

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Světlana Rayová

**Dlouhodobá dynamika smrku ztepilého (*Picea abies*) ve vztahu
k disturbancím**

Bakalářská práce

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

Praha, 2016

Prohlášení:

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

V Praze, 15. 8. 2016

.....

Abstrakt

Tato bakalářská práce shrnuje základní poznatky o dynamice smrkových porostů v Evropě na holocenní škále. Uvádím přehled glaciálních refugií během posledního glaciálního maxima, a migrační cesty, kterými smrk expandoval do Evropy po skončení poslední doby ledové. Dále pak uvádím základní poznatky o disturbanční dynamice a rozdíly v disturbanční dynamice severní a střední Evropy.

Na závěr jsem uvedla přehled základních paleoekologických metod, které pomáhají při studiu smrkových disturbancí.

Klíčová slova: smrk ztepilý, holocén, disturbance, dynamika, paleoekologické metody

Abstract

This thesis summarizes the basic knowledge about the dynamics of spruce forests in Europe on Holocene scale. It presents an overview of glacial refugia during the last glacial maximum and migration routes of spruce expansion to Europe. It also presents the basic facts about disturbance dynamics and differences in disturbance dynamics of northern and central Europe.

In the last part, I have listed the basic palaeoecological methods that help in the study of spruce disturbances.

Keywords: Norway spruce, Holocene, disturbance, dynamics, paleoecological methods

Obsah

1	Úvod.....	5
2	Dynamika smrkových porostů v Evropě na holocenní škále.....	6
2.1	Charakteristika Holocénu.....	6
2.2	Glaciální refugia.....	6
2.2.1	Obecně o kvartérních refugiích.....	6
2.2.2	Podmínky v Evropě během posledního glaciálního maxima (LGM).....	7
2.2.3	Evropská glaciální refugia smrku zteplého.....	8
2.3	Migrační cesty.....	9
2.3.1	Vlastnosti evropského kontinentu.....	9
2.3.2	Čtvrtohorní putování smrku.....	9
3	Disturbance.....	13
3.1	Obecně o disturbancích.....	13
3.2	Disturbance v lesních ekosystémech.....	14
3.3	Disturbance smrku v minulosti.....	14
3.3.1	Disturbance v severní Evropě.....	15
3.3.2	Disturbance ve střední Evropě.....	16
4	Metody studia disturbancí smrkových porostů v minulosti.....	17
4.1	Pylová analýza.....	17
4.2	Radiokarbonová metoda.....	18
4.3	Analýza makrozbytků.....	18
5	Vliv člověka.....	19
6	Závěr.....	19
7	Reference.....	21

1 Úvod

Smrk ztepilý (*Picea abies* L. Karst) je klíčovým druhem lesních ekosystémů po celé Eurasii. Areál výskytu smrku v Evropě je zřetelně rozdělen na dvě části. Jedna zahrnuje Fénoskandinávii a severní Rusko, druhá je soustředěna do střední Evropy. Podle některých zdrojů jsou severní a jižní populace dva různé druhy (Andersson 2005), podle jiných se jedná o poddruhy (Kullman & Engelmark 1991) – evropský *Picea abies* subsp. *abies* a sibiřský *Picea abies* subsp. *obovata*, někteří je považují za dva ekotypy (Dahl & others 1998) Jelikož se jedná o druh ekonomicky významný, je důležité porozumět jeho disturbanční dynamice v plné šíři nejen z vědeckých, ale též z ekonomických důvodů. Ke zvýšenému zájmu o dlouhodobou dynamiku středoevropských smrkových lesů došlo v poslední době zejména v souvislosti s kůrovcovými kalamitami a větrnými bouřemi ve střední Evropě.

Vliv disturbancí na lesní dynamiku byl ve střední Evropě dlouhou dobu opomíjen. Disturbance jsou ale velmi důležitou složkou lesní dynamiky. Mají výrazný vliv na obnovu ekosystémů a též na změny ve vegetačním pokryvu (Ohlson et al. 2011). Některé disturbance mohou vést k velké změně struktury ekosystému, jiné naopak umožňují ekosystému udržet si dlouhodobě stabilní stav (Novák et al. 2012).

Disturbance jsou faktorem, který hraje roli v ekosystémech dlouhodobě. Existují metody, které umožňují zkoumat disturbanční dynamiku lesních porostů také ve vzdálenější minulosti, a na základě těchto poznatků se pak můžeme snažit porozumět fungování lesních ekosystémů dnešní doby. Znalosti dlouhodobé dynamiky smrkových lesů mohou pomoci zvolit co nejvhodnější způsob managementu v lesích při disturbancích odehrávajících se v současné době.

V této práci se zaměřuji na dynamiku smrku na holocenní škále. Poslední doba ledová a následná migrace smrku z glaciálních refugií během nástupu holocénu měla totiž významný vliv na jeho dnešní geografické rozšíření (Taberlet et al. 1998).

2 Dynamika smrkových porostů v Evropě na holocenní škále

2.1 Charakteristika Holocénu

Holocén je mladším obdobím čtvrtohor a tedy nejmladším obdobím historie naší planety. Holocén začal cca před 11 700 lety (Rasmussen et al. 2006, Wanner et al. 2011) a následoval po období pleistocénu, které bylo klimaticky velmi nestabilní (Keeling & Stephens 2001). Během pleistocénu se střídaly doby ledové (tzv. glaciály) s dobami meziledovými (interglaciály).

V období glaciálů rostliny a živočichové přežívali v jižních refugiích, ze kterých pak migrovali zpět v době interglaciálů. Holocén je obdobím, které následovalo po poslední době ledové, z tohoto důvodu je také někdy nazýván postglaciálem, tedy dobou poledovou. Konec poslední doby ledové a počátek holocénu je možné charakterizovat velkými teplotními výkyvy. Vzhledem ke klimatickým změnám probíhajícím v kvartéru lze tedy období holocénu považovat vlastně za interglaciál (Rybniček & Rybničková 1994).

2.2 Glaciální refugia

2.2.1 Obecně o kvartérních refugiích

Během čtvrtohorních klimatických výkyvů prodělávaly rostlinné i živočišné druhy četné změny ve svých areálech (Hewitt 1996). Při poklesu teploty během dob ledových docházelo k vymření severních populací teplomilnějších druhů. Po skončení nepříznivého období pak nastala naopak expanze těchto druhů z jižních refugií směrem na sever. Kvartérní refugia měla velký význam také pro přežití chladnomilných druhů během teplých období kvartéru (Bennett et al. 1991). Ve své práci používám (stejně jako např. (Huntley & Birks 1983, Bennett et al. 1991) termín „refugium“ pro označení území, na kterém daný druh přežíval během doby ledové a odkud pak probíhala jeho expanze po skončení nepříznivého období.

