

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ochrana životního prostředí



Michal Smetana

**Disturbance horských lesů vlivem lesního hospodaření a
změn klimatu**

Disturbance of mountain forests due to forest management and climate change

Typ závěrečné práce: Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel:

doc. RNDr. Petr Kuneš, Ph.D.

Praha, 2025

Poděkování: Rád bych poděkoval svému školiteli, doc. RNDr. Petru Kunešovi, Ph.D. za jeho spolupráci, čas a podněty, které mi během psaní bakalářské práce poskytl. Zároveň bych chtěl poděkovat svým blízkým a rodině za podporu během celého studia.

Prohlášení: Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyl předložen k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 18.4.2025

Abstrakt

Ve své práci jsem se zaměřil na popis role lesního hospodářství a změny klimatu na disturbance v horských temperátních lesích. Disturbance jsou integrální součástí mnoha ekosystémů a hrají důležitou roli v dlouhodobé disturbační dynamice lesa. Jejich vliv, rozsah a frekvence mohou být ovlivněny lidskou činností přímo skrz lesní hospodářství nebo nepřímo skrz změnu klimatu a její dopady. V rámci své rešerše jsem se soustředil na horské lesy na Šumavě, které jsou jen z části silně ovlivněné lidskou činností a jinak jsou jen minimálně ovlivněné. Jak hospodaření ovlivnilo vývoj ploch se dá porovnat pomocí zrekonstruování historie dynamiky disturbancí lesů ze sedimentárních a dendrochronologických záznamů. Smíšený disturbační režim, skládající se z malých a častých disturbancí společně s velkými a nepravidelnými disturbancemi, byl přítomen na celém území. Nicméně severita dopadů po velkých disturbancích a jejich následná obnova byla ovlivněna stojící druhovou skladbou a velikostní strukturou porostu, které se často odvíjely od přítomnosti lesního hospodářství či nikoliv. Dopady klimatické změny obecně zvýší pravděpodobnost disturbancí a možné vlivy interakcí mezi disturbančními činiteli mohou zvýšit jejich severitu, rozsah a frekvenci na lesy.

Klíčová slova: disturbance, dynamika lesa, lesní hospodářství, klimatická změna, dendrochronologie, paleoekologie

Abstract

In my work, I focused on describing the role of forest management and climate change on disturbances in montane temperate forests. Disturbances are an integral part of many ecosystems and play an important role in the long-term disturbance dynamics of forests. Their impact, extent, and frequency can be influenced by human activity either directly through forest management or indirectly through climate change and its effects. As part of my research, I focused on mountain forests in the Šumava region, some of which are heavily influenced by human activity, while others are minimally affected. Using sedimentary and dendrochronological records, the reconstructed history of forest disturbance dynamics can be compared between areas under forest management and unmanaged areas. A mixed disturbance regime, consisting of small and frequent disturbances alongside large and irregular ones, was present throughout the area. However, the severity of the impacts following major disturbances and the subsequent recovery were influenced by the existing species composition and the size structure of the forest stands, which often depended on the presence or absence of forest management. The impacts of climate change will generally increase the likelihood of disturbances, and possible interaction effects may enhance their severity, extent, and frequency in forests.

Keywords: disturbances, forest dynamics, forest management, climate change, dendrochronology, paleoecology

OBSAH

ÚVOD	6
DISTURBANČNÍ PROCESY V LESÍCH	7
VÍTR	9
LÝKOŽROUT	10
LESNÍ POŽÁRY	12
STAV A MANAGEMENT LESŮ	14
ŠUMAVA	14
PŘÍRODNÍ POMĚRY	14
HISTORIE Vlivu ČLOVĚKA NA ŠUMAVĚ.....	16
DISTURBANCE NA ŠUMAVĚ.....	19
<i>Metody k určení disturbančního režimu</i>	19
<i>Disturbanční historie ohně v lesích Šumavy</i>	21
<i>Disturbanční režim větru a lýkožrouta v lesích Šumavy</i>	25
VLIV KLIMATICKÝCH ZMĚN NA TEMPERÁTNÍ HORSKÉ LESY	30
VYHODNOCENÍ JEDNOTLIVÝCH DISTURBANCÍ	31
ZÁVĚR	33
LITERATURA	36

Úvod

Lesní ekosystémy představují jeden ze základních typů ekosystémů a jeden z nejrozšířenějších krajinných pokryvů Země, představující okolo 31 % celkové rozlohy pevniny (FAO, 2020). Jsou domovem obrovského množství rostlinných i živočišných druhů, regulují klima, ovlivňují koloběh vody a uhlíku a přispívají k udržování biodiverzity. Zároveň lidem poskytují ekosystémové služby, od primární produkce zejména dřeva, ale i plodů nebo jiných materiálních užitků, přes regulaci klimatu, ovzduší, vody a půdy až po kulturní služby zahrnující rekreaci, estetické ocenění, uměleckou inspiraci, spiritualitu a další (Hlásny et al., 2019).

Na dynamiku lesních ekosystémů se postupně vyvíjely různé pohledy. Dříve převažoval klimaxový; disturbance jsou negativní, protože zamezují graduálnímu procesu sukcese ke klimaxu (konečné stádium vývoje lesa s vyspělými stromy, které je většinou neměnné) a vývoji lesních společenstev (Clements, 1916). Od poloviny 20. století se na to odborná literatura začala dívat odlišně. Už vnímá disturbance z komplexnějšího pohledu, jako integrální součást dynamiky ekosystémů a nikoliv jen jako překážku, přesto jsou v části široké společnosti vnímány přírodní disturbance jako negativní (Davidsson et al., 2021; Hlásny et al., 2019).

Disturbance hrají důležitou roli ve vývoji, struktuře, kompozici, heterogenitě a tvoření habitatů v lese. Právě rozmanitost krajiny, zejména v horských lesních ekosystémech, z části vděčí za svůj původ historii disturbancí, které svou aktivitou vytvořily spletné a mozaikovitě území, jež má blízko k přírodně původnímu a je předmětem zájmu ochrany mnoha chráněných území (Davidsson et al., 2021). Právě mozaikovitost území s přítomností mrtvého dřeva a zlepšení světelných podmínek zvyšuje celkovou stabilitu společenstev lesních ekosystémů a zvyšuje biodiverzitu (Bässler et al., 2015; Seidl et al., 2017).

Vzhledem k dlouhodobé povaze působení disturbancí na dynamiku lesních ekosystémů, které se může projevat i přes sto let, je nezbytné zkoumat disturbance v minulosti a rekonstruovat jejich působení. Pochopení vztahů mezi nimi umožňuje charakterizovat vhodnější managementové pokyny pro řízení a uchování lesů v přírodě blízkým podmínkám. Zásahy, které se danými pokyny budou řídit, mohou vést ke stabilnějším ekosystémům, ve kterých se bude předcházet rozsáhlým hospodářským a ekologickým škodám (Čada et al., 2020).

Pro úplné a kompletní pochopení vlivu disturbancí na budoucí dynamiku horských lesních ekosystémů je nutné brát v ohled i lesní hospodářství a dopady klimatické změny. Vzhledem k citlivé povaze horských lesních ekosystémů, kde jsou nepříznivé klimatické podmínky, omezený přístup energie a živin, strmé reliéfy a specifická biodiverzita, jakékoliv změny mohou přesáhnout únosnou kapacitu prostředí a obnovení ekosystému může být velmi dlouhé. Kvůli činnostem spojeným s lesním hospodářstvím se může výrazně proměnit druhové složení a struktura horských lesů, což může ovlivňovat rezistenci (odolnost; schopnost ekosystémů odolávat změnám) a resilienci (pružnost; schopnost ekosystémů se obnovovat po narušení) vůči disturbancím. Jeden z projevů lesního hospodářství narušující stabilitu ekosystému (přesněji její rezistenci a resilienci), je intenzivní, rozsáhlá a holosečná těžba dřeva. V posledních letech se začíná ve větší míře projevovat klimatická změna, která má zvláště znatelné dopady na citlivé ekosystémy horských lesů. Zvyšující se teplota, změny v rozložení a množství srážek, delší období sucha mohou zvyšovat frekvenci a severitu disturbancí jako šíření lýkožrouta nebo zvýšení lesních požárů (Seidl et al., 2017).

Cílem mé práce je prozkoumat a posoudit znalosti, jak lesní hospodářství a klimatické změny ovlivňují disturbance. Pro uchopení tématu jsem si vybral konkrétně disturbační historii na Šumavě a na té ukázal, jak se disturbační dynamika měnila v minulosti a jaké jsou její scénáře do budoucna.

Disturbanční procesy v lesích

White (1979) definoval přirozené disturbance jako katastrofické události, které intenzivně a náhle změní rostlinné společenstvo nebo jeho část, a zároveň, že disturbance způsobují exogenní činitelé. Ale už ze starší literatury vyplývá, že to má svá úskalí. Jednak disturbance nemusí vždy být katastrofální pro rostlinné společenstvo. Při bližším pohledu se ukazuje, že existuje spíše gradient od menších po větší události (Senf and Seidl, 2021). Ve studiích s dnešní metodikou se definují disturbance podle rozlohy a úbytku lesních porostů, například 70 % úbytek souvislého lesního porostu na ploše 1 ha, což se shodně rovná průměrné plošce disturbance kvantifikované časovou řadou Landsat snímků v Evropě (Cerioni et al., 2024; Senf and Seidl, 2021). Zároveň není vliv vždy jen exogenní, ale taky některé disturbance jsou podpořeny nebo iniciovány endogenními složkami vegetace.

Disturbance vyvolávají selekční tlaky, které nutí některé rostlinné druhy přizpůsobit se a rozvíjet nové evoluční strategie (White, 1979). Vzájemný vztah dynamiky ekosystému a přizpůsobování se na disturbance je jeden z důležitých faktorů modelování lesních ekosystémů. Ilustroval bych to na příkladu obaleče *Choristoneura fumiferana*, který v zhruba 30-ti letých intervalech působí značné vymírání jedle balzámové (*Abies balsamea*) v lesích Newfoundlandu (Kanada). Na takovém místě a při tamních podmínkách se nedožívají jedle ani 150 let, nicméně si v druhovém složení drží dominanci. Klíč k mezidruhovému úspěchu tkví v obnově po disturbanci. Jedle si totiž vytvoří zásobu semenáčů v hustém porostu. Je to jediný tamní druh schopný toto provádět. Po narušení semenáče hned narůstají a nedají ostatním druhům šanci. Pokud by se ale obaleč nerozmnožil, tak by porosty začaly jednotlivě nebo ve skupinách odumírat na houbové patogeny a nahradily by je jiné dřeviny, jako třeba smrk sivý (*Picea glauca*) (Čada et al., 2013a).

Při studii disturbancí v lesních ekosystémech se sledují následující charakteristiky: jejich severita (míra narušení stávajícího lesa; hodnotí se většinou od gradientu 10 % až 100 %, při kterém uhynie celé stromové patro), velikost zasažené plochy, podíl narušené plochy porostu (z celkové rozlohy lesa), sezonalita (v jaké části roku zasáhne) a frekvence (Čada et al., 2020). Podle těchto vlastností lze rozlišovat disturbance podle severity na malé (10 – 25 %), mírné (25 – 75 %) a velké (75 – 100 %), podle rozlohy na malé, lokální nebo regionální nebo třeba podle sezonality na jarní. Příkladem může být lýkožroutová disturbance, která začíná na jaře po přezimování nové generace lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), v našich zeměpisných podmínkách to odpovídá druhé půlce dubna (Kindlmann et al., 2012).

Mezi hlavní přírodní disturbanční činitele v lesích v Evropě patří vítr, kůrovec a oheň. (Seidl et al., 2014). Mezi další patří například sníh, led, patogeny, houby, sucho. Na Šumavě jsou hlavní činitelé vítr a kůrovec. Nicméně s výraznějšími dopady změny klimatu, ve formě častějších přivalových dešťů, delších období sucha a vln tepel, teplejších a vlhčích zim, se zvyšuje riziko lesních požárů i na území lesů mírného pásu (Mohammadi et al., 2022). Na území České republiky můžou být příkladem lesní požáry na území Českého Švýcarska z roku 2022, jejíž založení mohlo mít sice antropogenní původ (ČT24, 2025), ale podmínky které k tomu přispěly jsou spjaté s dopady klimatické změny (Boháč and Drápela, 2023).

Vliv disturbancí na dlouhodobou dynamiku lesů je komplexní a závisí na mnoha faktorech. Má možnost utvářet podobu a strukturu lesa (White, 1979). Například po disturbanci o velké severitě, která má sílu odstranit celé stojaté patro lesů, jsou zvýhodněny ranně sukcesní druhy (Cerioni et al., 2024; Schurman et al., 2018). Dynamika se

projevuje oběma směry. Pokud se zvýhodní druhy více rezistentní vůči disturbancím, může dojít ke změně disturbančního režimu (Cruz et al., 2024).

Vítr

Vítr je jeden z nejčastějších disturbančních činitelů na světě. Jeho úloha v lese má ale široké portfolio, od transpirace vegetace, přes odlamování suchých větví, po tvarování korun stromů. Aby se vítr charakterizoval disturbancí musí dojít k selhání kořenů nebo kmene stromu, které následně vyvolá ekologické dopady a ekonomické škody. Pro určení velikosti dopadů větrných disturbancí je nutné znát vlastnosti větru, klimatických podmínek, topografie a vlastnosti stromu (Gardiner et al., 2008).

Za většinu větrných disturbancí stojí intenzivní bouřkové události s hustými srážkami před a během události. Během nich záleží hlavně na délce události a na rychlostech poryvů větru (prudké ale krátkodobé zvýšení rychlosti větru oproti průměrné rychlosti) (Mitchell, 2013). Pro vyhodnocení projevů větru na konkrétní strom záleží na jeho pozici v porostu, na charakteristikách koruny (jako tvar, délka a mohutnost) a na charakteristikách kmene (jako tvar, délka a mohutnost). Resistence stromu vůči těmto silám je ovlivněno faktory jako jsou vlastnosti kmene (jmenovitě průměr a síla dřeva), morfologie kořenového systému, půdní druh a vlhkost půdy (Gardiner et al., 2008).

