry potlačovat, aby tak zabránili ekonomickým škodám, které jim oheň působil. Přirozené požáry byly málokdy rozsáhlé, jednalo se spíše o lokální výskyty s malou intenzitou nezasahující do korunového patra a měly svá opodstatnění – tvořily v lese mozaikovitost a redukovaly biomasu. Jejich potlačením došlo k velkému zahuštění spodního vegetačního patra, které bylo dříve pravidelně přirozeně vypalováno, a lesy se staly neporušenými, stejnověkými a velice hustě zarostlými. To vedlo k radikální proměně požárových vlastností, které se najednou nezastavovaly ve spodních patrech, ale po keřovité vegetaci se šplhaly do korun. Nezastavovaly je ani světlé plochy bezlesí, které by byly výsledkem předchozích malých disturbancí (Kaufmann et al. 2005). Výsledkem jsou dnešní mega-požáry, které se vymykají lidské kontrole a způsobují mnohem větší škody, než by způsobily mírné, lokální požáry (Williams 2013).

Na požáry je proto potřeba se dívat jako na rostoucí výzvu pro lesní management. Požáry zasahující až do korun stromů se často vůbec nepovede zastavit, a jelikož tento typ požárů bude v budoucnu stále častější, je neudržitelné, vzhledem k omezeným kapacitám a vysokým finančním nákladům, snažit se o jejich potlačení (Flannigan et al. 2013). Musíme se spíše naučit strategie, jak oheň zařadit do managementu, aniž by byly ohroženy lidské životy

či aniž by hrozilo poškození příliš velké oblasti. Je potřeba najít rovnováhu mezi přirozenými pochody v lese, které zajišťují biodiverzitu, a mezi poptávkou po dalších ekosystémových službách (Thom and Seidl 2016).

3 Metody studia lesních disturbancí

3.1 Historické metody

Disturbance, které se udály v minulosti, mohou být zaznamenány v historických písemných pramenech. Ačkoliv informace v nich získané jistě nejsou samonosné, je možné si pomocí nich ověřovat či upřesňovat některá data. Například dendrochronologie sama o sobě neumí rozpoznat, co bylo příčinou disturbance, zatímco v dobové literatuře tato informace může být zapsána. Věrohodnost písemných zdrojů ovšem směrem do minulosti klesá. Jejich kvalita může být dosti odlišná také podle toho, kolik různých informací zdroj poskytuje (Svoboda et al. 2014).

Zdrojem mohou být lokální archivy, lesnické zprávy, ale také třeba místní beletrie. V Čechách je klasickým autorem beletrie popisující proměnu šumavského lesa Karel Klostermann, který ve svém díle popisuje například obrovskou větrnou disturbanci v roce 1870. Toto dílo, stejně jako jinou beletrii, samozřejmě nemůžeme brát jako příliš spolehlivý zdroj informací, a je potřeba ho důsledně interpretovat, může nám však poskytnout zajímavý vhled do disturbanční historie (Hořejší 2019).

Možné je také využití historických map, které často obsahují informace nejen o hranicích lesa, ale také o věkové třídě či druhovém složení. Přinášejí nám spolehlivé informace zejména o velikosti areálu, který disturbance zasáhla. Jejich interpretace a propojení s jinými písemnými zdroji je ovšem časově náročná práce, znesnadněná například tím, že různé regiony používaly různý způsob značení (Brůna et al. 2013).

Mnoho prací, které se věnují disturbancím, písemné zdroje nějakým způsobem využívá, ať už k potvrzování svých dat, či zpřesnění některých informací (Zielonka et al. 2010; Holeksa et al. 2016; Čada et al. 2016; Brůna et al. 2013).

3.2 Dendrochronologické metody

3.2.1 Princip dendrochronologie

Dendrochronologie je tradiční obor, který vznikl již na počátku 20. století, a který slouží k datování dřeva, založeného na analýze šířek letokruhů. Tuto metodu tedy nelze použít pro některé tropické dřeviny, které pod vlivem stálého klimatu přirůstají celý rok neměnně (Schweingruber 2007).

Letokruhy se skládají ze světlé, jarní části (*early wood*), tvořící se ze začátku vegetační sezóny a tmavé, letní části (*late wood*), která přirůstá později. Každá část je složena z jiného typu buněk, což můžeme pozorovat pouhým okem jako různě barevné pruhy na průřezu kmene. Světlou část tvoří buňky velké a tenkostěnné, zatímco tmavá část obsahuje buňky s tlustou buněčnou stěnou a celkově menším průměrem. Vliv na to, jaký typ buněk se bude tvořit, má především dostupnost vody, teplota, či případná zranění stromu (Wimmer 2002). S tím, jak se v průběhu vegetační sezóny zvyšuje teplota a snižuje dostupnost vody, dochází k postupnému, či velmi razantnímu přechodu ze světlé části na tmavou. Tyto přechody jsou druhově specifické a závisí také na vnějších, ekologických faktorech (Schweingruber 2007).

Ke studiu letokruhů se používají nejčastěji vzorky v podobě vývrty kmene. Tyto vývrty, válečky široké asi 5 mm, se odebírají pomocí speciálního dutého vrtáku nazývaného Presslerův přírůstkový nebozez a jedná se o šetrnou metodu, která strom obvykle nijak nepoškodí. Při odběru vzorků je důležité, aby se vrtalo kolmo na osu stromu a nedocházelo tak ke zkreslení letokruhů. Pokud chceme znát celou historii stromu, je také důležité trefit se vrtákem přímo do středu kmene. Tyto vývrty se následně v laboratoři vysuší, zbrousí a vyleští a pomocí mikroskopu a speciálního programu změří a odatují (Kyncl and Kyncl 2002).

Někdy se jako vzorky používají celé průřezy kmene ve tvaru kotouče. Tato metoda vyžaduje obvykle pokácení stromu a je tedy méně využívanou technikou. Po disturbanci, která zanechá na ploše mrtvé a zlomené stromy, je však možné odebrat kotouče z pozůstalých pařezů, jako bylo provedeno například ve Vysokých Tatrách po rozsáhlé větrné disturbanci (Holeksa et al. 2016). Z těchto vzorků se dá lépe vypožorovat například asymetrické přirůstání stromu, či odhalit požárová jizva, která obvykle bývá pouze na části kmene a která by ve vývrtnu nemusela být přítomna (o požárových jizvách viz 3.2.2).

Dendrochronologii můžeme využít při studiu živého i mrtvého dřeva, a je tedy mimo ekologii využívána i archeology a historiky, kteří tak datují staré dřevěné výrobky, často krovy, či jiné pozůstatky dřevěných staveb (Kyncl and Kyncl 2002).

3.2.2 Využití dendrochronologie při studiu disturbancí

Dendrochronologické metody pro studium disturbancí závisí na proxy datech získaných z jedinců, kteří disturbanci přežili, nebo z těch, kteří vyrostli ihned po narušení (Čada et al. 2020). Studuje se historie konkrétního jedince a metoda je tedy omezená pouze na jednu generaci stromů, která bývá dlouhá obvykle stovky, výjimečně tisíce let. Na druhou stranu je to metoda velice přesná, která dokáže rozklíčovat informace o každém jednotlivém roku (Kuosmanen et al. 2020).

Jelikož počet letokruhů obvykle odpovídá počtu let, které strom rostl, z odebraného vývrtnu můžeme dobře zjistit **absolutní věk** stromu. Není to sice nejdůležitější informace, kterou pro studium disturbanční historie potřebujeme, ale i tak ji můžeme využít, a to zejména tehdy, pokud na studované ploše rostou podobně staré stromy. V přírodě bývají takové plochy výsledkem rozsáhlé, intenzivní disturbance, kdy najednou zmizela veliká plocha korunového patra a umožnila tak nástup mladým jedincům, vyčkávajících do té doby v diasporách (Lorimer and Frelich 1989).

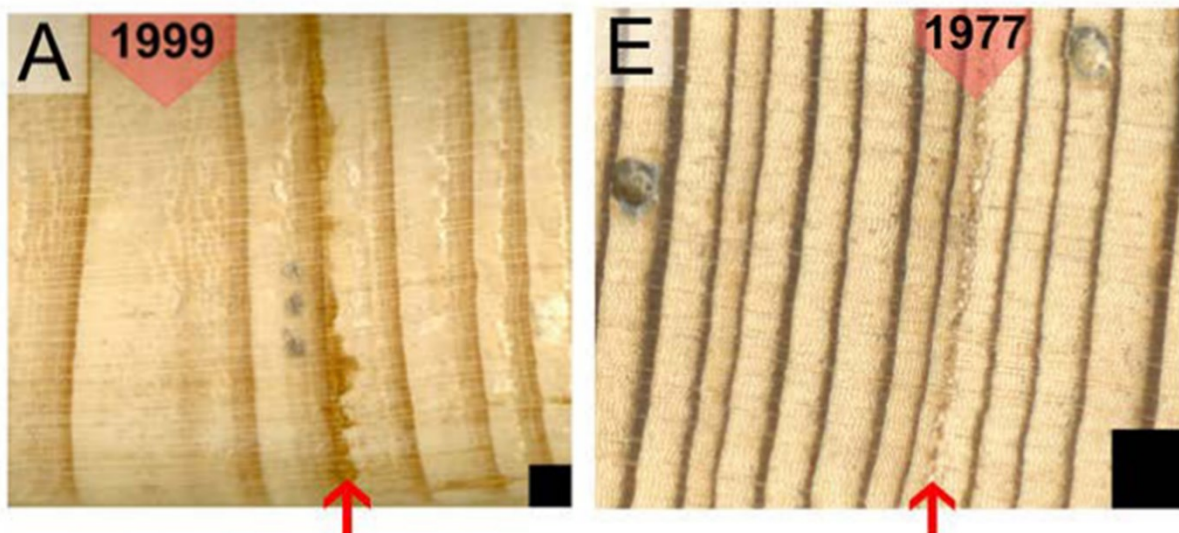
Mnohem větší význam má pro studium disturbančního režimu **porovnávání** jednotlivých letokruhů, respektive period uvolnění a potlačení, které poskytují informace také o disturbancích s malou a střední intenzitou (Black and Abrams 2003). Když je strom uvolněn, znamená to, že je v dobré kondici a dochází k rychlému přírůstu letokruhů, naopak v období, kdy je strom potlačen, tedy když roste v zástinu, či se nachází ve stresových podmínkách, jsou letokruhy úzké (Henry and Swan 1974). Uvolnění jedince může znamenat to, že se strom vymanil z konkurence, tedy že dorostl korunového patra a potlačil své okolní konkurenty, či že byla konkurence odstraněna vnějším zásahem, a tedy došlo k disturbanci. Pokud se letokruhy rozšiřují náhle po letech potlačení, a přírůst je od té doby stabilní, lze předpokládat, že došlo k úmrtí okolních stromů, dominant, dosahujících v té době korunového patra, které jedinci stínily a došlo tak k jeho **uvolnění**. Pokud strom vykazuje rychlý přírůst ve svých prvních letech, lze předpokládat, že vyrostl po disturbanci, která způsobila otevření zástinu a umožnila tak jedinci **rychlý start** (Svoboda et al. 2014; 2012). Pomocí takového srovnávání určíme nejen rok, kdy disturbance zasáhla, ale také vlastnosti celého disturbančního režimu dané plochy.