Při obecném povídání o refugiích bych ráda také zmínila také tzv. kryptická refugia, neboť právě tato refugia jsou často diskutována v souvislosti s holocenní dynamikou dřevin v Evropě. Jedná se o koncept, který vnímám, v běžné výuce, jako dosti opomíjený, i přesto, že první práce, které se tématem kryptických refugií zabývají, pochází už z počátku tohoto století. Kryptická refugia jsou malá území s příznivými mikroklimatickými podmínkami (teplejší a hydrologicky

příznivější místa). Populace se zde vyskytují často roztroušeně, v malých hustotách, ostrůvkovitě (Provan & Bennett 2008). Právě díky existenci těchto malých refugií mohlo docházet i během doby ledové, v dobách s příznivějším klimatem, k expanzi organismů z těchto refugií a vzniku mnoha ostrůvkovitě rozložených populací dřevin, ale i jiných rostlinných a živočišných druhů. Většina z těchto populací později vyhynula, ale pylová i makrozbytková analýza na mnohých místech svědčí o tom, že takové populace skutečně existovaly.

Klimatické změny na přelomu pleistocénu a holocénu měly významný vliv na dnešní rozšíření druhů a také na současnou genetickou diverzitu (Svenning et al. 2008, Williams 2008).

2.2.2 Podmínky v Evropě během posledního glaciálního maxima (LGM)

Poslední glaciální maximum, neboli LGM (z anglického „last glacial maximum“), je období, při kterém dosáhlo zalednění zeměkoule největší rozlohy za poslední dobu ledovou. Začátek této doby ledové je datován do doby cca před 100 000 lety. Poslední glaciální maximum se odehrálo zhruba v intervalu před 21 000 – 18 000 lety (Taberlet et al. 1998, Kimura et al. 2014). Klimatické podmínky během posledního glaciálního maxima byly velmi chladné. Klimatické modely ukazují, že průměrná roční globální teplota byla asi o 1,85 – 9,17 °C nižší než dnes (Kageyama et al. 2006). Hladina moře byla kvůli masivnímu zalednění asi o 120 – 130 metrů níže než v současné době (Lambeck et al. 2002).

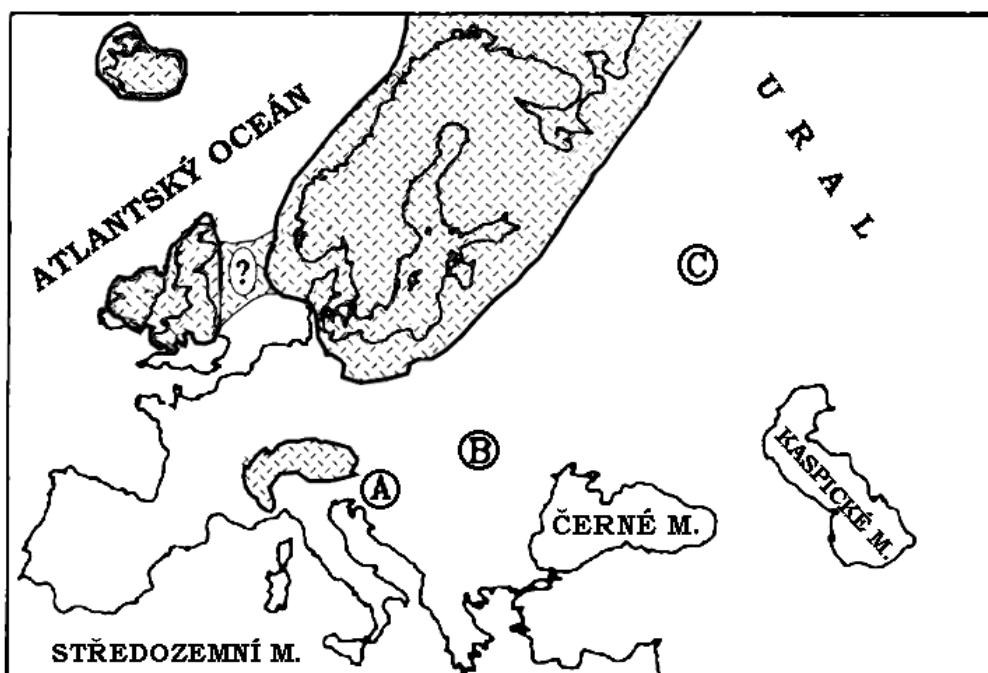
Je potřeba si ale uvědomit, že chladné a suché klima netrvalo zdaleka celou dobu ledovou. Poslední doba ledová, stejně jako ty předchozí, se totiž skládala z období klimaticky příznivějších, interstadiálů, a z období chladných a suchých, tzv. stadiálů. Tyto klimatické výkyvy měly samozřejmě vliv i na vegetaci. Představa Evropy v poslední době ledové, jakožto drsné tundry, může být tedy pravdivá, neplatí ovšem zdaleka pro celých cca 80 000 let, po které doba ledová trvala. Právě teplotní a srážkové výkyvy umožnily pravděpodobně na mnoha místech existenci tzv. kryptických refugií.

2.2.3 Evropská glaciální refugia smrku ztepilého

Doby ledové, odehrávající se v pleistocénu, způsobily ohromné úbytky diverzity evropských stromů. Došlo k vymření mnoha teplomilnějších druhů, které se po příchodu doby ledové nezvládly rychle přizpůsobit novým podmínkám ani migrovat do jižních refugií (Rybníček & Rybníčková 1994).

Jelikož patří smrk spíše mezi druhy, které preferují chladnější klimatické podmínky, nepřežíval během poslední doby ledové v tradičních jižních refugiích – na území Španělska, Itálie a na Balkánském poloostrově (Taberlet et al. 1998), ale v severněji položených refugiích, která lze vidět na Obrázku 1.

Smrk se tedy v Evropě během poslední doby ledové vyskytoval ve třech hlavních refugiích – v okolí Moskvy, v Dinárských horách a v Karpatech. (Huntley & Birks 1983, Lagercrantz & Ryman 1990). Z glaciálních refugií se pak s ústupem ledovce šířil smrk dále do Evropy.