Na základě různorodých topografických expozic můžou vzniknout odlišné disturbanční režimy v krajině. Na návětrné straně se stromy a porosty aklimatizují na dlouhodobý vítr pomocí morfologických změn. To zahrnuje tvorbu reakčního dřeva, větší sekundárního tloušťky kmene a kořenů, a redukce výhonků. Růstové reakce na chronický vliv větru tvoří ve výsledku kratší, silnější větve a kmeny, které jsou více ukotvené v zemi a méně náchylné na vychýlení (Mitchell, 2013; Nicoll et al., 2024). Tyhle změny se mohou podepsat i v potlačení růstu nebo změně tvaru koruny. Nicméně jsou v případě silnějších bouřkových větrů méně zranitelné než stromy na závětrné straně, které nejsou na vítr aklimatizované a nemají protidisturbanční přizpůsobení (Mitchell, 2013).

Stromy se mohou pod působením silného větru vyvrátit ze země. To se většinou neděje u malých nebo naopak velmi starých stromů, které se spíše zlomí nebo jsou zlomeny pádem většího stromu. Když se strom vyvrátí ze země, zanechá za sebou jámu a val se zbytkem kořenového systému. To vytváří v lese topografickou heterogenitu a odlišná mikroklimata.

Na valu jsou teplejší a sušší podmínky vhodnější pro pionýrské druhy a v jámě naopak vlhčí podmínky, které vyhovují kapradinám nebo mechům. Změny na stanovišti po vývratu stromu vedou k zvýšení biodiverzity (Beatty, 1984; Mitchell, 2013).

Na úrovni porostů se po vyvrácení stromů dostává více slunečního záření a živin k podkorunovým a k podrostovým rostlinám. Zvýší se přísun organického materiálu ze stromů a zanechá na zemi ležící dřevní hmotu (větvě a kmeny). Z ní se hlavně kmeny mohou rozkládat desítky let a sloužit jako důležitý komponent sukcesním druhům vegetace, hmyzu či mikroorganismům. Mohou se ale dále uplatnit, společně s oslabenými stromy, jako nášlapný kámen pro sekundární disturbanci. Ve dřevě se můžou namnožit sukcesní druhy hmyzu, včetně lýkožrouta, a ty se mohou, po velké větrné kalamitě, rozšířit i na zdravé stromy. Ty by jim při mírných počtech dokázaly odolat, ale velký počet jedinců je může zdolat (Cerioni et al., 2024; Mitchell, 2013; Senf and Seidl, 2018). To se může týkat i lesních požárů, pro které bude palivo spadlé větve a další dřevní hmota. Ohrožený lesními požáry jako sekundární disturbance můžou být i oblasti, kde to nebylo dříve obvyklé. K tomu také můžou přispět dopady klimatické změny (Boháč and Drápela, 2023; Cerioni et al., 2024; Mitchell, 2013; Mohammadi et al., 2022).

Lýkožrout

Lýkožrout smrkový (v širším slova smyslu rod *Ips*), někdy nesprávně označován jako kůrovec, je brouk z čeledi nosatcovitých (*Curculionidae*) z podčeledi kůrovcovitých (*Scolytinae*). Tento druh patří mezi v Eurasii mezi nejvýznamnější „škůdce“ hospodářských porostů s převahou smrku. Vděčí za to rychlému namnožení v příhodných potravních a klimatických podmínkách. Jeho oblast rozšíření se rozléhá od Francie na západě, Norska a Švédska na severu (ohraňovaná severním polárním kruhem), severní Itálie a Bulharska na jihu, Kavkazu a Sibíře až k Číně na východě. Jeho dominantním hostitelem je smrk ztepilý (*Picea abies*), ale jsou zdokumentovány případy, kdy lýkožrout smrkový a hlavně ostatní druhy z rodu *Ips* napadnou borovici (*Pinus*), modřín (*Larix*) nebo jedli (*Abies*) (Doležal, 2013; Kindlmann et al., 2012).

Lýkožrouti se živí lýkem z živých ale i z mrtvých stromů a ve stromech prožívají takřka celý život. Za jeden rok obvykle vytvoří dvě dceřiné generace. To ale nemusí být dogma a ve vyšších polohách mají většinou jen jednu generaci, zatímco při zvlášť příznivých klimatických podmínkách mají i generace tři (Doležal, 2013).

Jejich populační dynamika se dá charakterizovat jako cyklická, kdy se dlouhé roky jejich počet nemění a zůstává malý, ale při vhodných faktorech prudce vzroste do přemnožení (gradace), ale následně prudce klesne. Mezi ty nejvýznamnější faktory pro růst lýkožrouta spadá jejich interakce s hostitelskou rostlinou, paraziti, predátoři a houby, počasí, druhová skladba a věková rozrůzněnost porostu a oslabení hostitelské rostliny vnějšími vlivy, jako jsou třeba vichřice nebo imise (Kindlmann et al., 2013).

Lýkožrouti napadají zejména oslabené nebo mrtvé stromy. Stromy mohou mít slabší obranu kvůli tomu, že jsou například starší, dopadají na ně průmyslově znečišťující imise nebo trpí vodním stresem. Jejich obrana spočívá zejména ve vypouštění pryskyřice a zahubení jedinců lýkožrouta. Nicméně při snížení fitness nedokáže vyprodukovat dostatečné množství pryskyřice a dochází k jeho uhynutí. Při gradacích lýkožrouta se pod náporu velkého množství jedinců přilákaných agregačními feromony nestihá strom bránit pryskyřicí, a i když je zdravý, tak umírá. Počet lýkožroutů při gradacích může být o několik řádů vyšší než při klidovém stádiu. Zároveň jsou vysoce koncentrovaní a jejich schopnost migrace je na větší vzdálenosti velmi omezená (Kindlmann et al., 2013; Wichmann and Ravn, 2001).

Vzhledem k velkému počtu jedinců při gradaci se řada druhů vyvinula k jejich potlačení. Jedná se o predátory, parazity a patogeny z řad blanokřídlých (*Hymenoptera*), brouků (*Coleoptera*) nebo entomopatogenní houby. Z druhé strany tlačí na jedince i omezené množství potravních zdrojů; není dost potravy pro řádově vyšší populaci při omezených možnostech potravy. Oba faktory tvoří silnou zpětnou vazbu při gradaci lýkožrouta a společně znamenají, že dojde k utlumení během několika let. Populace lýkožrouta se dostanou zpět na nízkou hladinu a tam setrvávají, dokud nebude zase dostatek oslabených stromů pro napadnutí. Pokud se ponechá ekosystém bez vnější zásahů, tak kvůli vnitřní dynamice lesní „škůdce“ – hostitelský druh dojde k utlumení gradace během pěti let (Berryman and Kindlmann, 2008; Kindlmann et al., 2013). To ale může být výrazně ovlivněno vnějšími faktory, zejména nepříznivým počasím (Doležal, 2013).

Pro snadnou gradaci lýkožrouta jsou vhodné monokultury smrku stejnověkového stáří. Spočívá to totiž v tom, že kvůli nízké mobilitě lýkožrouta vyhledává nového hostitele co nejbližší. Jedno druhová skladba napomáhá tomu, aby v okruhu bylo co nejvíce možností. Zároveň pokud už jednou gradace začne, tak se dá předpokládat že les se smrkovou monokulturou už bude starší anebo jinak oslabený, takže okolní stromy budou na kůrovce náchylní. Naopak v lesích různověkových s různorodou druhovou skladbou bude stejný jedinec hůře hledat náchylného hostitele. Dá se tedy říci, že míra přemnožení především

závisí na množství napadnutelných stromů na jednotku plochy (Kenis et al., 2004; Kindlmann et al., 2013).

Lesní požáry

Lesní požáry jsou přirozenou součástí ekosystému, které člověk někde potlačuje a někde zakládá. Vyskytují se ve větší či menší míře ve všech různých klimatech. Rostliny a živočichové jsou na něj adaptováni podle míry frekvence a severity na daném území. Nicméně jejich síla, frekvence a vliv na dynamiku ekosystému se se změnou klimatu a s odkazy historického managementu lesů může měnit. Vzájemný vztah mezi lidskou aktivitou a lesními požáry je komplikovaný a stále v některých oblastech neobjasněný (Jaffe et al., 2020).

Už v historii měli lidé prostředky na manipulaci s ohněm. Například v Severní Americe vypalovali území původní obyvatelé, aby sloužilo k agrikultuře, k managementu stanovišť pro divokou zvěř a svých loveckých stanovišť. Ale praktiky na potlačení lesních požárů se vyskytovaly také v Evropě. To se projevilo zejména v 20. století, kdy od akademiků zaznívali názory, že disturbance nejsou přirozenou součástí ekosystémů a byl silný důraz na jejich minimalizaci (Clements, 1916). Vzhledem k dlouhodobému působení člověka už se těžko odděluje přirozený stav lesních požárů od působení lidí kvůli managementu lesů, hašení požárů, kompartmentace území, atd. (Jaffe et al., 2020).

V mírném klimatu jsou lesní požáry po větru a lýkožroutovi třetí nejdůležitější disturbančním činitelem. Nicméně v některých klimatech hrají hlavní roli, například v boreálních lesích, v Australských buších, v Kalifornském mediteránu nebo v jihoevropských pohoří – Apeninské pohoří, Dinárské hory nebo Balkánské pohoří v Bulharsku (Čada et al., 2016a; Kulakowski et al., 2017).

Lesní požáry představují významnou disturbanci ovlivňující ekosystémy, přičemž jejich vznik a šíření závisí na třech klíčových faktorech: typu paliva, klimatu a topografii. Tyto faktory se vzájemně doplňují a jejich kombinace určuje rozsah a intenzitu požáru (Singh, 2022).

Typ paliva hraje zásadní roli při charakteristice požáru – ovlivňuje jeho teplotu a rychlost hoření. Topografie ovlivňuje distribuci vlhkosti v krajině a tím i hořlavost paliva. Například expozice slunečnímu záření nebo sklon terénu mohou určovat rychlost šíření ohně

– na strmých svazích se požár šíří rychleji než na rovinatých plochách. Klima ovlivňuje jak samotnou dostupnost hořlavého materiálu (prostřednictvím srážek a teplot), tak pravděpodobnost vzniku požáru, například v důsledku častějších blesků v suchých obdobích. Přestože naprostá většina lesních požárů v dnešní době vzniká zaviněním člověka (okolo 80 %), stále jsou blesky hlavní činitel v některých odlehlých a méně zalidněných oblastech, jako například v severní Fennoskandinávii (Holuša et al., 2018; Jaffe et al., 2020; Singh, 2022).

Na lesní požár mohou jednotlivé druhy reagovat odlišně. Už samotné nashromáždění zbytků organického materiálu ze stromu ovlivňuje, zda k požáru dojde. Více náchylné k němu jsou obecně jehličnaté lesy (Cruz et al., 2024). Dále záleží na tloušťce kůry, kdy více odolné druhy jako bříza (*Betula*) a líska (*Corylus*) ji mají tlustší, zatímco druhy jako smrk ztepilý (*Picea abies*) nebo buk lesní (*Fagus sylvatica*) ji mají slabší. Podobně je to s kořenovým systémem, kdy bříza a líska mají hlubší kořeny vedoucí k vyšší toleranci, zatímco smrk a buk mají kořeny mělké. Zároveň bříza a líska dokážou rychleji kolonizovat poddisturbanční oblasti a vegetativně vyklíčit (Carter et al., 2018b; Rogers et al., 2015).

Obnova ekosystému po lesních požárech se liší oproti jiným disturbancím. Při velkých požárních událostech je jejich severita natolik vysoká, že zanechá za sebou jen velmi málo vegetace. Po uklidnění události se na místě snaží usadit mnoho pionýrských a brzce sukcesních druhů. Jejich úspěšnost je větší než po jiných disturbančních událostech. Po disturbancích větru nebo lýkožrouta mají už etablované semenáčky velkou šanci využít nově otevřeného porostu a potlačit potenciální pionýrské druhy. Takový trend je zvláště zřejmý u lýkožroutových kalamit, které mohou trvat i několik let, a studie zaměřené na pozorování plošek už zdokumentovaly známky obnovy ještě během gradace (Čada et al., 2016a; Cerioni et al., 2024; Macek et al., 2017).

Lesní požáry jsou dnes vnímány jako fundamentální a vnitřní součást dynamiky většiny terestrických ekosystémů. Jejich vliv závisí na jejich severitě, typu a délce trvání. Jako ekologický a evoluční faktor regulují vlastnosti organismů, velikosti populací, mezidruhovou interakci, kompozici společenstva, cyklus uhlíku a živin a ekosystémové funkce. Ze spálené biomasy se do půdy dostávají důležité živiny (dusík, fosfor, draslík nebo některé soli), které umožňují růst nástupnické vegetaci (McLauchlan et al., 2020).

Stav a management lesů

Pro aktuální popis vlastností a charakteristik lesa a jaké disturbance na něj můžou mít vliv, je nutné se podívat na směs různých faktorů, které hrají roli. Mezi nejdůležitější přírodní faktory patří geologie, geomorfologie, pedologie, hydrologie a klimatologie. Neméně důležitým faktorem je vliv člověka. Záleží při tom, jak moc intenzivně využívá produkčních zdrojů lesa, jakým způsobem kácení kácí stromy, jestli probíhá výsadba nových stromků nebo jak reaguje na disturbance (Čada et al., 2016). Vysvětlení dnešního stavu lesů jde tedy popsat pomocí přírodních poměrů a lidského působení. Podle jeho druhové složení, věkové struktury, strukturní kompozice, stresu a dalších vlastností lze popsat jeho resistenci a resilienci vůči disturbančním událostem. V téhle části bych se chtěl věnovat způsobu lesního hospodářství, který u nás v horských lesích probíhal a ukázal bych to na příkladu Šumavy.