Můžeme tím zjistit intenzitu disturbance (kolik procent korunového patra bylo odstraněno), velikost zasažené plochy, a také v jakém intervalu se disturbance vracely (Lorimer and Frelich 1989; Čada et al. 2016).

Dalším signálem, který se dá použít pro identifikaci disturbance, je produkce **reakčního dřeva** (Holeksa et al. 2016). Stromy toto dřevo tvoří v situacích, kdy dojde k náklonu či ohybu kmene, tedy obvykle při působení extrémně silného větru, čímž se vyrovnávají zpět do svislé polohy. U jehličnanů se tomuto specifickému dřevu říká tlakové (*compression wood*), které asymetricky přirůstá na spodní straně kmene, u listnatých stromů je to tahové dřevo (*tension wood*), které přirůstá naopak na svrchní straně nakloněného stromu (Westing 1965). Od běžného dřeva se liší anatomickou stavbou a je tak dobře rozeznatelné pod mikroskopem. *Compression wood* má například kulatější tracheje s tlustší buněčnou stěnou, či větší podíl ligninu a buňky pod mikroskopem jsou tím pádem kulatější a tmavší (Connors 2001). *Tension wood* se od normálního dřeva liší především třetí, silnou buněčnou vrstvou v buňkách xylému, nazývanou díky její gelové struktuře jako „*G-layer*“, kterou tvoří především celulóza bez přítomnosti ligninu (Pilate et al. 2004). Produkce reakčního dřeva (v této studii *compression wood*) začíná ihned po nějakém stresovém zásahu, který způsobí vychýlení jedince z jeho původní svislé polohy, a na letokruzích je tedy změna vidět okamžitě, podle Kwona et al. (2001) do 15 dnů od zásahu. Rok, kdy došlo k přirůstu reakčního dřeva tak může být rokem, kdy došlo k větrné disturbanci, jelikož v tu chvíli byly stromy buď zcela vyvráceny, nebo se z náklonu narovnal právě produkcí tohoto anatomicky odlišného dřeva (Dunham and Cameron 2000). Pomocí této metody můžeme zjistit velice přesný čas disturbance, a také její příčinu (vítr), nicméně z ní nedokážeme vypožorovat, jak velká disturbance byla, jelikož signál se projevuje i u malých, velice lokálních poškození, vztahujících se třeba jen na jediný strom. Při letokruhové analýze z dendrochronologických vývrtů je navíc reakční dřevo často zaměňováno s uvolněním, jelikož v obou případech dochází k rozšiřování letokruhů. Je proto nezbytné porovnávat tento přístup i s dalšími proxy daty (Holeksa et al. 2016).

Dendrochronologii lze použít i pro rekonstrukci požárů. A to v tom případě, pokud oheň projde skrz kůru a naruší kambium. Kambium má schopnost se po jeho přerušení, není-li příliš rozsáhlé, opět spojit a v místě spojení vytvořit jizvu. Jizvy nemusí být způsobené pouze požáry, nicméně **požárové jizvy** mají určitá specifika, jako je například zčernalý okraj letokruhu (Rowe and Scotter 1973) a dají se tak dobře detekovat pod mikroskopem. Zkoumání požárových jizev v letokruzích má však několik komplikací, které je třeba brát v potaz při odebírání vzorků i při

samotné analýze. Je například časté, že jizvy na kmene nejsou rozmístěny rovnoměrně – jejich výskyt se liší jak ve vertikálním, tak i horizontálním směru. Variabilita ve vertikálním směru je způsobena tím, že požáry jsou nejintenzivnější u země, kde mají dostatek paliva – biomasy k jejich živení. Horizontální zase tím, že oheň nemusí strom vždy zasáhnout ze všech stran, například pokud v té době převažuje jeden směr větru, či pokud je strom nakloněn ve svahu (Dieterich and Swetnam 1984). Může se tedy stát, že v odebraném vývrtu pouze z jedné strany, či pouze z jedné úrovně kmene, nebude jizva vůbec přítomná, zatímco pokud by se vrtalo ze strany druhé, či v jiné výšce kmene, jizva v letokruzích by se našla. Nejen jizvy, ale i další anatomické výchyly jsou při letokruhovém analýze stromů zasažených požárem pozorovány. Může to být například vrstvička buněk letního, tmavého dřeva v jarní, světlé části letokruhu či naopak buňky jarního dřeva v letní části letokruhu. Takovýto jev se nazývá jako IADF= *intra annuals density fluctuations* a jedná se o výchylku v xylogenezi (De Micco et al. 2016). K té dochází z mnoha různých příčin, mezi něž patří i zastavení fotosyntézy kvůli defoliaci způsobené požárem (Schweingruber 2007). Další takovou strukturou, specifickou pro poškozené dřevo, jsou **traumatické pryskyřičné kanálky**. Mnoho druhů si pryskyřici tvoří přirozeně, jako ochranu proti patogenům či mechanickým poškozením. Studie však ukazují, že také druhy, které za normálního stavu pryskyřičné kanálky nemají, umí tuto strukturu vytvořit jako reakci na proběhlý požár (Brown and Swetnam 1994). Pod mikroskopem lze v tomto případě pozorovat prosakující pryskyřici skrze dřevo, což se jeví jako tmavěji zbarvené letokruhy, či jako samotný průřez pryskyřičnými kanálky (viz Obrázek 1). Pryskyřice se tvoří i několik let od požáru, a je tedy nezbytné ověřit si nalezená data i pomocí dalších metod, které lépe určují rok proběhlého požáru (Carroll et al. 2018). Dendrochronologie má tedy při studiu disturbancí široké využití, je však nezbytné kombinovat jednotlivé přístupy dohromady a navzájem porovnávat nalezená data.



Obrázek 1: Pryskyřice jako projev požáru

Pryskyřice v letokruzích Sequoia sempervirens. Datum udává rok požáru, červená šipka ukazuje na jeho projev a černý čtverec vpravo dole udává měřítko 1 mm. Na obrázku A můžeme vidět prosakující pryskyřici skrze dřevo dva roky po požáru, na obrázku E průřez pryskyřičnými kanálky v pozdním dřevě téhož roku, kdy vypukl požár. Převzato a upraveno z: (Carroll et al. 2018).

3.3 Paleoekologické metody

Paleoekologické metody čerpají informace o charakteru prostředí a v něm proběhlých událostech ze **subfossilních nálezů** uložených v sedimentárním záznamu (Seppä 2018). Jako subfossilní označujeme ten materiál, který ještě neprošel celým procesem fosilizace, se kterým ale pracujeme obdobně, jako s pravými fosiliemi.

Proxy data získávaná paleoekologickými metodami nás informují o proběhlé disturbanci přímo (například zbytek uhlíků je důkazem proběhlého požáru), anebo nám poskytují informace o klimatu, které v minulosti panovaly. Jak už bylo popsáno výše, klima je jedním z hlavních faktorů ovlivňující vznik a průběh disturbancí a jeho rekonstrukce tak často koreluje s rekonstrukcí disturbančního režimu (Seidl et al. 2017).

Základní postup je pro všechny paleoekologické metody stejný – odebere se sedimentární vrt pomocí speciálních vrtáků. Z něj se ve vrstvách odebírají vzorky, které se dále upravují podle potřeb jednotlivých metod a získává se z nich požadovaný subfossilní materiál. Vyčištěný produkt se sleduje a identifikuje pod světelným či elektronovým mikroskopem. Výška jednotlivých vrstev i množství odebraného materiálu závisí na konkrétním přístupu, metodě a lokalitě. V některých lokalitách jsou sedimentární vrstvy ukládány pravidelně každý rok a ty potom mohou vypovídat o změnách s přesností na roky (Clark and Royall 1995).

Obvykle je ale ukládání sedimentu nepravidelné. Abychom mohli určit absolutní stáří jednotlivých vrstev, je proto potřeba vzorky datovat. Nejvíce využívané je **radiokarbonové datování**, které je založeno na nestabilním izotopu uhlíku ^{14}C , pomocí něhož se datují delší časové škály. Pro recentnější sedimenty se potom využívá datování založené nejčastěji na izotopu ^{210}Pb (Walker 2005).

Abychom ze subfosilií mohli vyvozovat informace o prostředí, používáme metodu **přenosových (transferových) funkcí**. Tato metoda statisticky popíše vztah recentního organismu k proměnné prostředí (například k teplotě či srážkám) a aplikuje ho na subfosilní záznam organismů. Výsledkem je kvantitativní rekonstrukce dané proměnné v čase (Sachs et al. 1977).