Obrázek 1 – Maximální zalednění během LGM a glaciální refugia smrku ztepilého: Mapa ukazuje maximální rozsah zalednění během poslední doby ledové (vyznačeno šrafováním). A, B a C značí hlavní refugia smrku ztepilého v Evropě, tedy popořadě – Dinárské hory, Karpaty a okolí Moskvy. Přepřacováno podle (Lagercrantz & Ryman 1990, Clark & Mix 2002, Lehsten et al. 2014)).

2.3 Migrační cesty

2.3.1 Vlastnosti evropského kontinentu

S ústupem ledovců po poslední době ledové, tedy přibližně před 18 000 lety (Taberlet et al. 1998, Kimura et al. 2014), začaly druhy expandovat ze svých glaciálních refugií. Toto šíření probíhalo odlišně na jednotlivých kontinentech. Roli v expanzi hrály nejen ekologické, ale také fyzickogeografické podmínky daného území – rozloha kontinentu, moře, která kontinent obklopují, ale také například bariéry ve formě vysokých pohoří...

Evropa má, co se fyzickogeografických vlastností týče, několik rysů, které výrazně ovlivnily šíření organismů z glaciálních refugií. Celá Evropa je de facto velkým poloostrovem, na východě spojeným s asijským kontinentem. Na jihu se nachází výrazná bariéra v podobě Středomoří, navíc jsou nejvýraznější evropská pohoří (Alpy, Karpaty, Pyreneje) orientována západovýchodním směrem, což v dobách poledových představovalo bariéru pro šíření organismů z nich glaciálních refugií na jihu kontinentu (Taberlet et al. 1998). Tyto vlastnosti evropského kontinentu měly tedy výrazný vliv nejen na šíření organismů v dobách poledových, ale též na jejich ústup do jižních refugií na začátku dob ledových. U velkého množství druhů byly tyto bariéry zřejmě příčinou jejich vymření během třetihor (Rybníček & Rybníčková 1994). Evropská pohoří výrazně prodloužila migrační cesty druhů a tedy i dobu potřebnou k překonání vzdálenosti.

2.3.2 Čtvrtohorní putování smrku

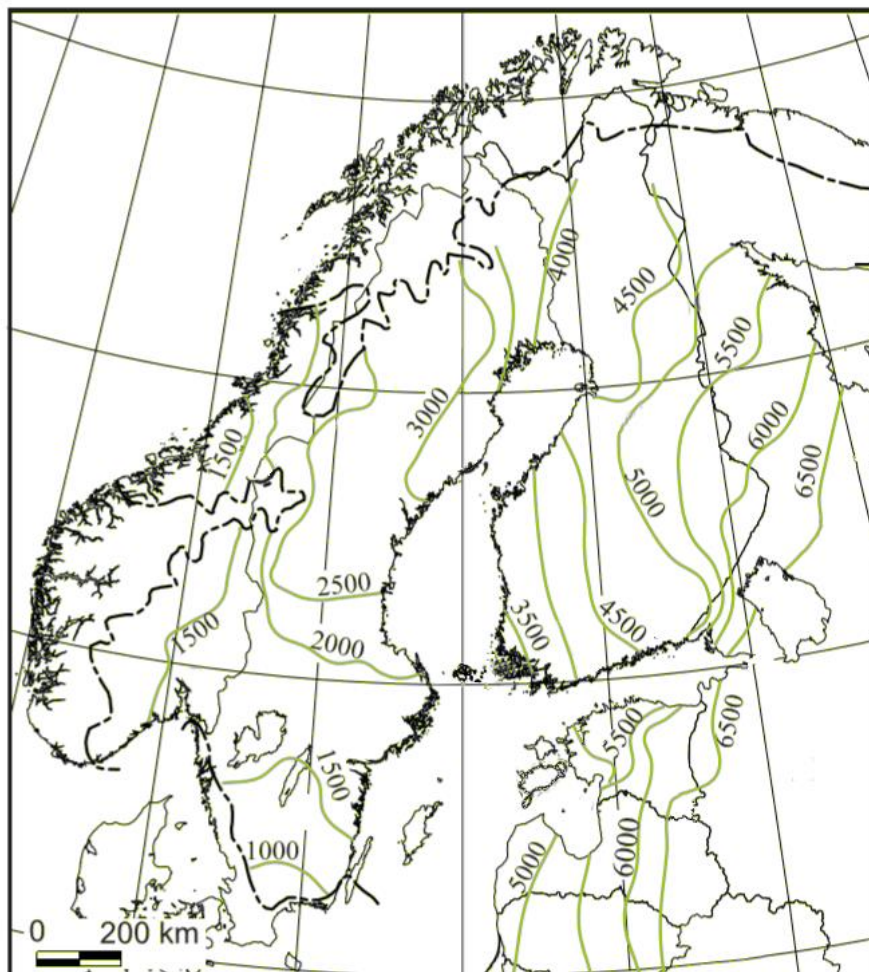
Migrace stromů během mladších čtvrtohor představuje kontroverzní téma. Výsledky jednotlivých studií se totiž poměrně dost liší dle toho, z jaké paleoekologické metody vychází, popř. jaký model šíření byl v dané práci použit. Dalším bodem, který komplikuje výzkum kvartérní migrace je předpokládaná existence kryptických refugií – glaciálních refugií, která jsou často založená na velmi slabých pylových záznamech (Lehsten et al. 2014). Ve své práci se ale budu držet konceptu tří hlavních glaciálních refugií, ze kterých probíhalo šíření do Evropy, popřípadě se jen okrajově zmíním o dalších alternativních nebo doplňujících teoriích.

2.3.2.1 Současné rozšíření smrku ztepilého

Současné rozšíření smrku ztepilého v Evropě bychom mohli rozdělit na dvě jádrové oblasti – severní Evropu a střední Evropu. Populace smrku nacházející se v severní Evropě tvoří rozsáhlé porosty, které pokrývají téměř celou Fénoskandinávii a sever evropské části Ruska. Ve střední Evropě se smrk přirozeně objevuje spíše podél pohoří (Tollefsrud et al. 2008). Místo, kde se severní a jižní oblast výskytu smrku stýkají, se nachází ve středním Polsku. O tomto místě se často hovoří jako o „middle Polish disjunction“ (Schmidt-Vogt 1974), což v překladu znamená středopolská disjunkce. Na základě pylové analýzy lze usoudit, že celá severní oblast dnešního výskytu smrku ztepilého, byla kolonizována z jednoho glaciálního refugia situovaného někde na území dnešní Moskvy (Giesecke & Bennett 2004). Z tohoto důvodu tedy bude více než praktické si povídání o migraci smrku během holocénu rozdělit právě podle výše popsaných dvou oblastí.