Šumava

Přírodní poměry

Šumava a okolní oblasti jižních Čech se nachází v centru moldanubické oblasti jako jedna z částí Českého masivu. Český masiv byl výsledkem variského vrásnění, který proběhl v prvohorách. Horniny nacházející se v Moldanubiku jsou regionálně silně přeměněné anebo vyvřelé granitoidy. Mezi přeměněné horniny patří například různé typy pararul a migmatitů, světlé ortoruly nebo granulity. Některé formy těchto hornin dříve představovaly potřebné nerostné suroviny. Ze zvětralé grafitické pararuly byl získáván grafit pro výrobu keramiky v době bronzové a v 18. století se rozjela těžba tuhy na potřeby mazání kol vozů, která pokračuje dodnes. V oblasti se také vyskytují vyvřelé horniny moldanubického plutonu. Z křemenných žil v granitoidech se v minulosti těžilo zlato nebo se rýžovalo z vodních toků. Přestože se na Šumavě nachází nerostné bohatství, které bylo a stále je těženo, neměla lidská činnost z ní takový vliv na lesní ekosystémy jako sklářství (viz dále; (Albrecht, 2003)

Z geomorfologického hlediska Šumava spadá do oblasti Šumavy a Šumavského podhůří. Zhruba polovinu celého území tvoří rozsáhlé náhorní plošiny ve výšce okolo 1000 m. n. m., většinou v centrální části Šumavy. Ty byly ovlivněny, stejně jako zbytek území Šumavy, zejména alpským vrásněním a výraznou aktivitou exogenních procesů během období ledových a meziledových. Příkladem můžou být firnové ledovce, které formovaly

povrch ve vyšších polohách. Další významný geomorfologický útvary nacházející se na Šumavě jsou mrazové sruby, skalní hradby a kamenná moře vytvořené vlivem mrazových zvětrávání (Albrecht, 2003).

Z pohledu pedologie jsou zásadním půdním typem horské podzoly s dalšími typy podle výškové stupňovitosti (Albrecht, 2003). Podzoly převládají v oblastech nad 1200 m. n. m., od 1000 do 1200 m. n. m. jsou časté kryptopodzoly, v nižších nadmořských výškách se vyvinuly kyselé hnědé půdy (kambizem, kambizol). Lokálně se vyskytují vrchoviště a přechodné organozemě v oblastech okolo Vltavského luhu a šumavských rašelinišť (Správa NP Šumava, 2012).

Podle České lesnicko-typologické školy se vytvořil systém jednotek přírodního prostředí. V něm rozlišují lesní typy dle charakteru lesního ekosystému, které tam rostou (Průša, 2001). Systém sdružuje poznatky z lesních vegetačních stupňů (LVS) a edafické kategorie. Celkově tedy vyjadřuje potenciální skladbu vegetace v jednotlivých stupních. Do lesních vegetačních stupňů jsou u nás rozřazeny lesy podle klimatických podmínek příslušné zóny nadmořské výšky, podle ní jsou odpovídající vlastnosti půdy, složení vegetace a společenstva ostatních organismů. Jejich názvy vyjadřují zastoupení dominantní dřeviny ve stromovém patře od 1 – bukový do 8 – smrkový, popřípadě 9 – klečový. Na Šumavě se běžně vyskytují lesní vegetační úrovně od 5 do 8 (Kindlmann et al., 2012). V 5. stupni je smrk jen přimíchán na chudších a podmáčených stanovištích s převahou buku a jedle. Se vzestupujícími stupni ustupuje buk a jedle, naopak se posiluje pozice smrku, který má klimaxovou oblast v 8 LVS (Průša, 2001).

Potenciální vegetace podle klasifikace systému LVS se v různé míře liší od aktuální vegetace na Šumavě. Z klimaxových formací vybočují přirozená azonální společenstva, jejichž vývoj je podmíněn modelací terénu, speciálním geologickým substrátem nebo lokálním podmáčením. Příkladem jsou rašelinné blatkové bory s porosty borovice blatky (*Pinus rotundata*) a přimíšenou břízou pýřitou (*Betula pubescens*), primární bezlesí rašeliniště nebo vegetace jezerních karů (Kindlmann et al., 2012; Zelenková, 2000).

Kromě azonálních společenstev se potenciální vegetace neshoduje s tou aktuální kvůli činností člověka. Přestože se dají lesy Šumavy považovat za jeden z nejzachovalejších evropských lesních komplexů ve střední Evropě jsou i tak velmi ovlivněny oproti svému přirozenému stavu. Relativní zachovalost pramení z nehostinného prostředí, trvající až do novověku. Od průmyslové revoluce až doposud se stále drží relativní zachovalost díky

nízké imisní hladině z málo rozvinutého průmyslu v zemědělském kraji, poloze v pohraniční oblasti a vojenskému prostoru, který omezoval provoz aut a výstavby lyžařských středisek (Kindlmann et al., 2012).

V lesním druhovém složení se v dnešní době vyskytuje nadprůměrný poměr smrku ztepilého (*Picea abies*) oproti odhadovanému potenciálnímu složení podle systému lesních vegetačních stupňů (LVS). Z 20 až 40 % odhadovaného na skutečných 50 % zastoupení smrku v lesích Šumavy. Pro smrk je přirozeně dominantní 8 LVS, kde se vyskytuje jako jediná dlouhověká dřevina. V 7 LVS je stále přirozeně dominantní, ale už i s ostatními druhy. V nižších stupních se jeho zastoupení vytrácí, ale dominuje v zamokřených půdách. Smrk se tedy nachází disproporcionálně více v 7 a 6 LVS (Kindlmann et al., 2012). Jedním z vysvětlení může být, že smrk zmlazuje rychleji než buk a odrůstá taky rychleji, což mu může zvýšit úspěšnost v poddisturbančním prostředí.

Hlavní disturbanční činitel na Šumavě je vítr, po kterém může následovat gradace lýkožrouta (Müller et al., 2008; Wichmann and Ravn, 2001). Vítr má obecně nejčastější směr od jihozápadu, což je kolmo k ose pohoří. Na některých vrcholových oblastech je průměrná rychlost větru během roku více než 6 m s^{-1} (Albrecht, 2003). Tedy pro rozšíření smrku na úkor buku nebo jedle může hrát vlivnou roli disturbanční dynamika, která umožňuje smrku nahradit na nových lokalitách původní druhy. V návaznosti na lidskou činnost došlo na další zvýšení zastoupení smrku v šumavských lesích. Po vykácení stromů na některých lokalitách byly opětovně zalesněny právě smrky, a to i v nižších nadmořských výškách zejména z hospodářských důvodů (viz dále o vlivu člověka; Jelínek, 2005).

Historie vlivu člověka na Šumavě

Vzhledem k nepřístupnému terénu, špatným předpokladům pro zemědělství a poloze u příhraniční zóny dlouho zůstávalo území Šumavy, zejména horské části, neosídlené. Pokud poohlédneme od ojedinělých pravěkých lovců, tak první záznamy systematického osídlení se datují do 3. tisíciletí př. n. l., kdy přichází první neolitičtí pastevcí a zemědělci. V době bronzové (2100 – 750 př. n. l.) pokračuje pomalu kolonizace šumavského podhůří. Začíná docházet k rýžování zlata na řece Otavě, které později povede k hlubšímu proniknutí do šumavských hor (Vondruška, 2019).

Další kolonizace nového území byla umožněna rozmachem tavení železa ve starší době železné (700-300 př. n. l.). Kovářství přineslo železné nástroje (sekery) a zbraně pomocí nichž se efektivněji přeměňovala pralesní krajina na zemědělskou (hlavně pro pastevectví). Lidé na vyčleněných lokalitách původní les vytěžili a přeměnili na louku pro pastvu. Na počátku doby železné se na území jižních Čech dostali Keltové, kteří vytvořili centrálně řízené území z oppida u Třísova. Keltové pokračovali v těžbě zlata z řek a založili hustou síť osad vesnického charakteru zaměřených na zemědělství. Po úpadku keltského národa se samovolně obnovuje les v podhůří. Pastevním využíváním krajiny dochází k druhovým změnám a odsušením krajiny, v kterém se už neobnovují původní bučiny, ale převážně jehličnaté lesy s převahou jedle a smrku (Chábera, 1987; Vondruška, 2019).

Další systematické osídlení proběhlo s příchodem Slovanů v 8. století našeho letopočtu. Příznivé klima umožnilo růst obyvatel, kteří postupně osidlovali celé podhůří na svazích hor a podél potoků, ale nikoliv přes hřebeny. Ke konci 1. tisíciletí už bylo podhůří hustě osídleno. Společenské změny, centralizace českého státu v 10. století a formování raně feudální společnosti přinesl zánik kmenových území a úpadek hradišť, ale záznamy z Šumavy jsou poskrovnu. Rýžování zlata už je v té době organizovaná činnost, o čemž svědčí hlušiny u břehů řek Otavy, Vydry, Volyňky a Blatice. Hledači pokladů se v té době dostali až pod horské hřebeny Šumavy (Vondruška, 2019).

V 13. a 14. století přišla velká středověká kolonizační vlna, na které se podílely církevní instituce obhospodařující velké území a ve větší míře ještě šlechta. Velmi významný byl rod Vítkovců, ale také rody ze Sušic, Strakonice nebo z Velhartic. Začaly se zakládat dřevorubecké, sklářské a uhlířské osady v lesích. Zejména sklářské osady měly se svojí velkou spotřebou paliva vliv na kácení lesů. Podmínky pro sklářství byly na Šumavě příznivé díky lehce dostupným zdrojům dřeva a křemene. Další faktorem podporující osidlování byly obchodní stezky z Pasova, Lince nebo z Bavorska, z nichž Pasovská stezka (Zlatá stezka) byla jedna z nejvíce užívaných cest tehdejší doby, kde cestovala sůl jako hlavní zboží z Pasova přes Prachatice, Netolice, Písek až do Prahy (Vondruška, 2019).

V následujících stoletích dochází k nárůstům dalších nezemědělských aktivit, které se podepisují na přetváření krajiny. Sklářství v 15. století nabírá na velikosti a důležitosti. Když se využije všechno dřevo v okolí sklářských osad, tak se přesune sklárna dál do lesa a nově odlesněná půda je zkulturněna na zemědělskou. Šumavské dřevo se stahalo koňmi k potokům a pak se spouštělo po řekách na prodej. Podle dobových záznamů byla Vltava zcela pokryta vory ze stavebních dříví. Rovněž se na Šumavě znovu rozjela těžba nerostného bohatství

po utlumení rýžování zlata ve formě těžby železné rudy, stříbra a dalších těžkých drahých kovů. Ke zpracování rudy bylo rovněž potřeba velké množství paliva, což podporovalo další odlesňování. Dříví bylo také žádaným zbožím v osobních příbytkách, kde představovalo hlavní zdroj paliva v předindustriální době. Neustálá poptávka po dřevu znamenala výrazné odlesnění krajiny (Vondruška, 2019; Vrška et al., 2018).

Pravděpodobně nejslavnější období v šumavské historii zastavila třicetiletá válka v 17. století, při níž zemřela v Čechách čtvrtina až třetina obyvatelstva. Velký pokles v populaci se podepsal na opuštění mnoha osad a přerušení mnoha odvětví. Spousta polí zarostla a lesy se částečně obnovily (Vondruška, 2019).

Na přelomu 18. a 19. století dochází k převratu v trendu počtu obyvatel v souvislosti s výstavbou plavebních kanálů schopných přepravy násobně většího objemu dříví. Ty překonávají dosavadní hlavní překážku v přepravě dřeva, zejména z vyšších poloh, ve formě omezené tažné síly koní (Vondruška, 2019). Hlavní kanál postavený na Šumavě byl Schwarzenberský plavební kanál dlouhý 44 km se šířkou 3,5 až 4 metry. Pomocí něho se od roku dostavby 1793 až do roku 1892 transportovalo 8 milionu kubických metrů dřeva do rakouské řeky Große Mühl, která se vlévá do Dunaje a míří až do Vídně. Takové množství vytěženého dřeva mělo významný vliv na proměnu krajiny (Symonds and Casella, 2006).

Z historie působení člověka na šumavské lesy se dá vyčíst, že sice počátky vlivu se dají datovat před 5000 tisíci lety, nicméně intenzivní působení a nezpochybnitelné ovlivnění vývoje probíhalo až v posledním tisíciletí. S tím souvisí jeden z prvních pokusů o regulaci těžby vydáním roku 1350 zákoník Majestas Carolinas, který sice nenabyl platnost, ale přesto omezil vypalování lesů. V 14. století taky začínají církve obhospodařovat lesy a díky obecnímu plánování na století jsou lesy v nich v nejlepším stavu. Těžba dřeva v následujících staletích sílila a klesala podle potřeb a počtu obyvatelstva. S velkým nárůstem těžby v 18. století přichází císařský patent zakazující kácení lesů na zemských hranicích v šířce půl hodiny chůze od cesty. Dokument zároveň stanovoval zřízení odborného lesního správce, který navrhoval hospodaření v lese. Do této doby se nepraktikovalo zalesnění sázením, ale náletem z okolí. Ke konci 18. století je zalesnění v českých zemích nejmenší v historii. V 19. století se začínají pěstovat smrkové monokultury podle saské lesnické školy. Pro jednoduchou výsadbu a těžbu se smrky sázely do řádků a tvoří stejnověké porosty. Na Šumavě se to projevilo zejména po velké vichřici v roce 1870, po kterém se provedla výsadba smrků, z nichž mnohé stojí až dodnes (Kindlmann et al., 2012; Simon, 2000; Vondruška, 2019).

V minulém století pokračoval způsob managementu smrkových monokultur i v nižších polohách, kde přirozená vegetace je smíšený les se smrkem a bukem (Kindlmann et al., 2012). Ve druhé polovině 20. století dochází kvůli znečištění ovzduší k imisím kyselého charakteru, které způsobily změnu okyselování vody a půdy (Čada et al., 2016b). Po kůrovcových gradacích v 90. letech bylo vytěženo velké množství mrtvých porostů a spadlých kmenů, což způsobilo zhoršení regeneračních schopností ekosystémů (Kašpar et al., 2020).