Paleoekologie je široký obor, který zkoumá mnoho různých proměnných prostřednictvím mnoha různých typů mikro i makro fosilií. Fosilizovat můžou schránkaté řasy, prvoci, živočichové, jejich vajíčka, rostliny, spory hub, a mnoho dalších skupin (Cook et al. 2011). Níže uvádím pouze několik příkladů metod, které se nejčastěji využívají při studiu disturbancí.

3.3.1 Pyl

Pylová zrna jsou mikroskopické jednobuněčné struktury (obvykle mezi $15\mu\text{m}$ a $100\mu\text{m}$), ze kterých se později vytváří samčí gametofyt a jejichž cílem je proto dopadnout na samičí pohlavní orgány, čímž může dojít k oplození a vzniku semene. Aby se zvýšila šance, že k tomuto procesu dojde, produkuje rostlina ohromné množství pylu. Jediná desetiletá borovice může za rok vyprodukovat až 350 milionů pylových zrn. Pouze minimální množství doletí k žádanému cíli. Většina z nich dopadne na zem, kde dojde k jejich rozkladu. Část z nich však může doletět do prostředí, v němž se ve vrstvách zakonzervují. Takovým prostředím je například rašelina či dno jezera, kde panují anoxické podmínky a kde téměř neprobíhají mikrobiální rozkladné procesy. V jednom cm^3 jezerního sedimentu se tak běžně nachází 10^3 – 10^5 fosilních pylových zrn (Seppä 2013).

Hledání sedimentárních pylových zrn je základní metodou pro rekonstrukci rostlinné skladby ekosystémů v historii. Jejím zakladatelem je švédský geolog Lennart von Post, který již roku 1916 objevil, že jelikož jsou pylová zrna druhově specifická, může jejich určováním ve vrstvách rašeliny charakterizovat druhovou skladbu lesa v průběhu času (Birks et al. 2016). Základním předpokladem pro využití pylové analýzy v paleoekologii je fakt, že rostlinné druhy

jsou v čase ekologicky stabilní, tedy že nemění své stanovištní nároky. Na měnící se ekologické podmínky, nejčastěji v důsledku klimatu, místo toho reagují migrací do geografických poloh, která nabízejí odpovídající stanoviště a z pylových záznamů se tak dá rekonstruovat nejen druhové složení vegetace, ale také podmínky prostředí (Willis and Macdonald 2011). Migrace rostlin je nicméně pomalá. Trvá až stovky let, než se rostlinné společenstvo v důsledku klimatické změny promění, a tak odráží spíše dlouhodobé změny, než kratší klimatické výkyvy (Bradley 1999).

Změny vegetace tedy často odráží změnu klimatu, ale také proběhlou disturbancí. Pokud se například v pylovém záznamu najednou přestane objevovat smrk na úkor jiných druhů, můžeme odvodit, že proběhla kůrovcová kalamita, jelikož kůrovec je hostitelsky specifický (Morris et al. 2010). Dynamika lesa a malé, lokální disturbance se dají sledovat také skrze otevření stromového patra. Pokud v blízkosti sledovaného rašeliniště či jezera vznikne „díra“ v porostu, může přilétnout větší množství různých pylových zrn a v sedimentu lze potom najít rozmanitější taxonomické zastoupení. Některé druhy rostlin (např. *Plantago*, *Rumex*, *Urtica* či *Calluna*) slouží také jako indikátory vlivu člověka. Jsou uzpůsobené pastvě, častým disturbancím nebo třeba půdám bohatým na dusík a fosfor (Moore et al. 1991).

Pro zaznamenání změn vegetace v minulosti se používá pylový diagram, který porovnává celkový počet nalezených zrn jednotlivých druhů. Jedna z komplikací, která se při interpretaci diagramu musí brát v potaz je fakt, že neexistuje přímá úměra mezi počtem pylových zrn v záznamu a četností odpovídajících rostlin. Obecně, různé druhy produkují různé množství pylu a jejich výskyt v sedimentech je tímto ovlivněn. Také další faktory hrají roli v této nerovnováze. Druhy, které jsou anemogamní (pylová zrna jsou roznášena větrem) jsou v sedimentech zastoupeny více, než druhy entomogamní (pylová zrna jsou roznášena hmyzem), které se v záznamech často vůbec nevyskytují. Některá pylová zrna jsou navíc méně odolná a v sedimentech tak brzy dochází k jejich rozkladu (např. rod *Populus*) (Prentice 1988). Do diagramu je také potřeba započítat velikost potenciální zdrojové plochy. Předpokládá se, že velikost jezera či rašeliny, ze které se odebírá vzorek, koreluje s velikostí zdrojového prostoru, ze kterého pyl mohl přilétnout. Malé rašelinné čocky tedy budou obsahovat informace o lokálním prostředí, zatímco z velkých jezer čerpáme záznamy o velkoplošných změnách. Tuto úměru však ovlivňuje například hmotnost pylových zrn, ale také morfologie krajiny či hustota okolních stromů, bránící pylu v šíření (Sugita 1993; Bunting et al. 2008).

Ačkoliv bylo navrženo mnoho modelů, které tyto komplikace eliminují, pylová analýza bude oproti jiným paleoekologickým metodám vždy prostorově nepřesná.

3.3.2 Uhlíky

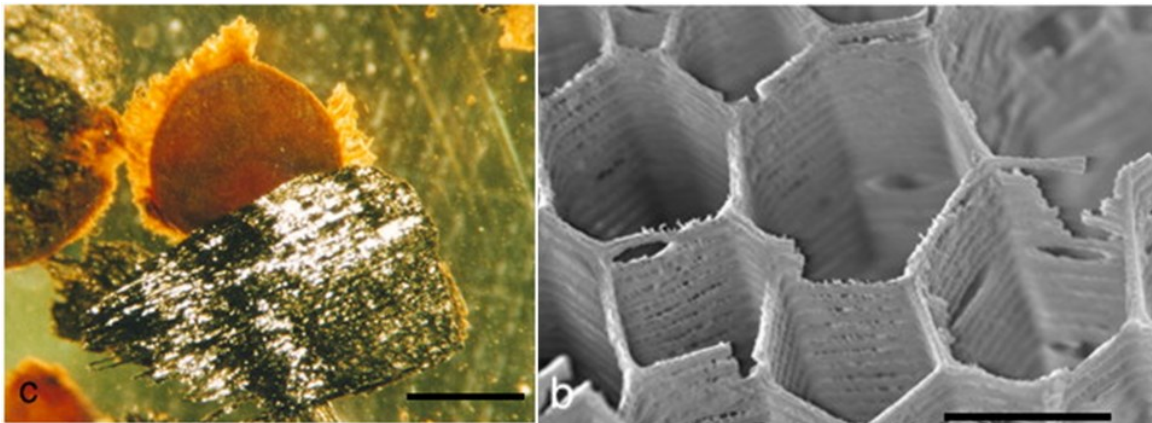
Uhlíky (*charcoal*) jsou materiálem vzniklým nedokonalým hořením za absence kyslíku (tzv. pyrolýzou). Chemické i fyzikální vlastnosti uhlíku závisí na původním materiálu, na teplotě žáru a přístupu kyslíku během hoření. Při příliš vysokých teplotách vznikají plynné produkty a submikroskopické částičky, zatímco při nízkých teplotách vznikají veliké a příliš reaktivní kousky. Pro paleoekologii se tedy nejvíce využívá zbytků vzniklých někde uprostřed této škály, které jsou dobře pozorovatelné mikroskopem a zároveň příliš nepodléhají rozkladu, tedy jsou zachovalé v sedimentu (Bird 2013). Nejstarší nalezený uhelnatý zbytek vznikl již v siluru, je tedy skoro stejně starý, jako jsou nejstarší suchozemské rostliny a je důkazem, že požáry vegetaci již od počátku nějakým způsobem ovlivňovaly (Scott and Glasspool 2006).

Ačkoliv mohou být uhelnaté různé materiály, jako jsou listy, stonky, plodnice hub i různé druhy spor, často v sedimentu nacházíme neprůhledné, oblé kousky shořelého dřeva, které naznačují proběhlý lesní požár (viz Obrázek 2). Pokud jsou dostatečně velké, dokážeme z nich mimo to určit druh uhelnaté rostliny a je to navíc jeden z nejlepších materiálů pro radiokarbonové datování, což dělá uhlíky nezávislými proxy daty pro přítomnost požáru a pro vegetační pokryv v dané době. Uhlíky můžeme používat také pro rekonstrukci klimatu. Někdy se v uhelnatém dřevě zachovávají části letokruhů, ze kterých potom dokážeme klima alespoň částečně odhadovat (Scott 2010). Používá se také stabilních izotopů uhlíku ^{13}C a ^{12}C , respektive poměru mezi nimi, označovaném jako $\delta^{13}\text{C}$. To, jaký poměr těchto dvou izotopů bude rostlina mít, je totiž ovlivněno mimo jiné teplotou a dostupností vody během života rostliny. V uhelnatých či fosilních rostlinách by tento poměr měl být zachován. Je ovšem potřeba dalších studií, jelikož faktorů ovlivňujících chemickou stavbu rostliny je mnoho a nejsou ještě dostatečně prostudovány (Van Bergen and Poole 2002).

Pokud v sedimentu nalezneme uhlíky, víme sice, že proběhl požár, nemůžeme však s jistotou určit jeho polohu. Ta se dá odhadovat podle velikosti uhlíků. Obecně se dá říct, že malé, **mikroskopické uhlíky** se větrem mohou roznést daleko, a proto dokazují spíše regionální požáry, zatímco velké, **makroskopické uhlíky** zůstávají v blízkosti ohniska a jsou tedy vhodnými proxy daty pro výskyt lokálních požárů (Clark 1988). Toto tvrzení je však zjednodušené. Je třeba počítat s určitým zkreslením, jelikož malé částičky jsou hůře

detekovatelné, navíc se mohou ztratit při třídění skrze síto a jejich množství je tak často podhodnoceno (Clark and Royall 1995). Vzdálenost, na kterou se uhlíky při požáru roznesou, záleží navíc také na intenzitě požáru, síle a charakteru větru v daný okamžik a na tvaru a hustotě částic a je potřeba zahrnout i tyto faktory do odhadování polohy požáru (Vachula and Richter 2018). Na druhou stranu bylo potvrzeno, že části větší než 0,5 mm jsou větrem téměř neroznášeny a pokud jsou v sedimentu tak velké uhlíky přítomny, nemohlo se stát, že byly přivátý z větší vzdálenosti a jsou tak jasným důkazem potvrzujícím lokální požár (Ohlson and Tryterud 2000). Je ale potřeba brát v potaz i fakt, že uhlíky mohou být splaveny vodou z velkých vzdáleností. Často se však vodou přenášené části dokážou rozpoznat a ze vzorku eliminovat (Scott 2010).