2.3.2.2 Expanze smrku v severní Evropě

Migrace smrku z glaciálního refugia v severní Evropě probíhala z východu na západ. Začala severním směrem a poté, co se populace dostaly kolem Botnického zálivu na severní část Skandinávského poloostrova, pokračovala migrace podél poloostrova až na jeho jižní část (Lehsten et al. 2014). Podle některých jiných zdrojů neprobíhala migrace okolo Botnického zálivu, ale přímo přes Botnický záliv (Giesecke & Bennett 2004). Migrační rychlost dosahovala asi 280 m.rok⁻¹. V jižním Finsku a v jižním Švédsku byla migrační rychlost ještě nižší – asi 200 m.rok⁻¹. Migrace jižním směrem, do prostoru střední Evropy, se zpomalila na méně než 150 m.rok⁻¹ (Lehsten et al. 2014). Migrační rychlosti zde uvedené jsou samozřejmě pouze orientační. Jelikož ale trvalo šíření smrku v severní Evropě přes 6000 let, lze si jen stěží představit, že by po celou dobu migrace všemi směry a zároveň za různých podmínek (neboť klima nebylo ani během holocénu pořád stabilní) zůstávala migrační rychlost stále úplně stejná.



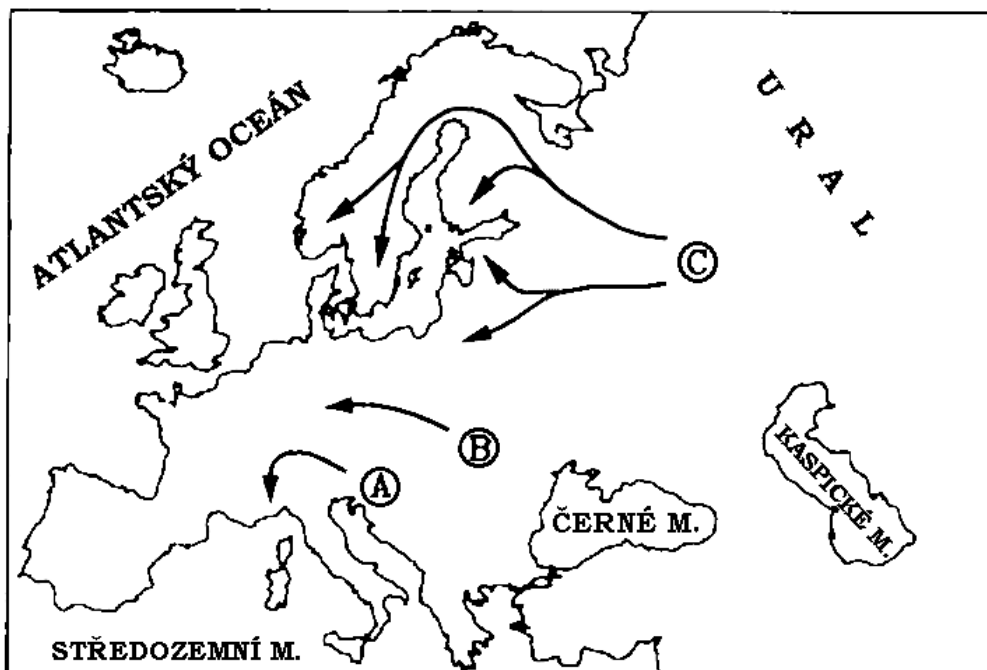
Obrázek 2 – Migrace smrku ve Fennoskandinávii: Mapa znázorňuje šíření smrku ztepilého v holocénu na území Fennoskandinávie. Zelené čáry představují isochrony, u každé z nich je uveden časový údaj. Toto číslo značí, před kolika lety dosáhly smrkové porosty dané hranice. Upraveno podle (Giesecke 2004).

Mapa na Obr. 2 tedy poskytuje obraz o tom, jak probíhala hlavní vlna šíření smrku v rámci populace severní Evropy během holocénu. Použití výrazu „hlavní vlna“ má význam zejména vzhledem k výzkumům o výskytu smrku ztepilého v severní Evropě v raném holocénu. Na základě nálezů makrofosílií, jejichž stáří bylo určeno na 10 000 let, se objevila tvrzení, že se smrk ve Fennoskandinávii – a dokonce přímo na Skandinávském poloostrově v pohoří Scandes – vyskytoval již v raném holocénu (Kullman 1995, 2000) Tyto práce považují za velmi důležité, neboť mohou pomoci vyřešit zbývající otázku minulosti smrku v severní Evropě na počátku holocénu.

2.3.2.3 Expanze smrku ve střední Evropě

Během holocénu se rychlost expanze smrku v jižní části jeho areálu výskytu, tedy ve střední Evropě, měnila v závislosti na klimatických a hydrologických podmínkách. V období před 10 000 – 8 000 lety byla migrace velmi prudká, v následujících dvou tisících pak naopak pozvolná. Současný rozsah výskytu přirozených smrčín byl dosažen rychlou expanzí před 6 000 – 5 000 lety (Latałowa & Van der Knaap 2006). Přibližně před 5000 lety se tedy šíření přirozených smrčín západním směrem zastavilo. Pravděpodobné směry šíření smrku ve střední Evropě znázorňuje Obrázek 3. Alpy byly pravděpodobně kolonizovány z refugia situovaného v Dinárských horách. Oblast Českého masivu, pak byla kolonizována ze severovýchodních Alp (Tollefsrud et al. 2008). Jak vyplývá z Obrázku 3, z refugií v Dinárských horách a v Karpatech se smrk šířil severním a severozápadním směrem, zatímco v severní Evropě docházelo k šíření nejen na sever, ale také na jih.

V posledních asi 10 letech se bylo provedeno několik výzkumů, které naznačují, že během posledního glaciálního maxima se mohly lesy s příměsí smrku vyskytovat nejen v oblasti tří hlavních refugií, ale také ve střední a východní Evropě (Willis & Van Andel 2004, Tollefsrud et al. 2008). Šíření smrku (ale i mnohých jiných dřevin) z glaciálních refugií a jejich výskyt v době LGM se zdá být mnohem složitější, než ukazují starší výzkumy.



Obrázek 3 – Migrace smrku z evropských glaciálních refugií: Mapa znázorňuje šíření smrku ztepilého v holocénu v Evropě. A, B a C značí hlavní refugia smrku ztepilého v Evropě, tedy popořadě – Dinárské hory, Karpáty a okolí Moskvy. Přepracováno podle (Lagercrantz & Ryman 1990, Taberlet et al. 1998).