Pro vyhodnocení disturbancí v lesech v důsledku působení člověka je nutné si stanovit lesy přirozené, které byly minimálně nebo vůbec pozměněny. Z hlediska zachovalosti přirozených stavů lesů se dochovala zejména území, která byla pro tehdejší obyvatelstvo hůře dostupná. V nižších polohách se jednalo zejména o zaříznutá údolí, krasovou krajinu, krajiny kuželů a kup. Tvořily přechodnou zónu mezi nížinami a vrchovinami a nacházely se v 1. až 3. lesním vegetačním stupni. Lesy sice byly ovlivněny dlouhodobě člověkem, ale nebyly celoplošně vykloučeny nebo pod lesnickým managementem. Ze spousty těchto území se staly národní přírodní rezervace. Ve vyšších polohách se lesy dlouho zachovaly v přirozeném stavu, ale v raném novověku také začaly podléhat kolonizaci (Kozáková et al., 2021). V odpovědi na poslední mizející oblasti s přirozenými lesy vyhlásily někteří soukromí vlastníci beztěžební oblasti. Nejstarší oblast byl Žofínský prales v Novohradských horách v roce 1838 o rozloze 100 ha. Další významná oblast byl Boubínský prales na Šumavě z roku 1858 o rozloze zhruba 660 ha. Motivací pro vyhlášení Boubínského pralesa bylo lepší pochopení přirozených procesů v kontextu kůrovcových kalamit. Dodnes slouží oblast jako měřítko pro porovnání s ostatními kulturními lesy v oblasti resilience a resistance k disturbancím a poddisturbančnímu zotavení (Dreslerová et al., 2020; Kašpar et al., 2020; Kindlmann et al., 2012; Šamonil and Vašíčková, 2024; Vrška et al., 2018).

Disturbance na Šumavě

Metody k určení disturbačního režimu

Nejčastěji se k rekonstrukci disturbančního režimu používá dendrochronologická analýza stojících nebo čerstvě spadlých stromů (Čada et al., 2016a, 2013a, 2013b; Kašpar et al., 2020; Schurman et al., 2018; Svoboda et al., 2012). Další způsob je sedimentární analýza,

ve které se jde víc do minulosti (Carter et al., 2018b, 2018a; Florescu et al., 2024; Kuosmanen et al., 2020).

Dnes se spíš začíná využívat multioborový přístup (Edvardsson et al., 2022). Na území České republiky jich bylo vypracováno jen několik (Kuosmanen et al., 2020; Šamonil et al., 2018), ale v jiných zemích, zejména ve Skandinávii, jsou běžným přístupem (Hannon et al., 2010; Helama et al., 2010; Lindbladh et al., 2008). V principu zahrnuje integraci dendrochronologických, sedimentárních (v různé formě) a popřípadě písemně zachovalých dat. Kombinace různých dat může pomoci doplnit nedostatky v jednotlivých analýzách. Tento přístup stále ještě čelí mnoha překážkám a implementace do výzkumu zahrnuje širokou spolupráci napříč různých směrů, správně navrženou metodiku a interpretaci výsledků podle nejnovějších poznatků. Jednotlivé datové řady mají jinak datovanou věkovou škálu a jinou přesnost. U dendrochronologických dat se podle dá rozpoznat podle letokruhů přesný rok, kdy došlo k oslunění a následnému rapidnímu růstu (Čada et al., 2016a, 2013b; Holeksa et al., 2016; Kašpar et al., 2020; Svoboda et al., 2012). Zatímco u sedimentární dat se datují záznamy s menší přesností. Záznamy se měří pomocí radioaktivního datování, většinou jde o uhlík ^{14}C , ale u mladších do 150 let jde použít izotop ^{210}Pb . V záznamech starých několik stovek let se většinou bere měřítko po 10 letech, u starších záznamů dlouhých až 10 tisíc let se pracuje s přesností na několik desítek let až na století (Carter et al., 2018b; Edvardsson et al., 2022; Kuosmanen et al., 2020).

Z dendrochronologických dat se dá podle letokruhů spolehlivě určit stáří, ale slouží i jako proxy zdroj dat pro paleoekologické a klimatické rekonstrukce. U ostatních technik se musí určit stáří pomocí jiných způsobů (třeba radioaktivní datování) (Edvardsson et al., 2022). Sedimentární data ze dna jezer nebo z rašelinišť lze využít jako různá proxy. Ze zuhelnatělých částí rostlin (uhlíků) lze určit požární události. Makroskopické ($> 200\ \mu\text{m}$) indikují požár v okolí, zatímco menší naznačují požár v regionu. Podle spočtených kusů uhlíků se dá stanovit severita požáru (Carter et al., 2018b; Edvardsson et al., 2022; Kuosmanen et al., 2020).

Na sedimentech z horských jezer s širokou oblastí záchytu lze provést analýzu fyzikálních vlastností a geochemie. Z koncentrací biogenního křemíku a poměru Si:Al se dá odvodit produkce jezera v určitém období. Z litogenních prvků v sedimentu lze usoudit eroze v daném období a podle toho si udělat obrázek o okolní krajině (Florescu et al., 2024; Kuosmanen et al., 2020).

Další z možných cest zkoumání sedimentu je analýza pylu. Tato metoda už slouží dlouho jako jedna z hlavních způsobů ve výzkumu paleoekologie. Z procentuálního zastoupení pylových zrn v daném objemu (za určité období) se dá určit poměrné zastoupení vegetace (Carter et al., 2018b; Edvardsson et al., 2022; Florescu et al., 2024; Kuosmanen et al., 2020). Pomocí pylového záznamu se povedlo zjistit, že v ranním Holocénu byla na Šumavě dominantní borovice (*Pinus*), bříza (*Betula*) a líska (*Corylus*) (Carter et al., 2018b). Zároveň jde podle určitých druhů, které jsou zvýhodněny lidskou přítomností, stanovit vliv působení člověka. Jedná se zejména o obiloviny (*Cerealia sp.*), žito (*Secale*), jitrocel (*Plantago sp.*) a šťovík (*Rumex*). Interpretace počtu pylových zrn v kontextu disturbancí je nejednoznačná. Například bylo zaznamenáno, že po disturbanci se střední severitou, která poškodila mnoho stromů a dalším snížila fitness, tak se absolutní počet pylových zrn nesnížil. Jeden z možných vysvětlení argumentuje, že stromy nezasazené disturbancí měly příznivější podmínky a s tím i větší produkci pylu (Carter et al., 2018b; Florescu et al., 2024; Kuosmanen et al., 2020).

Z dochovaného paleoekologického materiálu ze dna jezer nebo z rašelinišť lze získat entomologické fosilie. V kontextu disturbancí jsou středem zájmu hlavně xylofilní druhy, které jsou svázané se dřevem, zejména Scolytinae. Pomocí fluktuace v počtu nalezených v sedimentu jde promítnout růsty a poklesy populační dynamiky v čase. Tato metoda slouží jako další část komplexnější interpretace a sama o sobě nemá dostatečnou vypovídací hodnotu (Boswijk and Whitehouse, 2002; Edvardsson et al., 2022; Kuosmanen et al., 2020).

Jako další možnost rekonstrukce vegetace se nabízí využití makrofosilie rostlin. Může to být jakákoliv část rostliny, která umožňuje její identifikaci. Analýza byla velmi rozšířená metoda paleoekologie před vyvinutím pylové analýzy a poskytuje lepší šanci na identifikování taxonu. Zároveň dává mnohem spolehlivější informace o okolní flóře a o rostlinách, která neprodukují tolik nebo žádný pyl. Ale narozdíl od pylu nejsou makrofosilie vyprodukované v takovém objemu a je potřeba větší množství sedimentu. Společně s pylovou analýzou tedy můžou poskytovat informace o vegetaci v okolí i v širším regionu (Birks and Birks, 2000; Edvardsson et al., 2022).

Disturbační historie ohně v lesích Šumavy

Mezi zásadní přírodní disturbance na zalesněném území Šumavy patří vítr a lýkožrout (Müller et al., 2008; Wichmann and Ravn, 2001). S novějšími paleoekologickými záznamy

sedimentů z jezer Šumavy na české i na bavorské straně se ale ukazuje, že role ohně, zvláště v minulosti, nebyla zanedbatelná (Carter et al., 2018b; Florescu et al., 2024). Tyto hlavní přírodní disturbanční činitelé dlouho formovaly krajinu a měly zásadní vliv na podobu lesů. Obecné charakterizování a generalizování disturbančního režimu v lesích Šumavy ale naráží na variabilitu v časově-prostorovém kontextu. Variabilita může být dána jinou topografií nebo jiným druhovým složením (Kašpar et al., 2020).

Pro potřebu svého zájmu se budu zabývat obdobím od začátku Holocénu po nynější dobu. Studium disturbancí ve starším Holocénu jde jen částečně. Jedná se zejména o disturbanční historii ohně a zrekonstruování krajiny pomocí paleoekologických záznamů. Další zásadní proměnou v kompozici tehdejší vegetace je klima. Vzhledem k nedostatku lokálně odvozených paleoklimatických proxy, se může použít počítačový model. Nejčastěji byl na Šumavě se použit tzv. makrofyzikální klimatický model (MCM). MCM představuje model tepelné bilance odvozený z orbitálního vlivu, změn atmosférické průhlednosti a principů synoptické klimatologie. Poskytuje měsíční teploty a průměry evaporace ve 100-letých intervalech pro určitou oblast za použití lokálních meteorologických dat. Kalibrací vůči meteorologickým datům poskytuje vysoké rozlišení a možnost sledovat změny v čase (Carter et al., 2018b; Dreslerová et al., 2020; Kuneš et al., 2015). Dnes ale existují sofistikovanější a přesnější modely pro daleko širší území, jejichž význam pro paleoekologický výzkum teprve přichází (Karger et al., 2023).

Dnešní oblast Šumavy v raném Holocénu vypadala znatelně jinak než je obraz dnešní krajiny. Druhová kompozice se skládala z velké části ze světlomilných jehličnatých i listnatých stromů. Významnou část taky zaujímal keře a byliny. Z pylových záznamů (obr.1) lze vyvodit, že hustota lesa nebyla nijak vysoká a většinu lesa zaujímala bříza (*Betula*) a borovice (*Pinus*), později se k nim přidala líska (*Corylus*). Klima na konci glaciálu a na začátku Holocénu vykazovalo výraznou sezonalitu teplot. Sezonalita teplot je jeden z hlavních klimatických faktorů ovlivňující vznik lesních požárů (Florescu et al., 2024). Teploty v létě byly vyšší než dnes a teploty v zimě byly nižší než dnes, přesto průměrná roční teplota je dnes vyšší (v porovnání s průměrem s předindustriálními hodnoty o 2 až 2,5 °C). Vyšší teploty v létě se sčítaly s nižšími průměry srážek v létě a vytvářely vhodné podmínky pro vznik lesních požárů (Carter et al., 2018b; Florescu et al., 2024; Mateo-Beneito et al., 2024; Mohammadi et al., 2022).

Otevřenost lesů ovlivněná přítomností světlomilných druhů a abundancí paliva znamenala, že frekvence požárů byla 4 až 5 případů za 1000 let v 11,7 až 9,3 tisíc let BP (BP

= before present; kolik let před rokem 1950). Severita požárů z tohoto období byla smíšená s epizodami pozemních požárů hlavně trav a bylin nebo korunových požárů hlavně lísek a bříz. Borovicím střídavý režim požárů se malou až střední severitou vyhovoval a dovoval jim konkurovat v krajině. Obdobně to vyhovovalo lísce i bříze, které rychle kolonizovaly čerstvě ohněm zasažené oblasti (Carter et al., 2018b; Florescu et al., 2024).

V období mezi 10 až 8,3 tisíci lety BP se z pylových záznamů dá vypořovat rozšíření smrku ztepilého (*Picea abies*). Se vzrůstajícím zastoupením smrku, rychle klesá populace břízy a borovice. Přestože severita lesních požárů a jejich frekvence se zůstává podobná, lehce se snižuje, tak se mění druhová kompozice krajiny. Nicméně režim požárů zásadně nezměnil. Podle pylové analýzy se předpokládá, že tehdejší koruna lesa nebyla zapojená, a díky své otevřenosti a sušším podmínkách než dnes se režim požárů neměnil ani po změně druhové struktury (Carter et al., 2018b; Florescu et al., 2024).

Mezi lety 8 až 7 tisíc let BP dochází k požárům s nejvyšší severitou, kdy shoří celé stojaté porosty lesa na některých místech. Ale frekvence požárů se výrazně snížila na 1 až 2,5 událostí za 1000 let. Pravděpodobným vysvětlením je druhová struktura, kdy dominuje smrk s lískou a malým zastoupením břízy a borovice. Morfologie smrku potlačuje malé požáry, ale naopak u velkých umožňuje šíření po celé výšce. Pomocí větví od země až po korunu umožňuje tranzici požáru a následné šíření na vedlejší stromy (Rogers et al., 2015). V rámci Šumavy byly zaznamenány prostorové rozdíly. V oblastech, kde se držela větší populace borovic se frekvence lesních požárů neměnila. Nadále bylo okolo 3 až 4 událostí za 1000 let ale severita byla stejně vysoká jako v oblastech s dominancí smrku (Carter et al., 2018a, 2018b; Florescu et al., 2024).