Abychom mohli říct o proběhlém požáru víc, je potřeba zkombinovat tuto metodu s dalšími proxy daty. Porovnáním s pylovou analýzou můžeme například zjistit, zda po požáru došlo ke druhové změně vegetace, či zda byla vegetace ovlivněna jen minimálně, a z toho odvodit intenzitu proběhlého požáru (Kuosmanen et al. 2020).



Obrázek 2: Uhlíky pod mikroskopem

Obrázek vlevo ukazuje zuhelnatělý kus dřeva pod světelným mikroskopem. Měřítka: 1 mm. Na obrázku vpravo jsou tracheje plavuně (*lycopsida*) pod elektronovým mikroskopem. Měřítka: 500 μ m. Převzato a upraveno z (Scott 2010).

3.3.3 Hmyz

Jednou ze skupin, nacházejících se často v sedimentu, je hmyz (*Insecta*). Tělo hmyzu je kryto vnější kostrou, která je vůči rozkladu velmi rezistentní a je navíc dostatečně komplikovaná na to, aby byla dobrým morfologickým klíčem pro určování druhů (Coope et al. 1977). Stejně jako rostliny, také hmyz je ekologicky „věrný“ a na změnu podmínek prostředí či

klimatu reaguje migrací do jiných geografických poloh. Většina hmyzu má křídla, která mu umožňují migrovat na obrovské vzdálenosti a také rychlost jejich migrace je několikanásobně vyšší než u rostlin. Celé společenstvo se dokáže při změně podmínek druhově obměnit už za 10 let (Howden and Scholtz 1986). Jsou proto jedním z nejcitlivějších terestrických indikátorů pro rekonstrukci klimatu (Coope et al. 1977). Častou skupinou, která se v paleoekologii používá jsou brouci (Coleoptera). Jelikož se jedná o ekologicky rozmanitou skupinu a mnoho druhů má relativně úzkou ekologickou niku, dá se pomocí jejich druhové skladby dobře rekonstruovat měnící se charakter prostředí a také vliv člověka na krajinu (Schafstall, Whitehouse, et al. 2020).

Pro studium disturbancí jsou pak nejdůležitější skupinou brouků kůrovci (*Scolytidae*). Ty se ve fosilním záznamu nacházejí již od posledního zalednění (cca 14 000 cal BP) a lze pomocí nich proto rekonstruovat kůrovcové kalamity ještě před tím, než byly lesy ovlivněny člověkem. Na rozdíl od většiny ostatního hmyzu, kůrovci příliš nemigrují. Mimo svého hostitele přežívají jen velice krátkou dobu, a proto nikdy nelétají daleko od napadených stromů. Vždy se navíc drží ve skupinách a jsou proto velmi lokálními ukazateli probíhající gradace. Pokud bychom chtěli zjistit kůrovcovou dynamiku na větších plochách, je potřeba odebrat vrty z několika míst, a to relativně blízko u sebe (Schafstall 2020).

Také různí kůrovci se navzájem liší svými ekologickými nároky. Přítomnost kůrovců patřící mezi primární škůdce většinou značí kůrovcovou kalamitu, zatímco přítomnost pouze sekundárních kůrovců reflektuje velké množství již uhynulého dřeva a jsou tedy zpožděným signálem pro již proběhlou disturbanci (Schafstall, Kuosmanen, et al. 2020). Ne vždy je navíc jejich hostitelem pouze smrk. Mnoho druhů je vázáno například na borovice či jedle a jejich nálezy v sedimentech tak mohou značit druhové složení lesa a jeho stádium sukcese.

Při studiu krajinné historie pomocí kůrovců ale nastávají i určité komplikace. Jako každý materiál, tak i chitin, který je hlavní složkou jejich vnější kostry, podléhá degradaci. Starší nálezy jsou proto často již zcela neurčitelné. Kůrovců je také, například oproti pylu, mnohem méně, a tak mohou často v sedimentu zcela chybět. Jelikož nejsou příliš mobilní, málokdy během jejich života dopadnou na hladinu vodní plochy. Proto je jejich studium z jezerních vrtů v tomto ohledu zkreslené a lepším zdrojem by měla být spíše menší, v lesích ukrytá rašeliniště. Ta mají navíc stabilnější, kyselé pH, což lépe prospívá konzervaci materiálu (Morris et al. 2015).

Propojením s dalšími proxy daty, jako jsou uhlíky po požáru či pyl značící složení vegetace, má i tato metoda velký potenciál v odkrývání disturbanční historie.

3.3.4 Krytenky

Krytenky (*Acrellinida*) jsou amébní schránkaté organismy patřící do skupiny Protista. Jejich tělo tvoří jednokomůrková schránka a z ní vybíhající panožky sloužící k pohybu. Najdeme je v nejrůznějších sladkovodních a vlhkých terestrických stanovištích, například v zamokřených lesních půdách, kde se živí především jinými jednobuněčnými organismy a houbami a přispívají tak ke koloběhu živin v půdě (Meisterfeld and Mitchell 2008). Jejich hlavním prostředím jsou ovšem rašeliniště, kde mohou tvořit až polovinu mikrobiální biomasy (Gilbert et al. 1998).

Právě jejich druhově specifické schránky jsou pro paleontology a paleoekology důležité, jelikož jsou velmi rezistentní vůči rozkladu a nacházíme je tak ve fosilních záznamech pocházejících již z devonu (Strullu-Derrien et al. 2019). Schránky vznikají třemi různými způsoby. Jsou za A) organického původu, za B) aglutinované, tedy složené z drobných anorganických zrníček, například písku či úlomků schránek rozsivek spojených tmelem, který vylučuje sama krytenka, nebo za C) sekreční, nejčastěji vápnité nebo křemité (Holcová 2004). Při studiu fosilních krytenek se podle schránky nemusí určovat pouze druhy, ale přímo také jejich ekologické nároky. Určité rysy schránek, jako například jejich tvar, velikost, materiál, počet a tvar otvorů a mnoho dalších korelují s charakterem prostředí a mohou tak značit třeba jeho úživnost, pH, či zamokření (viz Obrázek 3). Jako příklad uvedu jednoduchou korelaci u terestrických druhů krytenek mezi tvarem jejich schránky a suchým prostředím. Úzká a placatá schránka značí suché prostředí, jelikož takový tvar se lépe vejde i do tenké vrstvy vody, která se drží například na mechu či jiné vegetaci, zatímco druhy s kulatou schránkou by v takovém prostředí zahynuly (Marcisz et al. 2020).

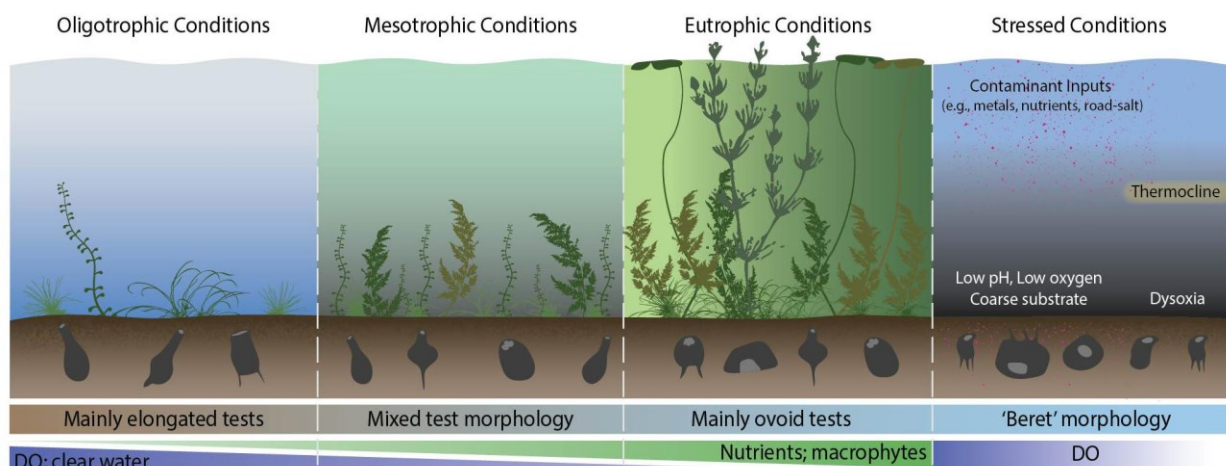
Další charakteristikou skupiny, která je pro použití v paleoekologii klíčová, je její kosmopolitní rozšíření. Jsou to organismy malých rozměrů, a tak je jejich transport, například větrem, relativně snadný. Část svého života navíc přežívají v odolných cystách, které se snadno přichytí na nohy vodních ptáků a jsou takto přenášeny na velké vzdálenosti (Charman 2001). S tím souvisí také jejich rychlost rozmnožování. Množí se obvykle nepohlavně, jednou za 6–11 dní, a tak stačí pouze malé množství jedinců k tomu, aby kolonizovali nové území a založili v něm populaci (Holcová 2004).

K oddělení hlavních fylogenetických linií došlo velmi dávno, nové studie ukazují že již před 730 miliony let, a předpokládá se, že už v té době měly skupiny podobné ekologické

nároky jako jejich recentní zástupci (Lahr et al. 2019). Krytenky navíc na změnu prostředí reagují velice rychle, což je dělá velmi citlivými indikátory prostředí (Buttler et al. 1996).