3 Disturbance

3.1 Obecně o disturbancích

Disturbance je náhlá událost, která vážným či méně závažným způsobem naruší chod ekosystému. Vede ke změnám v jeho druhové pestrosti i struktuře a může ho tak na nějaký čas vychýlit z ekologické rovnováhy a změnit jeho fungování (Pickett & White 1985). Následná reakce ekosystému pak závisí na druhu a rozsahu disturbance a často též na dalších přidružených faktorech – klimatických podmínkách, hydrologických podmínkách, vlivu člověka... Některé disturbance nemusí ekosystém téměř zaznamenat a jiné pro něj mohou mít ničivé následky.

Ještě do relativně nedávné doby panovala mezi mnohými vědci představa, že disturbance jsou události, které jsou pro ekosystémy vzácné a velice destruktivní (Rykiel 1985). Dnešní vědecký svět už obecně přijímá fakt, že disturbance jsou přirozenou součástí ekosystémů a i přesto, že se leckdy zdají být pro ekosystémy ničivé, není vždy, z pozice člověka, vhodné do ekosystému zasáhnout – byť s dobrým úmyslem.

Ač disturbance vypadají jako nástroj k ničení ekologické stability, z dlouhodobého hlediska je tomu u mnohých ekosystémů právě naopak. Některé ekosystémy jsou na pravidelných disturbancech závislé, a když je disturbance nedostatek, potomstvo nemá vhodné podmínky, aby se mohlo v konkurenci prosadit (Alexander et al. 2009, Eager et al. 2013) nebo podléhájí přirozeně sekundární sukcesi. U mnohých společenstev dokonce existují různé adaptace, které jim pomáhají disturbance zvládat, nebo dokonce využívat ve svůj prospěch. Zajímavým, a poměrně známým, příkladem druhu, který se naučil disturbance využívat, je severoamerická borovice Banksova (*Pinus banksiana* Lamb.) se serotinnými šiškami (Schwilk & Ackerly 2001).

3.2 Disturbance v lesních ekosystémech

Mezi hlavní typy disturbancech, které výrazně ovlivňují vývoj, složení, strukturu a funkci lesních ekosystémů, patří především požáry, větrné disturbance a nákazy hmyzem (Franklin et al. 2002, Frelich 2002). Nejčastějšími abiotickými disturbancemi lesů v Evropě jsou vichřice a požáry (Seidl et al. 2011). Ve střední Evropě jsou pak určujícími disturbancemi vichřice a kůrovcové kalamity, zatímco v severní Evropě jsou nejdůležitější disturbanceční událostí požáry (Linder et al. 1997, Schelhaas et al. 2003, Tryterud 2003). V poslední době lze pozorovat v lesních ekosystémech po celém světě zintenzivnění disturbancech. Disturbance jsou sice přirozenou součástí ekosystémů, ovšem frekvence a četnost disturbancech, kterým jsou lesní ekosystémy vystaveny, se v posledních asi 16 letech významně zvýšily. To je pravděpodobně způsobeno na jedné straně změnou klimatu, na straně druhé pak změnami v rozsahu, struktuře a kompozici lesa, které má na svědomí antropogenní činnost (Seidl et al. 2011, Goldammer & Furyaev 2013).

3.3 Disturbance smrku v minulosti

Od poslední doby ledové musel překonat smrk velkou vzdálenost během šíření z glaciálních refugií. Klimatická změna na přelomu pleistocénu a holocénu, jak bylo již zmíněno, umožnila smrku opustit glaciální refugia a rozšířit se do Evropy. Z důvodu rozdílných typů převládajících disturbancech v severní a jižní části areálu výskytu smrku zteplého a rozdílné dynamiky šíření z refugií bude vhodné kapitulu o disturbanceční dynamice opět rozčlenit dle oblastí:

- oblast severní Evropy, kde hlavní vlna expanze smrku probíhala od středního holocénu z refugia v Rusku
- oblast střední Evropy, kde šíření začalo již na přelomu pleistocénu a holocénu, byla prakticky ukončena ve středním holocénu a smrk zde expandoval ze dvou hlavních refugií situovaných v Karpatech a Dinárských horách

3.3.1 Disturbance v severní Evropě

Jak je patrné z Obrázku 2 v kapitole „Čtvrtohorní putování smrku“, trvalo to poměrně dlouhou dobu, než se smrk rozšířil z glaciálního refugia do celé Fenoskandinávie (Giesecke 2004). Právě dramatické změny ve druhovém složení lesů ve Fenoskandinávii během expanze smrku jsou jedním z klíčových faktorů, které hrají roli také ve změnách v disturbanční dynamice.

Před expanzí smrku do Fenoskandinávie, která začala někdy před 6500 lety, dominovaly v krajině *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* a *B. pendula*, později se připojily též *Alnus*, *Quercus*, *Corylus avellana*, *Salix*, *Sorbus*, *Tilia cordata* a *Ulmus* (Seegerström 1997, Tryterud 2003, Molinari et al. 2005, Bjune et al. 2009). Lesy byly otevřené, požáry se vyskytovaly poměrně často, docházelo k přirozené obnově porostu po požáru.

Je třeba zmínit, že za úbytek původních smíšených opadavých lesů pravděpodobně nemohl ve všech případech smrk. Předpokládá se, že na ústup opadavých lesů mohly mít vliv také klimatické změny (Seppä et al. 2009) či zvýšení antropogenních disturbancí, nejčastěji spojených s používáním ohně (Bjune et al. 2009).

Co tedy rozšíření smrku zteplého pro fenoskandinávskou krajinu přineslo nového?

Expanze smrku do Fenoskandinávie vedla ke změně vegetačního pokryvu. Původní převážně smíšené opadavé lesy byly nahrazeny lesy jehličnatými (Tryterud 2003), nebo alespoň lesy, v nichž jehličnany dominují. S tím souvisí i nahrazení rostlin, vyskytujících se v podrostu, jinými druhy. Smrkové lesy jsou, v důsledku hustého korunového zápoje, stinné. Což samozřejmě znemožňuje výskyt na světlo náročnějších rostlin, které se v původních světlých lesích vyskytovaly běžně. Smrk tedy způsobil pokles biodiverzity nižších rostlinných pater, na druhou stranu zase poskytly útočiště pro rozličné druhy mechů (Ohlson et al. 2011).