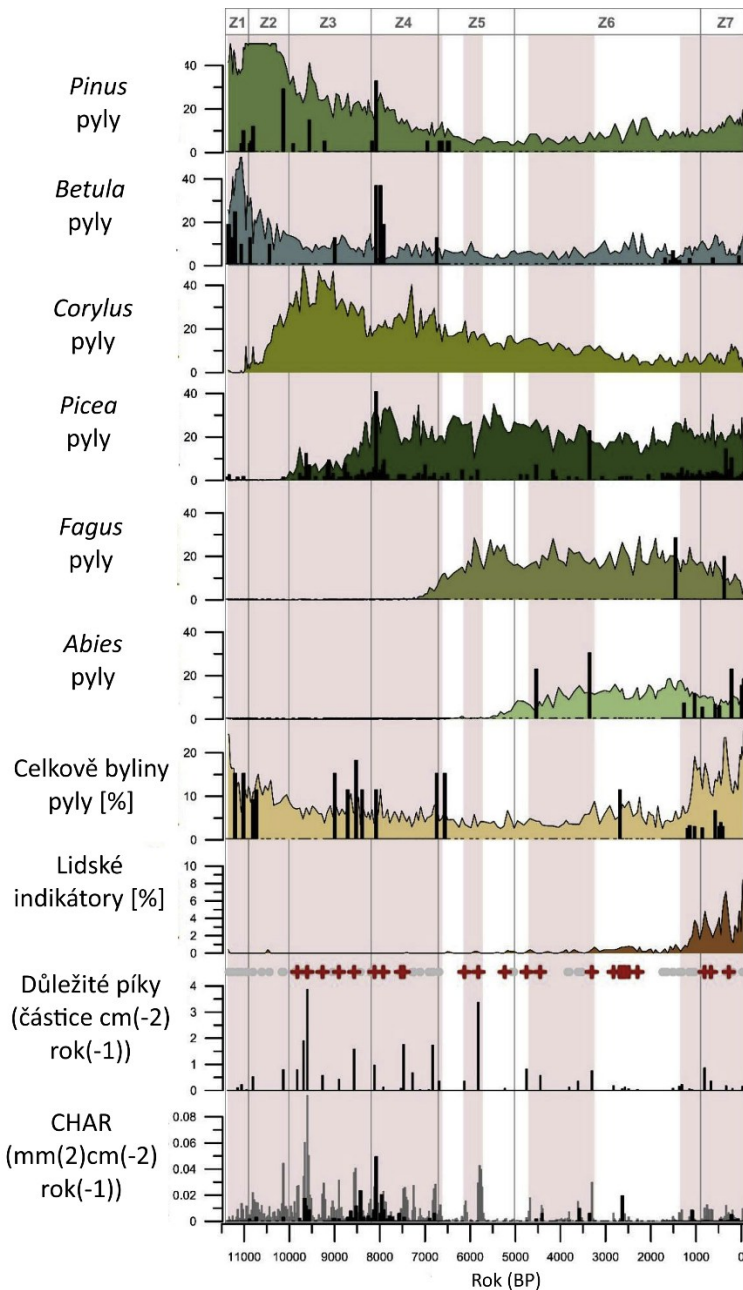
Z klimatických modelů vychází, že nejvyšší letní teploty připadaly na období mezi 6,5 až 6 tisíci lety BP. S tím souvisí i dva požáry z tohoto rozmezí (Carter et al., 2018b; Florescu et al., 2024). Nicméně od 5,5 tisíci lety BP už dochází ke snižování letních teplot, ke zvyšování zimního oslunění a s tím souvisejí nárůst zimních teplot, což vytváří mírnější a vlhčí podmínky (Carter et al., 2018b). V období okolo 7 až 6 tisíci lety BP dochází k expanzi buku lesního (*Fagus sylvatica*), který zanedlouho tvoří 20 % z celkové druhové kompozice. S rozšířením buku dochází k proměně lesa z otevřeného na více uzavřený. Koruna je více zapojená, má větší plochu na zachycení na což vytváří vlhčí mikrostanoviště a potlačuje lesní požáry (Geiger et al., 2009). Před 6 tisíci lety BP tedy dochází k zásadní proměně druhové struktury a prosazují se druhy schopné růst v hustším lese, tolerující stín.

Jestli zapojený les s méně požáry tolerujícími druhy a s nově vytvořeným vlhčím prostředím nebo změna klimatu k mírnějšímu, s menšími teplotními rozdíly během roku a menšímu riziku vzniku paliva vedla k potlačení lesních požárů, je otázka, na kterou jsou nejednotné názory. Nicméně nižší incidence lesních požárů vedla k sukcesí smíšených lesů na větší zastoupené stín-tolerantní druhy jako smrk, buk nebo později jedle a k druhotnému potlačení lesních požárů (Carter et al., 2018b; Florescu et al., 2024; Rogers et al., 2015).

Období od roku 6000 do 3500 BP je znatelné nízkou frekvencí lesních požárů (1 až 2 požáry za 1000 let) a zároveň nízkou severitou. Od 5 tisíc lety BP se začíná rozšiřovat jedle bělokorá (*Abies alba*), která doplňuje dominantní smrk a buk. V tomto období je velmi málo disturbancí, což vede k velmi hustým lesům, které se dožívají dlouhého věku (Carter et al., 2018b; Florescu et al., 2024).

Od 3500 BP se v sedimentech začínají objevovat druhy indikující lidskou přítomnost (Carter et al., 2018b; Edvardsson et al., 2022; Florescu et al., 2024). S lidskou přítomností souvisí taky zvýšení početnosti lesních požárů (obr.1). Nicméně i z mála studií, které byly na tohle téma byly provedené, se začátek lidského působení časově liší. Florescu et al. (2024) udává, že na bavorské straně Šumavy k vrcholu dochází okolo roku 3000 BP, zatímco Carter et al. (2018b) zmiňuje, že z české strany k tomu dochází o 1000 let později. Lesní požáry byly sice časté (až 5 požárů za 1000 let), ale jejich severita byla nízká. Za to pravděpodobně může uzavřený a vlhký les (Carter et al., 2018b; Florescu et al., 2024). Z archeologických záznamů se ukazuje, že lidé měli vliv na vyšší polohy na Šumavě až v pozdním Holocénu. Zvýšení frekvence mohlo být způsobeno lovením nebo užíváním starých cest přes hory (Dreslerová et al., 2020; Kozáková et al., 2021). Pro krajinu to znamenalo nárůst rudérálních a nitrofilních druhů, snížení hustoty lesů, zvýšení otevřenosti krajiny a zvýšení některých pionýrských druhů jako bříza nebo borovice (Carter et al., 2018b).

Za posledních 2000 let se lesy proměnily pod lidskou aktivitou. Zvýšená těžba pro získávání energie, otevření krajiny pro pastevectví a stále rostoucí tlak lidské činnosti vede k relativně vysoké frekvenci lesních požárů v porovnání za posledních 6000 let. Severita lesních požárů zůstává stále nízká, což podtrhuje význam mikroklimatu souvislého lesa na potlačení požárů (Carter et al., 2018b; Florescu et al., 2024).



Obrázek 1: Grafy popisující pomocí pylové analýzy druhovou kompozici a historii lesních požárů z Prácheňského jezera na Šumavě za posledních 12 000 let (převzato z Carter et al., 2018b, upraveno)

Disturbanční režim větru a lýkožrouta v lesích Šumavy

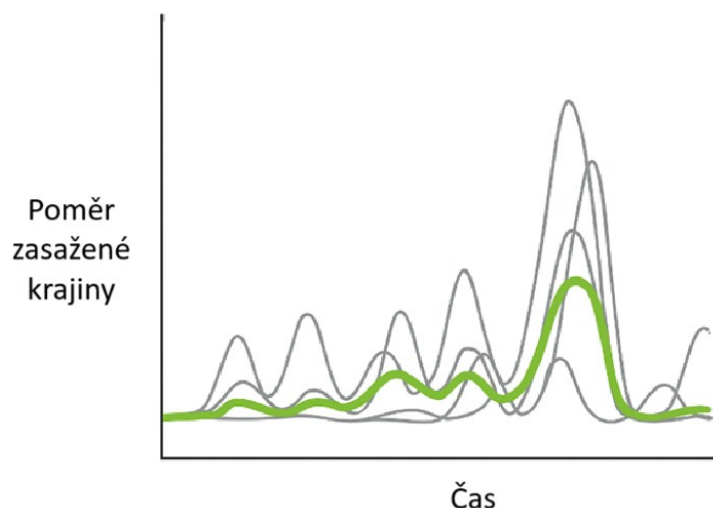
Pro popsání disturbancí způsobené větrem nebo lýkožroutem se nejčastěji používá dendrochronologická analýza. Pomocí analýzy letokruhů a stanovení let, kdy došlo k rapidnímu růstu přítomných jedinců nebo k rychlému růstu nových jedinců, se určuje otevření ve dříve zapojené oblasti (Svoboda et al., 2012). Pomocí těchto dvou indikátorů se datuje, kdy došlo k výrazné změně v okolí stromu. Změna podmínek mohla být způsobena

různými příčinami. Pro studium disturbancí je důležité, že podobné změny zaznamenané dendrochronologickou metodou jsou synchronizované u většího počtu stromů a jde považovat za příčinu změny podmínek působení jednoho nebo obou disturbančních činitelů (Schurman et al., 2018). Pro lepší interpretaci dat se udávají dekády, ve kterých ke změnám došlo. Zároveň to lépe pokrývá časovou délku kůrovcové gradace, která může trvat několik let (Kašpar et al., 2020).

Z dendrologických dat se dá zrekonstruovat disturbanční historie Šumavy z posledních několika stovek let. Na území nezasazených člověkem se většinou jedná o lesy staré 170 až 200 let, ale jsou známé i pralesy z 16. století (Kašpar et al., 2020).

Pro většinu území Šumavy platí, že se nachází ve střídavém režimu disturbancí (Čada et al., 2020, 2013b; Kašpar et al., 2020; Kuosmanen et al., 2020; Vašíčková et al., 2024). Pro tento režim je typické střídání častých disturbančních událostí s malou severitou, méně častých se střední severitou a málo pravidelných s velkou severitou (Obrázek 2).

Pro smrkový les u Černého jezera v klimatickém optimu byla zrekonstruována frekvence disturbancí s malou severitou v rozpětí každých 10 až 50 let. Většinou se jednalo o historicky zdokumentovanou vichřici nebo následnou lýkožroutovou gradaci. Zatímco události s velkou severitou byly zaznamenány z té oblasti jen dvě. Jednalo se o dekády z období 1820 a 1860. To se projevilo na zhruba 30 až 70 letech následného nadprůměrného růstu (Čada et al., 2013b). Za dvěma hlavními událostmi, které měli největší vliv na strukturu lesa, pravděpodobně stojí zdokumentované vichřice z let 1812-13, 1821-22, 1853-1870, za poslední kterou následovala gradace lýkožrouta (Svoboda et al., 2012; Zatloukal, 1998). Podobnou historii, kdy několik velmi významných disturbančních událostí ovlivní silně a extenzivně nějaké území, je častý případ na Šumavě. Následná obnova často spěje k růstu podobně staré generace stromů a to vytváří homogenizaci (Kindlmann et al., 2013).



Obrázek 2: Vizualní reprezentace fiktivního disturbačního režimu v temperátním lese na Šumavě

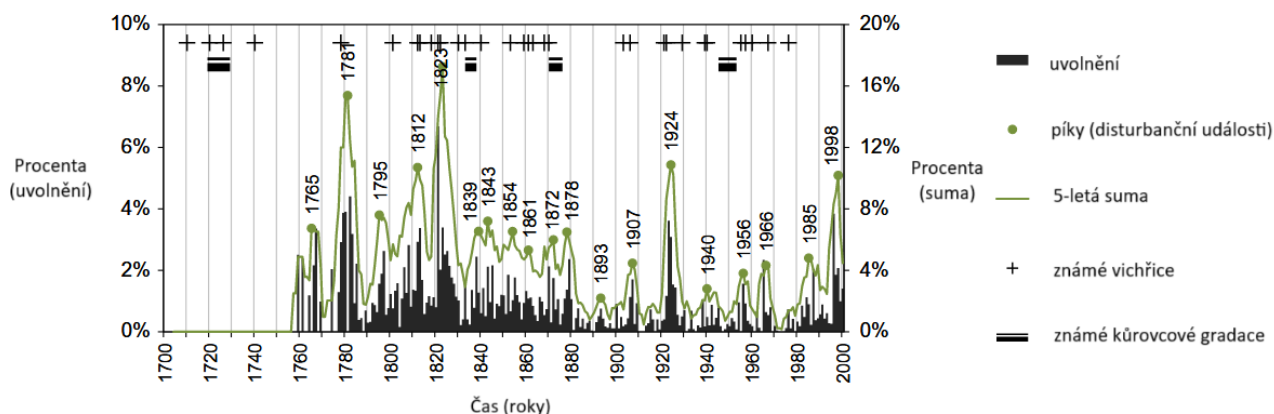
Jak se bude obnovovat smrkový les po disturbancích taky záleží na předešlé disturbanční historii (Čada et al., 2013a; Svoboda et al., 2012). Z jiné dendrochronologické analýzy z Šumavy z pohraniční oblasti v nadmořské výšce 1250 metrů až k hřebenu ve výšce 1350 metrů se ukázalo, že výškový gradient hrál roli v obnově a následné resilienci lesa na vichřici Kyrill v roce 2007 (Janík and Romportl, 2018). Většina stromů z oblasti byla starých 140 až 240 let a vykazovaly dva základní trendy v růstu. Spodní část, kde je dnes přítomné více mrtvého dřeva s větší heterogenní strukturou, mělo dvě periody, kdy došlo k rychlému růstu. V období od 1770 do 1800 se otevřela část korunové vrstvy a umožnilo to části jedinců vyrůst. Zbytek korunové vrstvy se otevřel v období 1840 až 1860, kdy úmrtí zbytku starších dospělých stromů umožnilo růst druhé kohortě na stanovišti. To svědčí o dvou rozdílných disturbančních událostí s velkou severitou, které ale neměly ničující efekt na celé společenstvo. Zatímco horní část, která je víc homogenní má jen jednu kohortu z období 1840 až 1860, kdy pravděpodobně došlo k narušení vedoucí k nahrazení celého porostu nebo k několika po sobě jdoucím silným disturbancím. Určení přesného data a typu disturbance za tímto režimem je náročné a raný vývoj sazenic a mladých smrků probíhá poměrně pomalu, do přirozené obnovy to trvá i 30 let, což ztěžuje datování (Kupferschmid et al., 2006). Právě heterogenita spodní části umožnila lepší resistenci a následnou resilienci vůči ničivé vichřici z roku 2007 a kůrovcové gradaci v dalších letech. Zatímco horní část se stejnověkým porostem byla mnohem více náchylnější a celá odumřela (Svoboda et al., 2012). To potvrzuje domněnku, že lesní struktura zanechaná vlivem minulých disturbancí se chová jako biologické dědictví a má potenciál ovlivňovat odpověď a obnovu na budoucí disturbance.