Krytenky jsou díky jejich schránkám a dalším jmenovaným vlastnostem vhodným zdrojem proxy dat k doplnění určitých charakteristik prostředí, jako je jeho vlhkost, pH, eutrofie, kontaminace kovy, či salinita (Marcisz et al. 2020), z čehož právě vlhkost a hloubka podzemní vody se zdá jako nejdůležitější faktor, na jehož změnu tyto organismy reagují nejvíce. Nejčastěji se krytenky využívají při rekonstrukci hydrologického režimu rašelinišť. Studují se zejména vrchoviště, které jsou syceny pouze srážkovou vodou a změny v druhovém zastoupení krytenkového společenstva tak zrcadlí přímo změny v klimatu (Charman 2001). Umí ale odrážet i velké změny v nadzemní vegetaci jako například masivní odlesnění. Ukazuje se, že pokud chybí nadzemní vegetace držící na povrchu rašeliny vlhkost, rašeliniště má větší tendenci vysychat, a to se pak projevuje ve změně krytenkového společenstva nezávisle na klimatu (Valentine et al. 2013). Pomocí těchto úvah by mohly být krytenky použity nejen pro rekonstrukci klimatu, ale i některých disturbancí. Je však potřeba dalších proxy dat pro odlišení těchto signálů. Na druhou stranu, k zachování vlhkosti povrchu rašeliny a zmírnění vlivů způsobujících vysychání, stačí i ležící mrtvé dřevo (Vickery 2006), které například při větrných disturbancích v lesích zůstává. Je tedy potřeba pro potvrzení těchto úvah více studií. Stále častěji se krytenky využívají také jako bioindikátory při obnově rašelinišť, zejména ve Velké Británii (Valentine et al. 2013).

Využití krytenek při rekonstrukci klimatu a prostředí má však kromě vyjmenovaných výhod i řadu komplikací. U mnoha druhů byla například pozorována fenotypová plasticita i kryptická diverzita a obecně je to skupina z taxonomického hlediska komplikovaná (Medioli et al. 1987). Je také pravděpodobné, že ne všechny schránky se v rašeliništi konzervují stejně dlouho. Některé typy schránek, zejména schránky křemité, degradují při nízkém pH a suchých podmínkách rychleji než typy jiné, a proto se hlouběji ve vrstvách rašeliny postupně ztrácí (Payne 2007). Další experimenty a také základní taxonomický výzkum je nezbytný pro lepší využití této rozmanité prastaré skupiny.



Obrázek 3: Různé schránky krytenek v rozdílných podmínkách prostředí

Příklad funkčního uzpůsobení schránky ve vztahu k úživnosti jezera. DO: dissolved oxygen. Převzato z: (Marcisz et al. 2020).

4 Srovnání metod

Ke studování disturbančního režimu využíváme různých metod, jejichž princip jsem popsala v předešlých kapitolách. Jelikož nám každá z nich poskytuje trochu jiné informace, ke komplexnímu znalostem o lesní dynamice je potřeba využít jejich kombinaci. Vlastnosti metod shrnuji v Tabulka 1, která je zobrazena na konci této kapitoly.

Dendrochronologické metody sledují změny v rámci jedné generace stromů, to znamená obvykle několik stovek let starou historii. Oproti ostatním paleoekologickým metodám je to relativně krátká doba, na druhou stranu má vysoké rozlišení – z letokruhů můžeme určit přesný rok, kdy ke změnám podmínek došlo. Jelikož je pozice stromu, ze kterého je vzorek odebírán, neměnná, můžeme určit zcela přesně, kde se disturbance vyskytla. Pro určení velikosti plochy, kterou disturbance zasáhla, je potom potřeba porovnávat data z různých jedinců (Kuosmanen et al. 2020). Dendrochronologie obvykle nedokáže rozpoznat, který činitel disturbanci způsobil (Svoboda et al. 2014).

Paleoekologická data vypovídají oproti těm dendrochronologickým vždy o větší ploše a zaznamenávají tedy méně lokální disturbance. Velikost plochy se odvíjí od schopnosti daného materiálu se přemisťovat. Některá pylová zrna umí například doletět i tisíce kilometrů od zdroje (Prentice 1988), zatímco kůrovci se obvykle nevzdalují od poškozeného stromu více než pár desítek metrů a jsou ukazateli velice lokálních disturbancí (Schafstall 2020). U uhlíků záleží především na jejich velikosti, která koreluje se vzdáleností zdroje a z níž se dá vyvodit, zda se jednalo o místní či vzdálenou disturbance. Krytenky žijí izolovaně ve vodním prostředí, ve

kterém sice mohou migrovat, jsou ale limitovány jeho hranicemi. Reagují tedy na signály z jejich bezprostředního okolí (Booth 2002).

Informace získané paleoekologickými metodami zasahují mnohem hlouběji do minulosti. Fosilní či subfosilní materiál může být často starý i stovky milionů let. Pro studium disturbančního režimu a ekologických trendů mají však největší výpovědní hodnotu data od posledního zalednění, tedy z období holocénu (11 700 cal BP), jelikož v této době již nedocházelo k masivnímu ledovcovému zvětrávání a erozi a vrstvy sedimentu jsou tedy víceméně dobře zachovány (Walker 2005). Rozlišovací schopnost těchto metod už ale není tak přesná a směrem do minulosti klesá (Seppä 2018). Odvíjí se například od rychlosti sedimentace či množství subfosilního materiálu.

Všechny mnou jmenované metody nějakým způsobem rekonstruuji klima. Zde se výpovědní hodnota jednotlivých proxy dat liší především v době, která nastala mezi změnou klimatu a jejím projevem v sedimentárním či letokruhovém záznamu (tzv. zpožděním=*lag*) (Edvardsson et al. 2019). Pomocí dendrochronologie můžeme studovat i malé výkyvy klimatu, jelikož na ně strom reaguje okamžitě. Na druhou stranu tato metoda nevypovídá o dlouhodobých trendech. Také krytenky jsou, vzhledem k jejich vysoké rozmnožovací schopnosti, velice citlivými indikátory změn a mohou někdy odrážet až roční výkyvy (Charman 2001). Hmyz dokáže obměnit na základě změny klimatu svoje společenstvo během deseti let (Howden and Scholtz 1986). Pyl má tuto prodlevu nejdelší, změna rostlinného společenstva trvá obvykle celá staletí (Bradley 1999). Uhlíky nejsou příliš spolehlivými proxy daty pro klima, jelikož odrážejí nepřímo spíše dlouhodobý trend, a jejich výskyt je zatížen mnoha jinými faktory.

Problém v kombinaci metod může být nejen v různých prostorových a časových škálách a míře rozlišení, ale také v různé senzitivitě k síle disturbance. Taková disturbance, která způsobí pouze lokální prosvětlení porostu se například v letokruzích projeví výrazně, zatímco v celkové pylové produkci se vůbec neprojeví, jelikož ztráta pylu z uhynulých jedinců může být vykompenzována zvýšenou produkcí pylových zrn jedinců, kteří se vymanily ze zastínění (Kuosmanen et al. 2020).

Propojování paleoekologických metod navzájem je sice složité, jelikož ale všechny odráží podobnou časovou škálu, je pro rekonstrukci dynamiky lesa takovýto *multi-proxy* přístup někdy využíván. Většinou se takto zkoumá vzájemná interakce disturbančních činitelů, a to pomocí kombinace dvou, tří, méně často potom více paleoekologických metod (např.

Šamonil et al. 2018; Edvardsson et al. 2019). Minimum studií ovšem kombinovalo paleoekologické metody s metodami dendrochronologickými. Komplikací je především odlišná časová škála i přesnost rozlišení (Kuosmanen et al. 2020). Jejich propojení je proto stále výzvou pro další studie lesní dynamiky a rekonstrukce klimatu.

Tabulka 1: Srovnání metod

| | Prostorová přesnost | Časová škála | Proxy pro klima | Proxy pro disturbance | Poznámka |
|---------------------------|----------------------------|---------------------------|-----------------------------------|------------------------------|--|
| Dendro chronologie | <i>Absolutní</i> | <i>Stovky let</i> | <i>Ano-roční výkyvy</i> | <i>Vichřice, požáry</i> | <i>Většinou nerozliší druh disturb. činitele</i> |
| Pyl | <i>Kilometry</i> | <i>Stovky milionů let</i> | <i>Ano-pouze velké výkyvy</i> | <i>Obecně disturbance</i> | <i>Reflektuje pouze velké disturbance</i> |
| Uhlíky | <i>Kilometry</i> | <i>Stovky milionů let</i> | <i>Ano-spíše dlouhodobý trend</i> | <i>Požáry</i> | <i>Ve střední Evropě málo využívané</i> |
| Hmyz (kůrovci) | <i>Desítky metrů</i> | <i>Tisíce let</i> | <i>Ano-desetileté výkyvy</i> | <i>Kůrovcová disturbance</i> | <i>Problémy bývají v malém množství subfosilií</i> |
| Krytenky | <i>Absolutní</i> | <i>Stovky milionů let</i> | <i>Ano-až roční výkyvy</i> | <i>Sucho</i> | <i>Reagují i na pH či eutrofii prostředí</i> |

5 Závěr

Ve své práci shrnuji působení hlavních disturbančních činitelů – větru, požárů a kůrovce na dynamiku evropských lesních ekosystémů. Ačkoliv jsou lesní disturbance přirozený proces, který ve vegetaci působil vždy a za jakýchkoliv podmínek, ukazuje se, že v současné době roste jejich rozsah, frekvence a intenzita. Příčinou tohoto jevu je zejména měnící se klima, jelikož zvyšující se teplota a dlouhá suchá období uvádějí vegetaci do stresových podmínek, ve kterých se není schopná bránit vnějším činitelům. Takové klima navíc samo o sobě přispívá k častějšímu výskytu kůrovcových kalamit, požárů, i silnějších vichřic.