Tato událost ale měla kromě změny vegetačního pokryvu také vliv na dynamiku požárů. Tryterud (2003) se ve své studii, zaměřující se převážně na oblast jižního Norska, věnoval právě souvislostmi mezi vegetační změnou, tedy konkrétně přechodem z borovicemi dominovaných lesů na smrčiny, a požárovou dynamikou. Na více než polovině studovaných lokalit zjistil, že došlo ke snížení požárové aktivity ještě před vznikem populace smrku. Vznik smrkové populace předcházel snížení požárové dynamiky pouze na necelé čtvrtině studovaných míst. Existují i další studie, které naznačují, že snížení požárové aktivity v porostech dominovaných smrkem souvisí spíše s celkovým potlačením požárů v krajině (Linder et al. 1997)

Nabízí se tedy otázka, zda snížení požárové aktivity bylo způsobeno expanzí smrku, nebo jestli smrk expandoval na místa, kde poklesla požárová aktivita (Ohlson et al. 2011). Smrk tvoří zcela odlišný typ lesa než borovice, vytváří husté vlhké porosty, na které nemají letní horka takový vliv jako na borové lesy. Smrk sám tedy mění mikroklima, což by klidně mohlo mít za následek změnu požárové dynamiky (Tryterud 2003).

Disturbance v severní Evropě tedy hrály významnou roli i v minulosti. Nahrazení původních smíšených opadavých porostů jehličnatými vedlo sice ke snížení četnosti přírodních požárů, na druhou stranu se stoupajícím vlivem člověka na krajinu přibývaly disturbance antropogenní.

3.3.2 Disturbance ve střední Evropě

Nejčastějším typem disturbancí ve střední Evropě jsou vichřice a hmyzí kalamity (Linder et al. 1997, Schelhaas et al. 2003, Svoboda 2008). Disturbance požárem zde nejsou tak četné na rozdíl od Fénoskandinávie (Gromtsev 2002, Seidl et al. 2011), i přesto zde ale existují místa, kde je výskyt požárů častý – terénní vyvýšeniny, starší porosty, místa ovlivňovaná lidskou činností nebo porosty suchých lokalit dominované borovicí lesní (Clark et al. 1989, Novák et al. 2012, Adámek et al. 2015). Dynamika smrkových lesů ve střední Evropě je přirozeně více ovlivňována, již zmíněnými, vichřicemi a kalamitami hmyzu.

Historické prameny dokládají pravidelný výskyt vichřic na území střední Evropy od 16. století (Dobrovolný & Brázdil 2003). Disturbance v podobě vichřic a kůrovcových kalamit ovlivňovaly dynamiku smrkových porostů střední Evropy zcela běžně (Svoboda 2008). V posledních letech ale navíc dochází ke klimatickým změnám, které mohou účinek disturbancí zesílit (Seidl et al. 2011).

Jen na konci minulého století se vyskytlo několik neobvykle velkých bouří, které způsobily rozsáhlé polomy v oblasti střední Evropy (Fischer et al. 2002). Velké polomy jsou ve střední Evropě obvykle následovány kalamitami kůrovce (Seidl et al. 2011). Příkladem tohoto jevu může být orkán Kyrill z roku 2007, který mám dobře v paměti, a který způsobil v Národním parku Šumava rozsáhlé škody na lesních porostech, následovaný gradací lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.). Tato situace ale nastala v nedávné minulosti vícekrát, právě zmíněné bouře v devadesátých letech měly za následek gradaci kůrovce v roce 1996 (Štícha et al. 2013).

Vliv disturbancí na dynamiku vegetace ve střední Evropě by mohl být pozměněn antropogenní činností, vzhledem k dlouhodobé historii intenzivního využívání půdy, ale studie (Zielonka et al. 2010, Adámek et al. 2015) to nepotvrzují.

Antropogenní činnost má ale samozřejmě vliv na dynamiku disturbancí. Během loňského suchého léta došlo ke vzniku řady požárů právě z antropogenních příčin.

4 Metody studia disturbancí smrkových porostů v minulosti

4.1 Pylová analýza

Pylová analýza (palynologie) je jednou z nejhojněji využívaných paleoekologických metod. Tato metoda vznikla přibližně před 100 lety ve Skandinávii, zásluhou Lennarta von Posta. Pyl je snad nejhojnější fosílií, díky své stavbě může pyl, uložený ve vhodném substrátu (např. rašelina, jezerní dna...) přetrvávat tisíce let. Na základě analýzy rašelinných vrstev, získaných vrtem ze substrátu, je tedy možné zrekonstruovat, jak pravděpodobně vypadal vegetační pokryv v minulosti (Kuneš 2012, Rydin & Jeglum 2013).

U pylových zrn je dále možno provést buď relativní, nebo absolutní dataci. Relativní datace funguje na tzv. principu superpozice, který spočívá v tom, že vrstvy sedimentu nacházející se níže, jsou starší než vrstvy nacházející se výše v rašelinném jádru (del Papa & di Pasquo 2007). Princip superpozice ale umožňuje srovnat změny vegetačního pokryvu pouze v rámci jednoho rašelinného jádra – lze zjistit, že jeden typ vegetačního pokryvu byl na místě dříve než jiný, ale již nelze zjistit, kdy se který vyskytoval a není tedy možné ani srovnání v rámci dvou různých lokalit. Absolutní datace probíhá pomocí tzv. radiokarbonové metody (též radiouhlíková metoda), která je díky své přesné dataci nepostradatelnou metodou pro výzkum dynamiky vegetace. Tuto metodu popisují v následující podkapitole.

Je třeba ovšem dodat, že rostliny mají rozdílnou pylovou produkci (Molina et al. 1996) a jejich pylová zrna se mohou šířit na různé vzdálenosti – podle velikosti, tvaru, hmotnosti a dalších charakteristických vlastností (např. vzdušných vaků, které má i pyl smrku). Produkci pylu u rostlin lze dnes již změřit a vytvořit model šíření pylového zrna. I přesto, že takovéto modely nemusí být přesné, uspokojivě slouží k rekonstrukci vegetace na místě odběru vzorku. Výsledky můžou zkreslit také např. události, které vedly k poklesu produkce pylu u rostlin v určitém období nebo naopak „plodná léta“, kdy byla pylu nadprodukce (Jankovská 1997). Existují ale i jiné paleoekologické metody (např. analýza rostlinných makrozbytků), které mohou dokázat výskyt rostlin na daném místě i přes slabý pylový záznam.

Výstupem celé pylové analýzy je pylový diagram, který znázorňuje změny vegetace v regionálním měřítku v průběhu času.