Jiná dendrochronologická studie (Janda et al., 2014) z podobné oblasti za posledních 300 let ukazuje synchronizovaný růst v období 1750 až 1770 a 1810 až 1830. Disturbance v těchto obdobích nebyly tak devastující, aby došlo k nahrazení celého porostu, ale projevilo se to na zřetelných místech (zhruba 20 až 50 metrů v průměru), kde se uchytily stejnověké porosty. Vytváření podobných malých oblastí, kde severita je výrazná ale rozsah není velký, se nazývá tkz. gap dynamics (Janda et al., 2014; Kašpar et al., 2020; Schurman et al., 2018). Za 300 let zrekonstruované historie se ukázalo, že nedošlo k disturbanci tak výrazné, aby se nahradil celý porost. To dokládá, že takhle silné disturbanční události s největší severitou jsou nepravidelné a nemusí se v přirozeném lese vyskytovat po stovky let. Disturbance z období v této studii (Janda et al., 2014) se shodují s ostatními na Šumavě (Čada et al., 2013b; Svoboda et al., 2012; Vašíčková et al., 2024) naznačující potencionálně prostorovou synchronizaci, kdy se nemuselo jednat o jednu událost (například silnou vichřici), ale o klimatické podmínky příhodných k disturbancím s velkou severitou. To naznačuje i studie (Senf and Seidl, 2018) porovnávající disturbanční režimy v národních parcích po celé střední Evropě s převážně bukovými a jedlovými porosty až k smrkovému klimaxu. Dochází k závěru, že přestože se prostorová variabilita liší podle gradientu topografické komplexity, časová disturbanční dynamika je synchronizována suchy a bouřkovou aktivitou. Se stoupající topografickou komplexitou se zvyšuje pravděpodobnost rozmanitější druhové kompozice, větší počet mikrostanovišť a menší náchylnost na lýkožroutovou gradaci, ale má zase zvýšené vystavení větru. Naopak nízká topografická komplexita a menší fragmentace umožňuje vytvoření více homogenního porostu, ve kterých se můžou lokální erupce lýkožrouta šířit nekontrolovaně z několika různých míst. To je příklad Šumavy (Macek et al., 2017; Senf and Seidl, 2018; Wichmann and Ravn, 2001).

Širší dendrochronologický výzkum v oblasti Šumavy i v přeshraničním Bavorském lese byl proveden minulý rok (Vašíčková et al., 2024). Většina dnešních porostů začala růst v 17. a 18. století a největší vlna regenerace proběhla na konci 19. století. Výrazná byla hlavně na české straně, kde asi polovina stromového pokryvu byla uvolněna a docházelo k úplným nahrazením porostu. V letech mezi 1868 až 1870 došlo ve střední Evropě k sérii vichřicím, které povalily mnoho stromů. Následující dekádu se rozjela lýkožroutová gradace, která byla bezprecedentní (Vašíčková et al., 2024) a zasáhla mnoho oblastí (Čada et al., 2013b; Janda et al., 2014; Kašpar et al., 2020). Zasažená místa byla hospodářsky využita a odtěžena. Předpokládá se, že následnou lidskou činností po disturbancích byla postižena asi třetina horského smrkového lesa na Šumavě (Čada et al., 2013a).

V jiné studii porovnávající smíšené lesy s Boubínským pralesem na Šumavě se ukázalo, že obnova po disturbancích je druhově rozdílná a může se se změnou klimatu měnit druhová kompozice (Kašpar et al., 2020). Zatímco buk se regeneruje kontinuálně s malým zvýšením po disturbancích, tak smrk regeneruje hlavně po velkých disturbancích. Přisuzuje se to hlavně schopnosti buku se prosadit i v zapojeném korunovém porostu, zatímco smrk je světlomilný druh a regeneruje na otevřených plochách po velkých disturbancích. Taky se ukázalo, že pokud se odstraní mrtvé dřevo ze stanoviště, tak vzroste poměr buku vůči smrku, naznačující větší plasticitu buku, který je schopný tolerovat sušší a otevřenější mikrostanoviště (Kašpar et al., 2020).

Z historických záznamů (Zatloukal, 1998) lze povědět, že k velkým vichřicím na Šumavě došlo v letech 1710, 1718-28 (s následnou lýkožroutovou gradací), 1740, 1778, 1801, 1812-13, 1821-1822, 1833-40 (s následnou lýkožroutovou gradací), 1853, 1859-61 a 1868-80 (s následnou lýkožroutovou gradací). Velké disturbanční události tedy byly docela obvyklé v 18. a 19. století (obrázek č.3) ale už málo v 1. polovině 20. století. Absence plošných disturbancí umožnila stojícím porostům vyrůst do velmi vysokého věku, někde až přestárlého. S vyšším věkem dochází v smrkových lesích k homogenizaci a k menší resistenci vůči nadcházejícím událostem (Čada et al., 2016a, 2013b; Kulakowski et al., 2017).



Obrázek 3: Závislost uvolnění stromů v čase z dendrochronologických dat. Vyznačené jsou známé disturbanční události. Data byla sesbírána z několika lokalit temperátního lesa na Šumavě viz původní studie (převzato z Čada et al., 2018b, upraveno)

Ve druhé polovině 20. století na Šumavě docházelo ke kyselým dešťům a k větší depozici síry a dusíku kvůli zvýšenému spalování fosilních paliv. Vyšší imise z kyselých dešťů způsobily okyselení půdy ve vyšších nadmořských výškách. Množství znečištění nebylo tak velké jako na jiných místech České republiky (třeba černý trojúhelník v Krušných horách), ale kyselý charakter podloží snížil pufrací vlastnost půdy. Vliv znečištění byl

komplexní, například se ukázalo, že neměl přímý vliv na stromy skrz omezení živin v kyselých půdách nebo snížení míry fotosyntézy, ale pravděpodobně to ovlivnilo vodivost průduchů. To zvýšilo stres stromu a náchylnost na další stresory (Čada et al., 2016b; Šantrůčková et al., 2007).

V novodobé historii došlo k lokalizovaným kůrovcovým gradacím v letech 1984-89 a 1995 až 1999 (Čada et al., 2013a). Další razantní disturbanci přinesla série vichřic vrcholící orkánem Kyrill z 18. a 19. ledna 2007 po které následovala širokoplošná lýkožroutová gradace (Janík and Romportl, 2018). Plocha jehličnatých lesů se na území Národního parku Šumava za období 2006 až 2012 snížila z 387 na 330 km² (z 56,6 % celého území na 48,3 %). Zhruba jen 5 km² plochy bylo větrem silně zasaženo, přibližně stejná plocha byla v následující letech vytěžena holosečí, ale většinu přeměněné plochy (34 km²) představoval mrtvý stojící les (Janík and Romportl, 2018). Za odumřením většiny porostů nestojí přímo vichřice, ale následná lýkožroutová gradace. Ta pramenila z nově spadaného mrtvého dřeva, který posloužil jako zdroj namnožení velké populace (Zeppenfeld et al., 2015). Pravděpodobně sehrála roli i zvýšená průměrná teplota, která zvýšila fitness lýkožrouta snížená obranyschopnost smrku kvůli znečištění ovzduší z minulosti a zjednodušená krajinná mozaika. Ta pramení v odlehlých oblastech z relativní absence disturbancí ve 20. století a v nižších nadmořských výškách to může být dáno těžební aktivitou z druhé poloviny 19. století homogenizující porost (Kindlmann et al., 2013).

Vliv klimatických změn na temperátní horské lesy

Klimatická změna má široké dopady na Českou republiku, např. za posledních 60 let se průměrná teplota u nás zvýšila o 2,3 °C. Má také výrazný vliv na disturbanční dynamiku v temperátních lesech (Millar and Stephenson, 2015). Na disturbance může mít buď přímý efekt, nepřímý efekt nebo interakční efekt. Přímý efekt zahrnuje nezprostředkované efekty klimatických faktorů na disturbanční události. Může to zahrnovat změny ve frekvencích a severitě vichřic nebo obdobích sucha. Nepřímé efekty vyjadřují změny ve vegetacích pod vlivem klimatické změny, které se promítly na disturbančním režimu. Jde o změny jako populace stromů, druhová kompozice, velikost a hustota kmene

nebo množství paliva. Interakční efekt popisuje propojení mezi disturbančními faktory, nejčastěji se jedná o vztah hmyzu a abiotického faktoru (vítr, požár nebo sucho). Ze zmíněných způsobů vlivu klimatické změny je nejvýznamnější přímý efekt podtrhující důležitost klimatických faktorů jako podněcujících proměnných v disturbanční dynamice (Seidl et al., 2017).

Vyhodnocení jednotlivých disturbancí

Z tabulky 1 lze vyčíst jakými způsoby má klimatická změna přímé, nepřímé a interakční efekty na jednotlivé disturbance. Dojde k navýšení u 5 z 6 disturbancí v teplejších a sušších podmínkách způsobený klimatickou změnou. Jediná, u které se předpokládá, že ubude je sníh a led, který v nových teplejších podmínkách nebude mít takový rozsah (Seidl et al., 2017). To může hrát roli i na Šumavě nebo v jiných temperátních horských lesích, protože sníh ve vyšších nadmořských výškách vydrží kratší dobu a roztaje dříve. To může vést v letních měsících ke většímu vodního deficitu a tím potencionálně zvětšovat náchylnost k disturbancím.

Mezi hlavní trendy z tabulky 1 pro temperátní horské ekosystémy bych zařadil rostoucí riziko požárů, jejíž frekvence se severitou se zvyšuje a může zasáhnout i místa, kde lesní požáry nebyly běžné v historii disturbanční dynamiky (Boháč and Drápela, 2023). Nárůst teploty může svědčit lýkožroutovi, nicméně přínosy nejsou jednostranné. Na jednu stranu se více jedinců může dožít jara aniž by zmrzla, mají delší vegetační sezónu, ve které potencionálně mohou mít až 3 generace a mají rychlejší vývoj díky teplejšímu počasí. Na druhou stranu kvůli rostoucí pravděpodobnosti extrémních výkyvů počasí jsou zimy nepředvídatelné. Vyšší teplota na jaře taky může způsobit brzké narušení zimní dormance před vegetační sezónou a čelit omezenému množství potravy (IPCC, 2023; Marini et al., 2017; Seidl et al., 2017). Nicméně se předpokládá, že celkový efekt klimatické změny pro lýkožrouta smrkového bude přínosný (IPCC, 2023; Marini et al., 2017).

Změna klimatu se taky může významně podepsat v narušení hydrologického cyklu a k většímu suchu a nedostatku vody. Nedostatek příjmu vody ve stromech vyvolává stres a snižuje jejich obranyschopnost vůči disturbancím. Společně s teplotním variabilitou byla dostupnost vody nejvíce důležitý klimatický faktor ve vztahu k disturbancím (IPCC, 2023; Seidl et al., 2017).

Další velkou měrou se můžou na disturbancích podepsat změny ve vegetačním pásmu v důsledku zvyšujících se teplot. Rostlinné druhy nemají stejnou možnost migrace jako živočišné druhy. Neschopnost migrace jedince může vést k životu v suboptimálních podmínkách, ve kterých nevyrostal a k novým okolnostem soužití s novými živočišnými druhy, které mohou vést k novým neznámým překážkám (IPCC, 2023).

Tabulka 1: Přehled dopadů klimatické změny na jednotlivé typy disturbancí temperátních lesů a jakým způsobem budou mít efekt (převzato z IPCC, 2023; Seidl et al., 2017, upraveno)

DISTURBANCE	PŘÍMÝ EFEKT	NEPŘÍMÝ EFEKT	INTERAKČNÍ EFEKT
POŽÁR	<ul style="list-style-type: none"> - Vlhkost paliva - Zdroje zapálení (např. blesky) - Rychlost šíření požáru (např. vítr) 	<ul style="list-style-type: none"> - Dostupnost paliva (např. produktivita vegetace) - Hořlavost (např. druhové složení vegetace) - Spojitost paliva (např. struktura vegetace) 	<ul style="list-style-type: none"> - Dostupnost paliva disturbancí (např. větrem, hmyzem) - Palivové bariéry (např. lavinové svahy)
SUCHO	<ul style="list-style-type: none"> - Výskyt nedostatku vody - Délka období sucha - Intenzita vodního deficitu 	<ul style="list-style-type: none"> - Efektivita využití vody (např. hustota a konkurence stromů) - Citlivost na sucho (např. druhové složení stromů) 	<ul style="list-style-type: none"> - Změny struktury lesa ovlivněné suchem a požárem - Hustota lesa ovlivněná hmyzem
VÍTR	<ul style="list-style-type: none"> - Výskyt silného větru - Délka větrných událostí - Intenzita větru (např. nárazy) 	<ul style="list-style-type: none"> - Zakotvení stromů (např. zmrzlá půda) - Expozice stromů větru - Odolnost vůči větru (např. druhové složení) 	<ul style="list-style-type: none"> - Interakce s hmyzem – změna hrubosti koruny - Patogeny snižující zakořenění a stabilitu kmene
SNÍH A LED	<ul style="list-style-type: none"> - Výskyt sněhu - Délka sněhové pokrývky - Výskyt mrznoucího deště 	<ul style="list-style-type: none"> - Expozice lesů sněhu - Riziko lavin 	<ul style="list-style-type: none"> - Lavinové poškození (např. narušení kůrovcem usnadní vznik lavin)
HMYZ	<ul style="list-style-type: none"> - Metabolismus agenta (např. rozmnožování) - Chování (např. žír) - Přežívání (např. zimní mortalita) 	<ul style="list-style-type: none"> - Rozšíření a výskyt hostitele - Synchronizace výskytu hmyzu a hostitele - Obranyschopnost hostitele 	<ul style="list-style-type: none"> - Přítomnost a hojnost hostitele - Resistance a odolnost hostitele ovlivněná např. suchem
PATOGENY	<ul style="list-style-type: none"> - Metabolismus agenta (např. dýchání) - Hojnost agenta 	<ul style="list-style-type: none"> - Hojnost a rozmanitost hostitelů - Obranyschopnost hostitelů 	<ul style="list-style-type: none"> - Interakce mezi agenty (např. s hmyzem) - Šíření agenta (např. pomocí vektorů jako jsou hmyzí přenašeči)

Závěr

Disturbanční režim v horských temperátních lesech se skládá z komplexního působení různých disturbančních činitelů v různých frekvencích, rozsahu a intenzitě. Kvantifikace těchto změn je náročná vzhledem k dlouhodobému charakteru disturbanční dynamiky. Ale ze znalostí, které byly již shromážděny se ukazuje, že se nejlépe charakterizuje jako smíšený režim. Malé disturbance s malou severitou se objevují často a velké disturbance s regionálním přesahem a velkou severitou se objeví jednou za stovky let.