Disturbanční činitelé mají negativní vliv na jednotlivé stromy – dochází k jejich poničení či úplnému usmrcení. Na druhou stranu, z dlouhodobého hlediska pozitivně ovlivňují les jako celek – vytváří v něm mozaikovitost, což vede k ekologické stabilitě a odolnosti vůči dalším negativním vlivům. Dnes je lesní management v hospodářských lesích nastaven na potlačování přirozených disturbancí. V poslední době však evropské lesy postihla řada velkých disturbancí, které se člověku zcela vymkly z rukou. Příkladem může být současná kůrovcová kalamita, která ve vlnách trvá již téměř dvě desetiletí, a kterou se člověku stále nepodařilo eliminovat. Je tedy čím dál víc zřejmé, že je potřeba s disturbancemi počítat a spíše s nimi pracovat než se snažit o jejich potlačení, které není možné, a z ekologického hlediska ani žádoucí.

Abychom se mohli lépe připravit na budoucnost disturbancí v našich lesích, je potřeba důkladně prozkoumat jejich působení na lesní ekosystém v minulosti. Ve své práci popisují dnes již tradiční i méně časté metody, kterými dynamiku lesů můžeme studovat. Pomocí některých získáváme proxy data spíše o počasí a klimatu, některá dokazují přímo výskyt disturbance a některá určují, který konkrétní činitel disturbance způsobil. Ne všechna proxy data se však týkají stejné časové a prostorové škály a je tím pádem náročné propojovat jejich výsledky dohromady. Pokud by se však kombinace těchto metod podařila, dostali bychom komplexní přehled o tom, v jakých podmínkách se les v minulosti nacházel a jaký dopad měly tyto podmínky na celý ekosystém. Ačkoliv má takovýto *multi-proxy* přístup velký potenciál, proběhlo v Evropě zatím minimum studií, které ho využívají.

Metoda, která mě při psaní práce zaujala, a která se na našem území téměř nepoužívá, je studium sucha pomocí fosilního záznamu krytenek. Sucho rostlinám působí fyziologický stres a pokud trvá příliš dlouho, může přímo zavinit jejich úhyn. Je to tedy faktor, který akceleruje disturbance a zároveň se v extrémním případě samo může stát disturbančním

činitelem, a proto je rekonstrukce suchých let důležitou součástí studia lesní dynamiky. Této metodě bych se chtěla dále věnovat i během svého magisterského studia a její výsledky srovnávat s dalšími získanými proxy daty.

6 Použité zdroje

- Adams, Aaron S, Frank O Aylward, Sandye M Adams, Nadir Erbilgin, Brian H Aukema, Cameron R Currie, Garret Suen, and Kenneth F Raffa. 2013. "Mountain Pine Beetles Colonizing Historical and Naive Host Trees Are Associated with a Bacterial Community Highly Enriched in Genes Contributing to Terpene Metabolism." *Applied and Environmental Microbiology* 79 (11): 3468–3475.
- Ahlgren, Clifford E . 1960. "Some Effects of Fire on Reproduction and Growth of Vegetation in Northeastern Minnesota." *Ecology* 41 (3): 431–45.
- Allen, Craig D, David D Breshears, and Nate G Mcdowell. 2015. "On Underestimation of Global Vulnerability to Tree Mortality and Forest Die-off from Hotter Drought in the Anthropocene." *Ecosphere* 6 (8).
- Bergen, Pim F. Van, and Imogen Poole. 2002. "Stable Carbon Isotopes of Wood: A Clue to Palaeoclimate?" In *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 182:31–45. Elsevier.
- Berryman, Alan A., Kenneth F. Raffa, Jeffrey A. Millstein, and Nils Chr. Stenseth. 1989. "Interaction Dynamics of Bark Beetle Aggregation and Conifer Defense Rates." *Oikos* 56: 256–63.
- Bird, M I. 2013. "Radiocarbon Dating- Charcoal." In *Encyclopedia of Quaternary Science*, edited by Elias, 353–59. Cairns.
- Birks, H John B, Hilary H Birks, and Brigitta Ammann. 2016. "The Fourth Dimension of Vegetation." *Science*, 2016.
- Black, Bryan A., and Marc D. Abrams. 2003. "Use of Boundary-Line Growth Patterns as a Basis for Dendroecological Release Criteria." *Ecological Applications* 13 (6): 1733–49.
- Boháč, Jaroslav, and Karel Matějka. 2010. "Sledování Epigeických Brouků ů Na Výškovém Transektu Na Plechém (Šumava) v Roce 2009." *Infodatasys.Cz*.
- Bonan, Gordon B. 2008. "Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests." *Science*, 2008.
- Booth, Robert K. 2002. "Testate Amoebae as Paleoindicators of Surface-Moisture Changes on Michigan Peatlands: Modern Ecology and Hydrological Calibration." *Journal of Paleolimnology* 28: 329–48.
- Bouget, Christophe, and Peter Duelli. 2004. "The Effects of Windthrow on Forest Insect Communities: A Literature Review." *Biological Conservation* 118 (3): 281–99.
- Bradley, Raymond S. 1999. *Paleoclimatology: Reconstructing Climates of the Quaternary. Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. Second. Vol. 31. Amherst, Massachusetts: Elsevier Academic Press.

- Brown, P. M., and T. W. Swetnam. 1994. "A Cross-Dated Fire History from Coast Redwood near Redwood National Park, California." *Canadian Journal of Forest Research* 24 (1): 21–31.
- Brůna, J., J. Wild, M. Svoboda, M. Heurich, and J. Müllerová. 2013. "Impacts and Underlying Factors of Landscape-Scale, Historical Disturbance of Mountain Forest Identified Using Archival Documents." *Forest Ecology and Management* 305: 294–306.
- Bunting, M. J., C. L. Twiddle, and R. Middleton. 2008. "Using Models of Pollen Dispersal and Deposition in Hilly Landscapes: Some Possible Approaches." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 259 (1): 77–91.
- Buttler, Alexandre, Barry G Warner, Philippe Grosvernieri, and Yvan Matthey. 1996. "Vertical Patterns of Testate Amoebae (Protozoa: Rhizopoda) and Peat-Forming Vegetation on Cutover Bogs in the Jura, Switzerland." *New Phytol.* Vol. 134.
- Čada, Vojtěch, Robert C. Morrissey, Zuzana Michalová, Radek Bače, Pavel Janda, and Miroslav Svoboda. 2016. "Frequent Severe Natural Disturbances and Non-Equilibrium Landscape Dynamics Shaped the Mountain Spruce Forest in Central Europe." *Forest Ecology and Management* 363 (March): 169–78.
- Čada, Vojtěch, Volodymyr Trotsiuk, Pavel Janda, Martin Mikoláš, Radek Bače, Thomas A. Nagel, Robert C. Morrissey, et al. 2020. "Quantifying Natural Disturbances Using a Large-Scale Dendrochronological Reconstruction to Guide Forest Management." *Ecological Applications* 30 (8): 1–13.
- Carroll, Allyson L., Stephen C. Sillett, and Robert Van Pelt. 2018. "Tree-Ring Indicators of Fire in Two Old-Growth Coast Redwood Forests." *Fire Ecology* 14 (1): 85–105.
- Carter, Vachel A., Alice Moravcová, Richard C. Chiverrell, Jennifer L. Clear, Walter Finsinger, Dagmar Dreslerová, Karen Halsall, and Petr Kuneš. 2018. "Holocene-Scale Fire Dynamics of Central European Temperate Spruce-Beech Forests." *Quaternary Science Reviews* 191: 15–30.
- Caudullo, Giovanni, W Tinner, and Daniele De Rigo. 2016. "Picea Abies in Europe: Distribution, Habitat, Usage and Threats." In *European Atlas of Forest Tree Species*, 114–16. EU.
- Charman, Dan J. 2001. "Biostratigraphic Andpalaeoenvironmental Applications of Testate Amoebae." *Quaternary Science Reviews* 20: 1753–64.
- Christiansen, Erik, Richard H Waring, and Alan A Berryman. 1987. "Resistance of Conifers to Bark Beetle Attack: Searching for General Relationships." *Forest Ecology and Management Elsevier Science Publishers B.V* 22: 89–106.
- Clark, James S. 1988. "Particle Motion and the Theory of Charcoal Analysis: Source Area, Transport,

Deposition, and Sampling." *Quaternary Research* 30 (1): 67–80.

Clark, James S., and P. Dan Royall. 1995. "Particle-Size Evidence for Source Areas of Charcoal Accumulation in Late Holocene Sediments of Eastern North American Lakes." *Quaternary Research* 43 (1): 80–89.

Clements, Frederic E. 1916. *Plant Succession. An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington Publication Sciences.

Conedera, Marco, Stefano Vassere, Christophe Neff, Manfred Meurer, and Patrik Krebs. 2007. "Using Toponymy to Reconstruct Past Land Use: A Case Study of 'brüsáda' (Burn) in Southern Switzerland." *Journal of Historical Geography* 33 (4): 729–48.

Connors, T.E. 2001. "Wood: Ultrastructure." In *Encyclopedia of Materials: Science and Technology*, 9751–59. Elsevier.

Cook, Ellyn J., Bas Van Geel, Sander Van Der Kaars, and Jan Van Arkel. 2011. "A Review of the Use of Non-Pollen Palynomorphs in Palaeoecology with Examples from Australia." *Palynology* 35 (2): 155–78.

Coope, G R, Winifred Pennington, G F Mitchell, R G West, A V Morgan, and J D Peacock. 1977. "Fossil Coleopteran Assemblages as Sensitive Indicators of Climatic Changes during the Devensian (Last) Cold Stage." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences* 280 (972): 313–40.

Dieterich, J. H., and T. W. Swetnam. 1984. "Dendrochronology of a Fire-Scarred Ponderosa Pine." *Forest Science* 30 (1): 238–47.

Dunham, Roger A., and Andrew D. Cameron. 2000. "Crown, Stem and Wood Properties of Wind-Damaged and Undamaged Sitka Spruce." In *Forest Ecology and Management*, 135:73–81. Elsevier.