4.2 Radiokarbonová metoda

Metoda radiouhlíkové datace biologických materiálů byla objevena ve 40. letech minulého století a patří mezi nejužívanější chronometrické metody. Za jejím vznikem stojí Willard Frank Libby, v roce 1960 oceněný Nobelovou cenou za chemii. Metoda je založena na zjišťování poměru radioaktivního izotopu uhlíku ^{14}C k izotopu ^{12}C . Izotop ^{14}C se totiž dostává do živých organismů z atmosféry, prostřednictvím fotosyntézy. Dokud organismus žije, je množství ^{14}C neměnné, díky jeho neustálému příjmu. Ve chvíli smrti organismu ale příjem ustane a začíná exponenciální rozpad ^{14}C . Poločas rozpadu na ^{12}C byl určen na 5730 let. Původně byla tato metoda založena na předpokladu, že množství ^{14}C v atmosféře je neměnné. Dnes už lze použít korekce výpočtu, které byly stanoveny na základě studií, které prokázaly odlišné množství ^{14}C v atmosféře v minulosti.

Radiokarbonová metoda datování je využitelná k určení stáří jen cca do 60 tisíc let. Po této době je totiž množství ^{14}C v organismu již není změřitelné.

4.3 Analýza makrozbytků

Jako makrozbytek je (dle Birksové 2007) považována rostlinná fosilie, která je viditelná pouhým okem a lze s ní manipulovat rukou. V praxi se jedná nejčastěji o objekty velikosti 0,5 – 2,0 mm (Birks 2007). Na základě analýzy rašelinných vrstev, získaných vrtem ze substrátu

umožňuje lokální rekonstrukci vegetace v minulosti a též případné lokální disturbance. Díky anoxickému prostředí nepodléhají rostlinné zbytky rozkladu. Výhodou makrozbytků je jejich velikost (hmotnost), díky které jsou v krajině transportovány na menší vzdálenosti než pyl. Hrají tedy významnou roli v lokální rekonstrukci vegetace. Na rozdíl od pylu makrozbytky také často umožňují určení na druhové úrovni, což umožňuje přesnější rekonstrukci vegetace (Mauquoy et al. 2010).

Nevýhodou může být obtížná rozlišitelnost některých druhů kvůli podobné anatomii dřeva. Jedním z příkladů je podobnost dřeva smrku a modřínu (*Larix decidua*) (Bondarenko 2007).

Určovat lze dokonce i spálené makrozbytky a to tzv. antrakologickou analýzou. Nálezy spáleného dřeva tedy pomáhají zjistit informace o požárové dynamice dané lokality.

5 Vliv člověka

Dynamiku vegetace v holocénu samozřejmě nelze posuzovat jen z hlediska působení přírody. Od konce poslední dob ledové totiž člověk začal výrazně zasahovat do přírodního prostředí a přetvářet krajinu, jež byla do té doby pouze přírodní, na krajinu kulturní.

6 Závěr

Co tedy vlastně obecně ovlivňuje dynamiku a strukturu smrkových lesů? Velkou roli hrají klimatické podmínky a disturbance. Z disturbance mají v severní Evropě největší vliv pravděpodobně požáry, ve střední Evropě jsou pak pro smrkové lesy určující vichřice a následné nákazy hmyzem. Vzhledem k převaze smrkových lesů v Evropě si myslím, že je důležité se tématem disturbance zabývat hlouběji a snažit se porozumět dynamice disturbance v minulosti a jejich vztahu ke klimatu a lidské činnosti. Prohloubení znalostí v oblasti disturbance dynamiky může pomoci najít vhodný management lesů a zároveň také zlepšit reakci na případné velkoplošné disturbance. Mluvíme-li o dynamice vegetace v holocénu je potřeba, na rozdíl od předchozích období v historii naší planety, zahrnout také antropogenní vliv.

V této práci jsem si dala za cíl shrnout glaciální refugia smrku během poslední doby ledové, jeho migrační cesty, disturbanční dynamiku a také některé paleoekologické metody. Jak se ukázalo, v rozsahu, který bakalářská práce poskytuje, jsem nebyla schopná dostatečně rozebrat ani jedno z nastíněných témat.

7 Reference

- Adámek M., Bobek P., Hadincová V., Wild J., & Kopecký M. (2015): Forest fires within a temperate landscape: A decadal and millennial perspective from a sandstone region in Central Europe. – *For. Ecol. Manag.*
- Alexander H. M., Pilson D., Moody-Weis J., & Slade N. A. (2009): Geographic variation in dynamics of an annual plant with a seed bank. – *J. Ecol.* 97: 1390–1400.
- Andersson F. (2005): *Coniferous forests.* – Elsevier.
- Bennett K. D., Tzedakis P. C., & Willis K. J. (1991): Quaternary Refugia of North European Trees. – *J. Biogeogr.* 103.
- Birks H. H. (2007): Plant macrofossil introduction. In Scott A.E. (ed.), *Encyclopedia of Quaternary Science*, pp. 2266–2288. – Elsevier, Amsterdam.
- Bjune A. E., Ohlson M., Birks H. J. B., & Bradshaw R. H. W. (2009): The development and local stand-scale dynamics of a *Picea abies* forest in southeastern Norway. – *The Holocene* 19: 1073–1082.
- Bondarenko O. V. (2007): Pliocene wood of *Larix* from Southern Primorye (Russian far east). – *Paleontol. J.* 41: 1054–1062.
- Clark J. S., Merkt J., & Muller H. (1989): Post-glacial fire, vegetation, and human history on the northern alpine forelands, south-western Germany. – *J. Ecol.*
- Clark P. U. & Mix A. C. (2002): Ice sheets and sea level of the Last Glacial Maximum. – *Quat. Sci. Rev.* 21: 1–7.
- Dahl E. & others. (1998): *The phytogeography of northern Europe: British Isles, Fennoscandia, and adjacent areas.* – Cambridge university press Cambridge.
- Dobrovolný P. & Brázdil R. (2003): Documentary evidence on strong winds related to convective storms in the Czech Republic since {AD} 1500. – *Atmospheric Res.*
- Eager E. A., Haridas C. V., Pilson D., Rebarber R., & Tenhumberg B. (2013): Disturbance frequency and vertical distribution of seeds affect long-term population dynamics: a mechanistic seed bank model. – *Am. Nat.* 182: 180–190.
- Fischer A., Lindner M., Abs C., & Lasch P. (2002): Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. – *Folia Geobot.* 37: 17–32.
- Franklin J. F., Spies T. A., Van Pelt R., Carey A. B., Thornburgh D. A., Berg D. R., Lindenmayer D., Harmon M. E., Keeton W. S., Shaw D. C., & others. (2002): Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. – *For. Ecol. Manag.* 155: 399–423.
- Frelich L. E. (2002): *Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests.* – Cambridge University Press.