Dopady disturbancí na lesní porost záleží na mnoha faktorech – druhová kompozice, velikostní struktura, předchozí disturbanční režim, klimatické podmínky, období od poslední významné disturbance nebo topografie a mnohé další. Výčet proměnných, které zasahují do resistance a resilience ekosystému je dlouhý a variabilní, ale hlavní jsem ve své práci představil. Obecně se dá říct, že s větší variabilitou (druhové kompozice, struktury, topografie,...) se severita disturbance na porost zmenšuje. Lesní hospodářství praktikované v současné době s preferencí smrku a obmýtím okolo 80 let snižuje variabilitu ve všech faktorech. Menší obranyschopnost smrku daná vysázením v nepůvodních lesních vegetačních stupních, ještě prohloubená dopady klimatické změny, se rovná velké náchylnosti na disturbance (zejména lýkožroutovou gradací). V nižších a sušších oblastech stojí za myšlenku změna lesnického managementu, ve kterém bude zdůrazněna přirozená obnova a větší komplexita porostu. V takovém způsobu managementu bude možno předejít velkým ekonomickým ztrátám, což je primární role hospodářských lesů.

Ve veřejné pozornosti se disturbance lesů dostaly do popředí zejména s vichřicí Kyrill a lýkožroutovou gradací. Vzhledem k velikosti a severitě zasažené plochy společně s řadou faktorů, které k tomu přispěly, vystává otázka, zda byla série vichřic a lýkožroutové gradace z let 2007 až 2011 přirozenou součástí ekosystému nebo zda šlo o mimořádnou událost. V tomhle kontextu se udává tzv. historický rozsah variability (HRV), který vypovídá o velikosti gradientu, který dříve měly disturbance jak svojí velikostí, procentem zasažené oblasti a svojí intenzitou. Počítá s minimálním vlivem člověka a může být použit jako návod na management ekosystémů (Kulakowski et al., 2017). Pro lesy Šumavy bych podle výše zmíněné dlouhé historie disturbancí argumentoval, že střídavý režim častějších a menších

disturbancí s velkými a nepravidelný je inherentní součástí ekosystému a dlouhodobé dynamiky lesa. Spadá tedy do historického rozsahu variability. Ba taková událost ani není největší za posledních 200 let. Vichřice z let 1868 až 1870 s lýkožroutovou gradací poškodila až polovina veškerého stojící porostu v té době (Vašíčková et al., 2024). Zatímco poslední událost se týkala jen zhruba 10 % rozlohy národního parku (Janík and Romportl, 2018). Na bezzáshových místech, kde došlo k největší severitě, už dnes existuje zmlazený les, ve kterém je hustota semenáčků velmi vysoká, potrhující skutečnost, že resilience ekosystému je na to připravená (Správa NP Šumava, 2024a).

Přírodní disturbance jsou přirozenou součástí dynamiky temperátních horských ekosystémů, kde jejich působením se vytváří mozaika různě starých, strukturnově a druhově variabilních částí, které svojí heterogenitou tvoří vhodné prostředí pro vysokou biodiverzitu (Bässler et al., 2015; Lehnert et al., 2013; Malíček et al., 2019) a vhodnou půdu (Šamonil and Vašíčková, 2024). Na příkladu Šumavy po poslední velké disturbanční události vzrostla diverzita saproxylického hmyzu nebo třeba tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*), jenž je deštníkovým druhem pro mnohé další druhy a jehož populace vzrostla od té doby o polovinu (Správa NP Šumava, 2024b).

Se vzrůstajícími dopady klimatické změny a předpokládaným větším tlakem na ekosystémy zůstává otázkou, jak se dokážou lesy adaptovat na rychlé změny. Historie napovídá, že se změnou klimatu (jako třeba před 6000 lety) se druhová kompozice a struktura změnila, což vedlo i ke změně disturbační dynamiky. Změna ale nastávala pomalu v řádku až 1000 let a nikoliv jen během 200 let, což je více než jedna průměrná délka života jednoho vzrostlého přirozeného porostu v lese na Šumavě. Klimatická změna může znamenat překročení únosné kapacity ekosystému a dlouhodobé poškození ekosystémových služeb, na kterých lidé závisí (Millar and Stephenson, 2015).

S klimatickou změnou také souvisí trend, který měly temperátní lesy v posledních dekádách. Se zvýšeným oxidem uhličitým a vyšší teplotou byl každoroční růst biomasy vyšší než dříve a sloužily tak jako větší propad oxidu uhličitého v kontextu mitigace klimatické změny. Nicméně se zvýšenou pravděpodobností disturbancí může být tento trend zvrácen (Reyer et al., 2017; Seidl et al., 2014).

Disturbance v lesích představují důležitý faktor v dlouhodobé dynamice lesa a jejich vliv je ovlivněn lesním hospodářstvím a klimatickou změnou. Ve své práci jsem představil jakými způsoby je jejich působení vyzorovatelné. Nicméně vzhledem k dlouhodobému

charakteru disturbační dynamiky a míry nejistot ohledně dopadům klimatické změny shledávám, že stupeň nejistoty v reálném prostředí je znatelný. Zejména oblast interakcí jednotlivých disturbancí a možnosti rozšíření lesních požárů do míst, kde předtím nebyly nebo se dlouho nevyskytovaly, má mezery ve znalostech a další výzkum by byl vhodný.

Literatura

- Albrecht, J., 2003. Chráněná území ČR VIII. Českobudějovicko, 2003rd ed. Brno: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.
- Bässler, C., Seifert, L., Müller, J., 2015. The BIOKLIM Project in the National Park Bavarian Forest: Lessons from a biodiversity survey 2015.
- Beatty, S.W., 1984. Influence of Microtopography and Canopy Species on Spatial Patterns of Forest Understory Plants. *Ecology* 65, 1406–1419. <https://doi.org/10.2307/1939121>
- Berryman, A.A., Kindlmann, P. (Eds.), 2008. Population Systems: A General Introduction, SpringerLink Bücher. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6819-5>
- Birks, H.H., Birks, H.J.B., 2000. Future Uses of Pollen Analysis Must Include Plant Macrofossils. *J. Biogeogr.* 27, 31–35.
- Boháč, A., Drápela, E., 2023. Present Climate Change as a Threat to Geoheritage: The Wildfire in Bohemian Switzerland National Park and Its Use in Place-Based Learning. *Geosciences* 13, 383. <https://doi.org/10.3390/geosciences13120383>
- Boswijk, G., Whitehouse, N.J., 2002. Pinus and Prostomis: a dendrochronological and palaeontomological study of a mid-Holocene woodland in eastern England. *The Holocene* 12, 585–596. <https://doi.org/10.1191/0959683602hl569rp>
- Čada, V., Brůna, J., Svoboda, M., Wild, J., 2013a. Dynamika horských smrčín na Šumavě. *Živa*.
- Čada, V., Morrissey, R.C., Michalová, Z., Bače, R., Janda, P., Svoboda, M., 2016a. Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *For. Ecol. Manag.* 363, 169–178. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.023>
- Čada, V., Šantrůčková, H., Šantrůček, J., Kubištová, L., Seedre, M., Svoboda, M., 2016b. Complex Physiological Response of Norway Spruce to Atmospheric Pollution – Decreased Carbon Isotope Discrimination and Unchanged Tree Biomass Increment. *Front. Plant Sci.* 7, 805. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00805>

Čada, V., Svoboda, M., Janda, P., 2013b. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *For. Ecol. Manag.* 295, 59–68.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.037>

Čada, V., Trotsiuk, V., Janda, P., Mikoláš, M., Bače, R., Nagel, T.A., Morrissey, R.C., Tepley, A.J., Vostarek, O., Begović, K., Chaskovskyy, O., Dušátko, M., Kameniar, O., Kozák, D., Lábusová, J., Málek, J., Meyer, P., Pettit, J.L., Schurman, J.S., Svobodová, K., Synek, M., Teodosiu, M., Ujházy, K., Svoboda, M., 2020. Quantifying natural disturbances using a large-scale dendrochronological reconstruction to guide forest management. *Ecol. Appl.* 30, e02189. <https://doi.org/10.1002/eap.2189>

Carter, V.A., Chiverrell, R.C., Clear, J.L., Kuosmanen, N., Moravcová, A., Svoboda, M., Svobodová-Svitavská, H., van Leeuwen, J.F.N., van der Knaap, W.O., Kuneš, P., 2018a. Quantitative Palynology Informing Conservation Ecology in the Bohemian/Bavarian Forests of Central Europe. *Front. Plant Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02268>

Carter, V.A., Moravcová, A., Chiverrell, R.C., Clear, J.L., Finsinger, W., Dreslerová, D., Halsall, K., Kuneš, P., 2018b. Holocene-scale fire dynamics of central European temperate spruce-beech forests. *Quat. Sci. Rev.* 191, 15–30.

<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.05.001>

Cerioni, M., Brabec, M., Bače, R., Bādgers, E., Bončina, A., Brůna, J., Čećko, E., Cordonnier, T., De Koning, J.H.C., Diaci, J., Dobrowolska, D., Dountchev, A., Engelhart, J., Fidej, G., Fuhr, M., Garbarino, M., Jansons, Ā., Keren, S., Kitenberga, M., Klopčič, M., Konôpka, B., Kopecký, M., Köster, K., Kucbel, S., Lacombe, E., Laurent, L., Leyman, A., Lingua, E., Macek, M., Maciejewski, Z., Malandra, F., Marzano, R., Metslaid, M., Morresi, D., Panayotov, M., Pawlak, B., Pittner, J., Šebeň, V., Socha, J., Svoboda, M., Szwagrzyk, J., Tsvetanov, N., Urbinati, C., Vallet, P., Van de Kerckhove, P., Vandekerckhove, K., Vencurik, J., Vitali, A., Vodde, F., Wild, J., Nagel, T.A., 2024. Recovery and resilience of European temperate forests after large and severe disturbances. *Glob. Change Biol.* 30, e17159.

<https://doi.org/10.1111/gcb.17159>

Chábera, S., 1987. Příroda na Šumavě. Jihočeské nakladatelství, České Budějovice.

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

Cruz, Ó., Riveiro, S.F., García-Duro, J., Casal, M., Reyes, O., 2024. European Atlantic deciduous forests are more resilient to fires than *Pinus* and *Eucalyptus* plantations. *For. Ecol. Manag.* 561, 121849. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121849>

ČT24, Č., 2025. Dobrovolný strážce nenese vinu za požár v Českém Švýcarsku, rozhodl soud [WWW Document]. URL <https://ct24.ceskatelevize.cz/clanek/domaci/zalobce-navrhl-za-zalozeni-pozaru-v-ceskem-svycarsku-dvanact-let-357401> (accessed 2.26.25).

Davidsson, Å., Johansson, M., Bonander, C., 2021. Desirable Effects from Disturbance Ecology—A Paradox within Conservation Management. *Sustainability* 13, 7049. <https://doi.org/10.3390/su13137049>

Doležal, P., 2013. Jak se žije v lese (smrkovém) – kapitoly ze života lýkožrouta smrkového. *Živa* 2013.

Dreslerová, D., Romportl, D., Čišecký, Č., Fröhlich, J., Michálek, J., Metlička, M., Parkman, M., Pták, M., 2020. At the end of the world? Settlement in the Šumava mountains and foothills in later prehistory. *Praehistorische Z.* 95, 535–557. <https://doi.org/10.1515/pz-2020-0025>

Edvardsson, J., Helama, S., Rundgren, M., Nielsen, A.B., 2022. The Integrated Use of Dendrochronological Data and Paleoecological Records From Northwest European Peatlands and Lakes for Understanding Long-Term Ecological and Climatic Changes—A Review. *Front. Ecol. Evol.* 10, 781882. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.781882>

FAO, 2020. Global Forest Resources Assessment 2020. FAO. <https://doi.org/10.4060/ca8753en>

Florescu, G., Tinner, W., Feurdean, A., Finsinger, W., Kuneš, P., Vondrák, D., Heurich, M., Van Der Knaap, W.O., Brychová, V., Kletetschka, G., Carter, V., 2024. Forest composition and density shaped long-term fire regimes and catchment-lake interactions in the temperate-mixed mountain forests of Central Europe. *For. Ecol. Manag.* 572, 122267. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122267>

Gardiner, B., Byrne, K., Hale, S., Kamimura, K., Mitchell, S.J., Peltola, H., Ruel, J.-C., 2008. A review of mechanistic modelling of wind damage risk to forests. *For. Int. J. For. Res.* 81, 447–463. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpn022>

- Geiger, R., Aron, R.H., Todhunter, P., 2009. The climate near the ground. Rowman & Littlefield Publishers.
- Hannon, G.E., Niklasson, M., Brunet, J., Eliasson, P., Lindbladh, M., 2010. How long has the 'hotspot' been 'hot'? Past stand-scale structures at Siggaboda nature reserve in southern Sweden. *Biodivers. Conserv.* 19, 2167–2187. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9830-0>
- Helama, S., Seppä, H., Birks, H.J.B., Bjune, A.E., 2010. Reconciling pollen-stratigraphical and tree-ring evidence for high- and low-frequency temperature variability in the past millennium. *Quat. Sci. Rev.* 29, 3905–3918. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.09.012>
- Hlásny, T., Krokene, P., Liebhold, A., Montagné-Huck, C., Müller, J., Qin, H., Raffa, K., Schelhaas, M.-J., Seidl, R., 2019. Život s kůrovcem: Dopady, výhledy a řešení.
- Holeksa, J., Zielonka, T., Żywiec, M., Fleischer, P., 2016. Identifying the disturbance history over a large area of larch–spruce mountain forest in Central Europe. *For. Ecol. Manag.* 361, 318–327. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.031>
- Holuša, J., Berčák, R., Lukášová, K., Hanuška, Z., Agh, P., Vaněk, J., Kula, E., Chromek, I., 2018. Lesní požáry v České republice - definice a rozdělení: Review.
- IPCC, 2023. Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Jaffe, D.A., O'Neill, S.M., Larkin, N.K., Holder, A.L., Peterson, D.L., Halofsky, J.E., Rappold, A.G., 2020. Wildfire and prescribed burning impacts on air quality in the United States. *J. Air Waste Manag. Assoc.* 70, 583–615. <https://doi.org/10.1080/10962247.2020.1749731>
- Janda, P., Svoboda, M., Bače, R., Čada, V., Peck, J.E., 2014. Three hundred years of spatio-temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. *For. Ecol. Manag.* 330, 304–311. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.041>
- Janík, T., Romportl, D., 2018. Recent land cover change after the Kyrill windstorm in the Šumava NP. *Appl. Geogr.* 97, 196–211. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2018.06.006>
- Jelínek, J., 2005. Od jihočeských pralesů k hospodářským lesům Šumavy. ÚHUL, Brandýs nad Labem.