Dvořák, Jan. 2018. "Les Se Na Šumavě Obnovuje Nečekanou Rychlostí. Dokazují to i Paseky Po Těžbě, Které Dokáží Zarůstát i Bez Vlivu Člověka. Ovlivní to Přístup Správy NP Šumava Při Umělém Zalesňování?" NP Šumava. 2018. <https://www.npsumava.cz/les-se-na-sumave-obnovuje-necekanou-rychlosti-dokazuji-to-i-paseky-po-tezbe-ktete-dokazi-zarustat-i-bez-vlivu-cloveka-ovlivni-to-pristup-spravy-np-sumava-pri-umelem-zalesnovani/>.

Edvardsson, Johannes, Ieva Baužienė, Mariusz Lamentowicz, Rasa Šimanauskienė, Marija Tamkevičiūtė, Julius Taminskas, Rita Linkevičienė, Žana Skuratovič, Christophe Corona, and Markus Stoffel. 2019. "A Multi-Proxy Reconstruction of Moisture Dynamics in a Peatland Ecosystem: A Case Study from Čepkeliai, Lithuania." *Ecological Indicators* 106 (June): 105484.

Fischer, Anton, Philip Marshall, and Ann Camp. 2013. "Disturbances in Deciduous Temperate Forest

Ecosystems of the Northern Hemisphere: Their Effects on Both Recent and Future Forest Development.” *Biodiversity and Conservation* 22 (9): 1863–93.

Flannigan, M. D., Alan S. Cantin, William J. De Groot, Mike Wotton, Alison Newbery, and Lynn M. Gowman. 2013. “Global Wildland Fire Season Severity in the 21st Century.” *Forest Ecology and Management* 294 (April): 54–61.

Flannigan, M. D., B. J. Stocks, and B. M. Wotton. 2000. “Climate Change and Forest Fires.” *Science of the Total Environment* 262 (3): 221–29.

Frelich, Lee E, and Craig G Lorimer. 1991. “Natural Disturbance Regimes in Hemlock-Hardwood Forests of the Upper Great Lakes Region.” *Ecological Monographs* 61 (2): 145–64.

Gilbert, D, C Amblard, G Bourdier, and A.-J Francez. 1998. “The Microbial Loop at the Surface of a Peatland: Structure, Function, and Impact of Nutrient Input.” *Microbial Ecology*, 83–93.

Grace, J. 1988. “Plant Response to Wind.” *Agriculture, Ecosystems and Environment* 22–23 (C): 71–88.

Hansen, M. C., P. V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. A. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, et al. 2013. “High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change.” *Science* 342 (6160): 850–53.

Hardy, CE, and JW Franks. 1963. *Forest Fires in Alaska*. Intermountain Forest & Range Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.

Hartesveldt, R.J., and H.T. Harvey. 1967. “The Fire Ecology of Sequoia Regeneration.” *Proceedings of the 7th Tall Timbers Fire Ecology Conference*, 65–77.

Henry, J. D., and J. M. A. Swan. 1974. “Reconstructing Forest History from Live and Dead Plant Material—An Approach to the Study of Forest Succession in Southwest New Hampshire.” *Ecological Society of America* 55 (4): 772–83.

Holcová, Katarína. 2004. “Drobní Obyvatelé Šumavy.” *Živa* 5: 217–19.

Holeksa, Jan, Tomasz Zielonka, Magdalena Zywiec, and Peter Fleischer. 2016. “Identifying the Disturbance History over a Large Area of Larch-Spruce Mountain Forest in Central Europe.” *Forest Ecology and Management* 361: 318–27.

Hořejší, Michal. 2019. “Les v Díle Karla Klostermanna.” *Literární Archiv*, no. 51: 8–20.

Howden, H. F., and C. H. Scholtz. 1986. “Changes in a Texas Dung Beetle Community between 1975 and 1985 (Coleoptera : Scarabaeidae, Scarabaeinae).” *The Coleopterists Bulletin* 40 (4): 313–16.

IPCC. 2014. “Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the

- Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change." IPCC, Geneva. 2014.
- Johnson, EA. 1992. *Fire and Vegetation Dynamics: Studies from the North American Boreal Forest. Cambridge Studies in Ecology.* Cambridge University Press.
- Kaufmann, Merrill R., Ayn Shlisky, and Peter Marchand. 2005. "Good Fire, Bad Fire: How to Think about Forest Land Management and Ecological Processes." *Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 16 P.*
- Kindlmann, Pavel, Karel Matějka, and Petr Doležal. 2012. *Lesy Šumavy, Lýkožrout a Ochrana Přírody.* Praha: Karolinum.
- . 2013. "Co Je Za Přemnožováním (Gradací) Lýkožrouta Smrkového Na Šumavě." *Živa* 5: 231–33.
- Krebs, Patrik, Gianni B. Pezzatti, Stefano Mazzoleni, Lee M. Talbot, and Marco Conedera. 2010. "Fire Regime: History and Definition of a Key Concept in Disturbance Ecology." *Theory in Biosciences* 129 (1): 53–69.
- Kulakowski, Dominik, Rupert Seidl, Jan Holeksa, Timo Kuuluvainen, Thomas A. Nagel, Momchil Panayotov, Miroslav Svoboda, et al. 2017. "A Walk on the Wild Side: Disturbance Dynamics and the Conservation and Management of European Mountain Forest Ecosystems." *Forest Ecology and Management* 388: 120–31.
- Kuosmanen, Niina, Vojtěch Čada, Karen Halsall, Richard C. Chiverrell, Nick Schafstall, Petr Kuneš, John F. Boyle, et al. 2020. "Integration of Dendrochronological and Palaeoecological Disturbance Reconstructions in Temperate Mountain Forests." *Forest Ecology and Management* 475 (November): 118413.
- Kwon, Mi, Diana L. Bedgar, William Piastuch, Laurence B. Davin, and Norman G. Lewis. 2001. "Induced Compression Wood Formation in Douglas Fir (*Pseudotsuga Menziesii*) in Microgravity." *Phytochemistry* 57 (6): 847–57.
- Kyncl, Josef, and Tomáš Kyncl. 2002. "Principy Dendrochronologie." *Živa* 6: 249–52.
- Lahr, Daniel J.G., Anush Kosakyan, Enrique Lara, Edward A.D. Mitchell, Luana Morais, Alfredo L. Porfirio-Sousa, Giulia M. Ribeiro, et al. 2019. "Phylogenomics and Morphological Reconstruction of Arcellinida Testate Amoebae Highlight Diversity of Microbial Eukaryotes in the Neoproterozoic." *Current Biology* 29 (6): 991-1001.e3.
- Light, Marnie E, Ben V Burger, Dan Staerk, Ladislav Kohout, and Johannes Van Staden. 2010. "Butenolides from Plant-Derived Smoke: Natural Plant-Growth Regulators with Antagonistic Actions on Seed Germination." *Journal of Natural Products* 73 (2): 267–69.

- Liu, Zhihua, Ashley P Ballantyne, and L Annie Cooper. 2018. "Increases in Land Surface Temperature in Response to Fire in Siberian Boreal Forests and Their Attribution to Biophysical Processes." *Geophysical Research Letters*, 6485–94.
- Lorimer, C. G., and L. E. Frelich. 1989. "A Methodology for Estimating Canopy Disturbance Frequency and Intensity in Dense Temperate Forests." *Canadian Journal of Forest Research* 19 (5): 651–63.
- Lutz, H. J. 1940. "Disturbance of Forest Soil Resulting from the Uprooting of Trees." *Yale University School of Forestry Bulletin* 45: 37.
- Macek, Martin, Jan Wild, Martin Kopecký, Jaroslav Červenka, Miroslav Svoboda, Jitka Zenáhlíková, Josef Brůna, Reinhard Mosandl, and Anton Fischer. 2017. "Life and Death of *Picea Abies* after Bark-Beetle Outbreak: Ecological Processes Driving Seedling Recruitment." *Ecological Applications* 27 (1): 156–67.
- Marcisz, Katarzyna, Vincent E J Jassey, Anush Kosakyan, Valentyna Krashevskaya, Daniel J G Lahr, Enrique Lara, Łukasz Lamentowicz, et al. 2020. "Testate Amoeba Functional Traits and Their Use in Paleoecology." *Front. Ecol. Evol* 8: 575966.
- Måren, Inger E, Zdeněk Janovský, Joachim P Spindelböck, Matthew I Daws, Peter E Kaland, and Vigdis Vandvik. 2010. "Prescribed Burning of Northern Heathlands: *Calluna Vulgaris* Germination Cues and Seed-Bank Dynamics." *Plant Ecology* 207: 245–56.
- Mattson, William J, and Robert A Haack. 1987. "Role of Drought in Outbreaks of Plant-Eating Insects The Role of Drought i n Outbreaks of Plant-Eating Insects Drought's Physiological Effects on Plants Can Predict Its Influence on Insect Populations." *Bioscience* 37 (2): 110–18.
- Mccullough, Deborah G, Richard A Werner, and David Neumann. 1998. "Fire and Insects in Northern and Boreal Forest Ecosystems of North America." *Annual Review of Entomology* 43: 107–27.
- Medioli, F S, D B Scott, and B H Abbott. 1987. "A Case Study of Protozoan Intraclonal Variability: Taxonomic Implications." *Journal of Foraminiferal Research* 17 (1): 28–47.
- Meisterfeld, Ralf, and Edward Mitchell. 2008. "Arcellinida Kent 1880. Testate Lobose Amoebae." Tree of Life Web Project. 2008. <http://tolweb.org/Arcellinida/124471/2008.09.02>.
- Micco, V. De, F. Campelo, M. De Luis, A. Bräuning, M. Grabner, G. Battipaglia, and P. Cherubini. 2016. "Intra-Annual Density Fluctuations in Tree Rings: How, When, Where, and Why?" *IAWA Journal* 37 (2): 232–59.
- Moore, P. D., J.A. Webb, and M.E. Collinson. 1991. *Pollen Analysis*. 2nd ed. Blackwell Science.
- Morris, Jesse L., Andrea R. Brunelle, and A. Steven Munson. 2010. "Pollen Evidence of Historical Forest

- Disturbance on the Wasatch Plateau, Utah." *Western North American Naturalist* 70 (3): 423.
- Morris, Jesse L., Colin J. Courtney Mustaphi, Vachel A. Carter, Jennifer Watt, Kelly Derr, Michael F.J. Pisaric, R. Scott Anderson, and Andrea R. Brunelle. 2015. "Do Bark Beetle Remains in Lake Sediments Correspond to Severe Outbreaks? A Review of Published and Ongoing Research." *Quaternary International* 387: 72–86.
- Mount, A.B. 1969. "Eucalypt Ecology as Related to Fire." *Proceedings of the Tall Timbers Fire Ecology Conference*, 75–108.
- Ohlson, Mikael, and Elling Tryterud. 2000. "Interpretation of the Charcoal Record in Forest Soils: Forest Fires and Their Production and Deposition of Macroscopic Charcoal." *Holocene* 10 (4): 519–25.
- Payne, Richard. 2007. "Laboratory Experiments on Testate Amoebae Preservation in Peats: Implications for Palaeoecology and Future Studies." *Acta Protozoologica* 46 (4): 325–32.
- Peterson, Chris J. 2000. "Catastrophic Wind Damage to North American Forests and the Potential Impact of Climate Change." *Science of the Total Environment* 262 (3): 287–311.
- Pickett, S. T.A., and P. S. White. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic press.
- Pilate, Gilles, Brigitte Chabbert, Bernard Cathala, Arata Yoshinaga, Jean Charles Leplé, Françoise Laurans, Catherine Lapierre, and Katia Ruel. 2004. "Lignification and Tension Wood." *Comptes Rendus - Biologies* 327 (9–10): 889–901.
- Prentice, Colin. 1988. "Records of Vegetation in Time and Space: The Principles of Pollen Analysis." *Vegetation History*, 17–42.
- Rigo, De, Houston Durrant, and Artés Vivancos. 2017. *Forest Fire Danger Extremes in Europe under Climate Change: Variability and Uncertainty*. European Union.
- Rothman, Hal K. 2005. *A Test of Adversity and Strength Wildland Fire in the National Park System*. U.S. Dept. of the Interior, National Park Service.
- Rowe, J. S., and G. W. Scotter. 1973. "Fire in the Boreal Forest." *Quaternary Research* 3 (3): 444–64.
- Rudinsky, J. A. 1962. "Ecology of Scolytidae." *Annual Review of Entomology* 7 (1): 327–48.
- Sachs, H M, T Webb, and D R Clark. 1977. "Paleoecological Transfer Functions." *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 5 (1): 159–78.
- Šamonil, Pavel a kol. 2018. "Rok Českých Pralesů V. Divoké Půdy Pod Divokými Stromy." *Živa* 6: 310–14.

- Šamonil, Pavel, Alice Moravcová, Petr Pokorný, Pavla Žáčková, Jakub Kašpar, Ivana Vašíčková, Pavel Daněk, et al. 2018. "The Disturbance Regime of an Early Holocene Swamp Forest in the Czech Republic, as Revealed by Dendroecological, Pollen and Macrofossil Data." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 507 (October): 81–96.
- Schafstall, Nick. 2020. "Reconstructing Past Disturbance Dynamics in Mountain Spruce Forests from Fossil Insect Remains." ČZU.
- Schafstall, Nick, Niina Kuosmanen, Christopher J. Fettig, Miloš Knižek, and Jennifer L. Clear. 2020. "Late Glacial and Holocene Records of Tree-Killing Conifer Bark Beetles in Europe and North America: Implications for Forest Disturbance Dynamics." *Holocene* 30 (6): 847–57.
- Schafstall, Nick, Nicki Whitehouse, Niina Kuosmanen, Helena Svobodová-Svitavská, Mélanie Saulnier, Richard C. Chiverrell, Peter Fleischer, Petr Kuneš, and Jennifer L. Clear. 2020. "Changes in Species Composition and Diversity of a Montane Beetle Community over the Last Millennium in the High Tatras, Slovakia: Implications for Forest Conservation and Management." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 555 (October): 109834.
- Schweingruber, F.H. 2007. *Springer Series in Wood Science: Wood Structure and Environment*. Edited by T.E. Timell and R Wimmer. Springer.
- Scott, Andrew C. 2010. "Charcoal Recognition, Taphonomy and Uses in Palaeoenvironmental Analysis." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 291 (1–2): 11–39.
- Scott, Andrew C, and Ian J Glasspool. 2006. "The Diversification of Paleozoic Fire Systems and Fluctuations in Atmospheric Oxygen Concentration." *PNAS* 103 (29): 10861–10865.
- Seidl, Rupert, Dominik Thom, Markus Kautz, Dario Martin-Benito, Mikko Peltoniemi, Giorgio Vacchiano, Jan Wild, et al. 2017. "Forest Disturbances under Climate Change." *Nature Climate Change*.
- Seppä, H. 2013. "Pollen Analysis, Principles." In *Encyclopedia of Quaternary Science*, edited by S. A. Elias, 794–804. Helsinki.
- . 2018. "Palaeoecology." In *Encyclopedia of Life Sciences*, edited by John Wiley & Sons. Chichester.
- Sheil, Douglas, and Daniel Murdiyarsa. 2009. "How Forests Attract Rain: An Examination of a New Hypothesis." *BioScience* 59 (4): 341–47.
- Sil, Ângelo, João C. Azevedo, Paulo M. Fernandes, Adrián Regos, Ana Sofia Vaz, and João P. Honrado. 2019. "(Wild)Fire Is Not an Ecosystem Service." *Frontiers in Ecology and the Environment* 17 (8): 429–30.

- Stocks, B. J., J. A. Mason, J. B. Todd, E. M. Bosch, B. M. Wotton, B. D. Amiro, M. D. Flannigan, et al. 2003. "Large Forest Fires in Canada, 1959-1997." *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 108 (1).
- Strullu-Derrien, Christine, Paul Kenrick, Tomasz Goral, and Andrew H. Knoll. 2019. "Testate Amoebae in the 407-Million-Year-Old Rhynie Chert." *Current Biology* 29 (3): 461–67.
- Sugita, Shinya. 1993. "A Model of Pollen Source Area for an Entire Lake Surface." *Quaternary Research*.
- Svoboda, Miroslav, Pavel Janda, Radek Bače, Shawn Fraver, Thomas A. Nagel, Jan Rejzek, Martin Mikoláš, et al. 2014. "Landscape-Level Variability in Historical Disturbance in Primary Picea Abies Mountain Forests of the Eastern Carpathians, Romania." *Journal of Vegetation Science* 25 (2): 386–401.
- Svoboda, Miroslav, Pavel Janda, Thomas A. Nagel, Shawn Fraver, Jan Rejzek, and Radek Bače. 2012. "Disturbance History of an Old-Growth Sub-Alpine Picea Abies Stand in the Bohemian Forest, Czech Republic." *Journal of Vegetation Science* 23 (1): 86–97.
- Thom, Dominik, and Rupert Seidl. 2016. "Natural Disturbance Impacts on Ecosystem Services and Biodiversity in Temperate and Boreal Forests." *Biological Reviews* 91: 760–81.
- Thompson, John N. 1980. "Treefalls and Colonization Patterns of Temperate Forest Herbs." *The American Midland Naturalist* 104 (1): 176–84.
- Trouet, Valerie, Alan H. Taylor, Andrew M. Carleton, and Carl N. Skinner. 2006. "Fire-Climate Interaction in Forests of the American Pacific Coast." *Geophysical Research Letters* 33 (18): 1–5.
- Vachula, Richard S., and Nora Richter. 2018. "Informing Sedimentary Charcoal-Based Fire Reconstructions with a Kinematic Transport Model." *The Holocene*. Vol. 28.
- Valentine, Julie, Stephen R. Davis, Jason R. Kirby, and David M. Wilkinson. 2013. "The Use of Testate Amoebae in Monitoring Peatland Restoration Management: Case Studies from North West England and Ireland." *Acta Protozoologica* 52 (3): 129–45.
- Vickery, Emma Jane. 2006. "Monitoring Peatland Damage and Restoration Using Testate Amoebae as Indicator Organisms." *University of Plymouth*.
- Walker, Mike. 2005. *Quaternary Dating Methods*. Wales: John Wiley & Sons, Ltd.
- Westing, Arthur H. 1965. "Formation and Function of Compression Wood in Gymnosperms." *Springer on Behalf of New York Botanical Garden Press* 31 (3): 381–480.
- White, Peter S. 1979. "Pattern, Process, and Natural Disturbance in Vegetation." *The Botanical Review* 45 (3): 229–99.

Williams, Jerry. 2013. "Exploring the Onset of High-Impact Mega-Fires through a Forest Land Management Prism." *Forest Ecology and Management* 294: 4–10.

Willis, K J, and G M Macdonald. 2011. "Long-Term Ecological Records and Their Relevance to Climate Change Predictions for a Warmer World." *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 267–87.

Wimmer, Rupert. 2002. "Wood Anatomical Features in Tree-Rings as Indicators of Environmental Change." *Dendrochronologia* 20 (1–2): 21–36.

"Zákon č. 289/1995 Sb. Zákon o Lesích a o Změně Některých Zákonů (Lesní Zákon)." 1995. Sběrka Zákonů. 1995. <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1995-289#Top>.

Zatloukal, Vladimír. 1998. "Historické a Současné Příčiny Kůrovcové Kalamity v Národním Parku Šumava." *Silva Gabreta*.

Zielonka, Tomasz, Jan Holeksa, Peter Fleischer, and Pawez Kapusta. 2010. "A Tree-Ring Reconstruction of Wind Disturbances in a Forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians." *Journal of Vegetation Science*, 31–42.