Karger, D.N., Nobis, M.P., Normand, S., Graham, C.H., Zimmermann, N.E., 2023. CHELSA-TraCE21k – high-resolution (1 km) downscaled transient temperature and precipitation data since the Last Glacial Maximum. *Clim. Past* 19, 439–456.

<https://doi.org/10.5194/cp-19-439-2023>

Kašpar, J., Šamonil, P., Vašíčková, I., Adam, D., Daněk, P., 2020. Woody species-specific disturbance regimes and strategies in mixed mountain temperate forests in the Šumava Mts., Czech Republic. *Eur. J. For. Res.* 139, 97–109. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01252-9>

Kenis, M., Wermelinger, B., Grégoire, J., 2004. *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Kluwer, Dordrecht.

Kindlmann, P., Matějka, K., Doležal, P., 2013. Co je za přemnožováním (gradací) lýkožrouta smrkového na Šumavě. *Živa* 2013.

Kindlmann, P., Matějka, K., Doležal, P., 2012. *Lesy Šumava, lýkožrout a ochrana přírody*. Nakladatelství Karolinum, Praha.

Kozáková, R., Bobek, P., Dreslerová, D., Abraham, V., Svobodová-Svitavská, H., 2021. The prehistory and early history of the Šumava Mountains (Czech Republic) as seen through anthropogenic pollen indicators and charcoal data. *The Holocene* 31, 145–159.

<https://doi.org/10.1177/0959683620961484>

Kulakowski, D., Seidl, R., Holeksa, J., Kuuluvainen, T., Nagel, T.A., Panayotov, M., Svoboda, M., Thorn, S., Vacchiano, G., Whitlock, C., Wohlgemuth, T., Bebi, P., 2017. A walk on the wild side: Disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.* 388, 120–131.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.037>

Kuneš, P., Svobodová-Svitavská, H., Kolář, J., Hajnalová, M., Abraham, V., Macek, M., Tkáč, P., Szabó, P., 2015. The origin of grasslands in the temperate forest zone of east-central Europe: long-term legacy of climate and human impact. *Quat. Sci. Rev.* 116, 15–27.

<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.03.014>

Kuosmanen, N., Čada, V., Halsall, K., Chiverrell, R.C., Schafstall, N., Kuneš, P., Boyle, J.F., Knížek, M., Appleby, P.G., Svoboda, M., Clear, J.L., 2020. Integration of dendrochronological and palaeoecological disturbance reconstructions in temperate mountain forests. *For. Ecol. Manag.* 475, 118413. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118413>

- Kupferschmid, A.D., Brang, P., Schönenberger, W., Bugmann, H., 2006. Predicting tree regeneration in *Picea abies* snag stands. *Eur. J. For. Res.* 125, 163–179.
<https://doi.org/10.1007/s10342-005-0080-8>
- Lehnert, L.W., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P.J., Müller, J., 2013. Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages. *J. Nat. Conserv.* 21, 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.11.003>
- Lindbladh, M., Niklasson, M., Karlsson, M., Björkman, L., Churski, M., 2008. Close anthropogenic control of *Fagus sylvatica* establishment and expansion in a Swedish protected landscape – implications for forest history and conservation. *J. Biogeogr.* 35, 682–697.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01813.x>
- Macek, M., Wild, J., Kopecký, M., 2017. Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. *ResearchGate*.
<https://doi.org/10.1002/eap.1429>
- Malíček, J., Palice, Z., Vondrák, J., Kostovčík, M., Lenzová, V., Hofmeister, J., 2019. Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic: assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. *Biodivers. Conserv.* 28, 3497–3528.
<https://doi.org/10.1007/s10531-019-01834-4>
- Marini, L., Økland, B., Jönsson, A.M., Bentz, B., Carroll, A., Forster, B., Grégoire, J., Hurling, R., Nageleisen, L.M., Netherer, S., Ravn, H.P., Weed, A., Schroeder, M., 2017. Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. *Ecography* 40, 1426–1435. <https://doi.org/10.1111/ecog.02769>
- Mateo-Beneito, A., Florescu, G., Tátosová, J., Carter, V.A., Chiverrell, R., Heiri, O., Vasiliev, I., Kuosmanen, N., Kuneš, P., 2024. Multi-proxy temperature and environmental reconstruction during the Late Glacial and Early Holocene in the Bohemian Forest, Central Europe. *Quat. Sci. Rev.* 331, 108647. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2024.108647>
- McLauchlan, K.K., Higuera, P.E., Miesel, J., Rogers, B.M., Schweitzer, J., Shuman, J.K., Tepley, A.J., Varner, J.M., Veblen, T.T., Adalsteinsson, S.A., Balch, J.K., Baker, P., Batllori, E., Bigio, E., Brando, P., Cattau, M., Chipman, M.L., Coen, J., Crandall, R., Daniels, L., Enright, N., Gross, W.S., Harvey, B.J., Hatten, J.A., Hermann, S., Hewitt, R.E., Kobziar, L.N., Landesmann, J.B., Loranty, M.M., Maezumi, S.Y., Mearns, L., Moritz, M., Myers, J.A., Pausas, J.G., Pellegrini, A.F.A., Platt, W.J., Roozeboom, J., Safford, H., Santos, F., Scheller,

- R.M., Sherriff, R.L., Smith, K.G., Smith, M.D., Watts, A.C., 2020. Fire as a fundamental ecological process: Research advances and frontiers. *J. Ecol.* 108, 2047–2069. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13403>
- Millar, C.I., Stephenson, N.L., 2015. Temperate forest health in an era of emerging megadisturbance. *Science* 349, 823–826. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9933>
- Mitchell, S.J., 2013. Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis. *For. Int. J. For. Res.* 86, 147–157. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps058>
- Mohammadi, Z., Lohmander, P., Kašpar, J., Berčák, R., Holuša, J., Marušák, R., 2022. The effect of climate factors on the size of forest wildfires (case study: Prague-East district, Czech Republic). *J. For. Res.* 33, 1291–1300. <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01413-w>
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Rettelbach, T., Duelli, P., 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers. Conserv.* 17, 2979–3001. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9409-1>
- Nicoll, B., Gardiner, B., Peace, A.J., 2024. Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. *ResearchGate*. <https://doi.org/10.1139/x06-072>
- Průša, E., 2001. Pěstování lesů na typologických základech. *Lesnická práce*.
- Reyer, C.P.O., Bathgate, S., Blennow, K., Borges, J.G., Bugmann, H., Delzon, S., Faias, S.P., Garcia-Gonzalo, J., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J.R., Gracia, C., Hernández, J.G., Kellomäki, S., Kramer, K., Lexer, M.J., Lindner, M., van der Maaten, E., Maroschek, M., Muys, B., Nicoll, B., Palahi, M., Palma, J.H., Paulo, J.A., Peltola, H., Pukkala, T., Rammer, W., Ray, D., Sabaté, S., Schelhaas, M.-J., Seidl, R., Temperli, C., Tomé, M., Yousefpour, R., Zimmermann, N.E., Hanewinkel, M., 2017. Are forest disturbances amplifying or canceling out climate change-induced productivity changes in European forests? *Environ. Res. Lett.* 12, 034027. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5ef1>
- Rogers, B.M., Soja, A.J., Goulden, M.L., Randerson, J.T., 2015. Influence of tree species on continental differences in boreal fires and climate feedbacks. *Nat. Geosci.* 8, 228–234. <https://doi.org/10.1038/ngeo2352>
- Šamonil, P., Moravcová, A., Pokorný, P., Žáčková, P., Kašpar, J., Vašíčková, I., Daněk, P., Novák, J., Hájková, P., Adam, D., Leuschner, H.H., 2018. The disturbance regime of an Early Holocene swamp forest in the Czech Republic, as revealed by dendroecological, pollen and

macrofossil data. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 507, 81–96.

<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.07.001>

Šamonil, P., Vašíčková, I., 2024. Čerstvý vítr v dynamice horských pralesů. *Živa* 2024.

Šantrůčková, H., Šantrůček, J., Šetlík, J., Svoboda, M., Kopáček, J., 2007. Carbon Isotopes in Tree Rings of Norway Spruce Exposed to Atmospheric Pollution. *Environ. Sci. Technol.* 41, 5778–5782. <https://doi.org/10.1021/es070011t>

Schurman, J.S., Trotsiuk, V., Bače, R., Čada, V., Fraver, S., Janda, P., Kulakowski, D., Labusova, J., Mikoláš, M., Nagel, T.A., Seidl, R., Synek, M., Svobodová, K., Chaskovskyy, O., Teodosiu, M., Svoboda, M., 2018. Large-scale disturbance legacies and the climate sensitivity of primary *Picea abies* forests. *Glob. Change Biol.* 24, 2169–2181. <https://doi.org/10.1111/gcb.14041>

Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Rammer, W., Verkerk, P.J., 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nat. Clim. Change* 4, 806–810. <https://doi.org/10.1038/nclimate2318>

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M.J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T.A., Reyer, C.P.O., 2017. Forest disturbances under climate change. *Nat. Clim. Change* 7, 395–402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>

Senf, C., Seidl, R., 2021. Mapping the forest disturbance regimes of Europe. *Nat. Sustain.* 4, 63–70. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00609-y>

Senf, C., Seidl, R., 2018. Natural disturbances are spatially diverse but temporally synchronized across temperate forest landscapes in Europe. *Glob. Change Biol.* 24, 1201–1211. <https://doi.org/10.1111/gcb.13897>

Simon, J., 2000. *Hospodářská úprava lesů: (vybrané části pro krajinné inženýrství)*, Vyd. 1. ed. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, V Brně.

Singh, S., 2022. Forest fire emissions: A contribution to global climate change. *Front. For. Glob. Change* 5. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.925480>

Správa NP Šumava, 2024a. Lesy na Šumavě se bez lidské péče obejdou. Potvrzuje to dlouhodobý monitoring bezzásahových území [WWW Document]. Národní Park Šumava.

URL <https://www.npsumava.cz/lesy-na-sumave-se-bez-lidske-pece-obejdou-potvrzuje-to-dlouhodoby-monitoring-bezzasahovych-uzemi/> (accessed 2.20.25).

Správa NP Šumava, 2024b. Počty tetřevů na Šumavě a v Bavorském lese rostou [WWW Document]. Národní Park Šumava. URL <https://www.npsumava.cz/pocty-tetrevu-na-sumave-a-v-bavorskem-lese-rostou/> (accessed 4.13.25).

Správa NP Šumava, 2012. Přírodní poměry [WWW Document]. Národní Park Šumava. URL <https://www.npsumava.cz/priroda/prirodni-pomery/> (accessed 3.12.25).

Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T.A., Fraver, S., Rejzek, J., Bače, R., 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *J. Veg. Sci.* 23, 86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>

Symonds, J., Casella, E.C., 2006. Historical archaeology and industrialisation, in: Hicks, D., Beaudry, M.C. (Eds.), *The Cambridge Companion to Historical Archaeology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 143–167. <https://doi.org/10.1017/CCO9781139167321.009>

Vašíčková, I., Šamonil Pavel, Kašpar Jakub, Heurich Marco, Steinacker Leonhard, 2024. A 400-year record of disturbance history in the Bohemian Forest Ecosystem: Lessons from unique transboundary tree-rings chronicles. *Silva Gabreta* 2024.

Vondruška, V., 2019. *Život staré Šumavy*. Albatros media a.s.

Vrška, T., Adam, D., Hort, L., Janík, D., Král, K., Šamonil, P., Unar, P., 2018. Rok českých pralesů I. Přirozené lesy v krajinném kontextu. *Živa* 2018.

White, P.S., 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45, 229–299. <https://doi.org/10.1007/BF02860857>

Wichmann, L., Ravn, H.P., 2001. The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *For. Ecol. Manag.* 148, 31–39. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00477-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00477-1)

Zatloukal, V., 1998. Historické a současné příčiny kůrovcové kalamity v Národním parku Šumava. *Silva Gabreta* 1998.

Zelenková, E., 2000. Plán péče Národního parku Šumava.

Zeppenfeld, T., Svoboda, M., DeRose, R.J., Heurich, M., Müller, J., Čížková, P., Starý, M., Bače, R., Donato, D.C., 2015. Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing

bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self-replacement. *J. Appl. Ecol.* 52, 1402–1411. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12504>