- Giesecke T. (2004): The Holocene spread of spruce in Scandinavia.
- Giesecke T. & Bennett K. D. (2004): The Holocene spread of *Picea abies* (L.) Karst. in Fennoscandia and adjacent areas. – *J. Biogeogr.* 31: 1523–1548.
- Goldammer J. G. & Furyaev V. (2013): Fire in ecosystems of boreal Eurasia. – Springer Science & Business Media.
- Gromtsev A. (2002): Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. – *Silva Fenn.* 36: 41–55.
- Hewitt G. M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. – *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 247–276.
- Huntley B. & Birks H. J. B. (1983): An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0-13000 Years Ago. – Cambridge University Press.
- Jankovská V. (1997): Možnosti využití pylové analýzy. – *Lesn. Práce.*
- Kageyama M., Laine A., Abe-Ouchi A., Braconnot P., Cortijo E., Crucifix M., Vernal A. de, Guiot J., Hewitt C. D., Kitoh A., Kucera M., Marti O., Ohgaito R., Otto-Bliesner B., Peltier W. R., Rosell-Melé A., Vettoretti G., Weber S. L., & Yu Y. (2006): Last Glacial Maximum temperatures over the North Atlantic, Europe and western Siberia: a comparison between {PMIP} models, {MARGO} sea-surface temperatures and pollen-based reconstructions. – *Quat. Sci. Rev.* 25: 2082–2102.
- Keeling R. F. & Stephens B. B. (2001): Antarctic sea ice and the control of Pleistocene climate instability. – *Paleoceanography* 16: 112–131.
- Kimura M. K., Uchiyama K., Nakao K., Moriguchi Y., San Jose-Maldia L., & Tsumura Y. (2014): Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period in *Cryptomeria japonica*. – *Ann. Bot.*
- Kullman L. (1995): New and Firm Evidence for Mid-Holocene Appearance of *Picea Abies* in the Scandes Mountains, Sweden. – *J. Ecol.* 83: 439–447.
- Kullman L. (2000): The geocological history of *Picea abies* in northern Sweden and adjacent parts of Norway. A contrarian hypothesis of postglacial tree immigration patterns. – *GEOOKO-Bensh.* 21: 141–172.
- Kullman L. & Engelmark O. (1991): Historical biogeography of *Picea abies* (L.) Karst. at its subarctic limit in northern Sweden. – *J. Biogeogr.*
- Kuneš P. (2012): Co všechno prozradí pyl : pylová zrna pomáhají vědcům studovat pravěkou vegetaci a klima. *Přírodovědci.cz.* 18–19.
- Lagercrantz U. & Ryman N. (1990): Genetic Structure of Norway Spruce (*Picea abies*): Concordance of Morphological and Allozymic Variation. – *Evolution* 38.
- Lambeck K., Yokoyama Y., & Purcell T. (2002): Into and out of the Last Glacial Maximum: sea-level change during Oxygen Isotope Stages 3 and 2. – *Quat. Sci. Rev.* 21: 343–360.

- Latałowa M. & Van der Knaap W. O. (2006): Late Quaternary expansion of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in Europe according to pollen data. – *Quat. Sci. Rev.* 25: 2780–2805.
- Lehsten D., Dullinger S., Hülber K., Schurgers G., Cheddadi R., Laborde H., Lehsten V., François L., Dury M., & Sykes M. T. (2014): Modelling the Holocene migrational dynamics of *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* (L.) H. Karst. – *Glob. Ecol. Biogeogr.*
- Linder P., Elfving B., & Zackrisson O. (1997): Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. – *For. Ecol. Manag.* 98: 17–33.
- Mauquoy D., Hughes P., & Van Geel B. (2010): A protocol for plant macrofossil analysis of peat deposits. – *Mires Peat* 7: 1–5.
- Molina R. T., Rodríguez A. M., Palaciso A. S., & López F. G. (1996): Pollen production in anemophilous trees. – *Grana* 35: 38–46.
- Molinari C., Bradshaw R., Risbøl O., Lie M., & Ohlson M. (2005): Long-term vegetational history of a *Picea abies* stand in south-eastern Norway: implications for the conservation of biological values. – *Biol. Conserv.* 126: 155–165.
- Novák J., Sádlo J., & Svobodová-Svitavská H. (2012): Unusual vegetation stability in a lowland pine forest area (Doksy region, Czech Republic). – *Holocene* 22: 947–955.
- Ohlson M., Brown K. J., Birks H. J. B., Grytnes J. A., Hörnberg G., Niklasson M., Seppä H., & Bradshaw R. H. W. (2011): Invasion of Norway spruce diversifies the fire regime in boreal European forests. – *J. Ecol.* 99: 395–403.
- Papa C. del & Pasquo M. di. (2007): Paleoenvironmental interpretation and palynology of outcrop and subsurface sections of the Tarija Formation (Upper Carboniferous), northwestern Argentina. – *J. South Am. Earth Sci.* 23: 99–119.
- Pickett S. T. A. & White P. S. (1985): Ecology of natural disturbance and patch dynamics.
- Provan J. & Bennett K. D. (2008): Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. – *Trends Ecol. Evol.* 23: 564–571.
- Rasmussen S. O., Andersen K. K., Svensson A. M., Steffensen J., Vinther B. M., Clausen H. B., Siggaard-Andersen M.-L., Johnsen S. J., Larsen L. B., Dahl-Jensen D., & others. (2006): A new Greenland ice core chronology for the last glacial termination. – *J. Geophys. Res. Atmospheres* 111:.
- Rybníček K. & Rybníčková E. (1994): Historie vegetace. In *Fytocenologie*, pp. 266–276. [Nauka o vegetaci]. – ACADEMIA, Praha.
- Rydin H. & Jeglum J. K. (2013): *The biology of peatlands*, 2e. – Oxford university press.
- Rykiel E. J. (1985): Towards a definition of ecological disturbance. – *Aust. J. Ecol.* 10: 361–365.
- Schelhaas M.-J., Nabuurs G.-J., & Schuck A. (2003): Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. – *Glob. Change Biol.* 9: 1620–1633.

- Schmidt-Vogt H. (1974): Das natürliche Verbreitungsgebiet der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in Eurasien. (The natural range of *Picea abies* (L.) Karst. in Eurasia). – *Allg Forst Jagd-Ztg.* 145: 185–197.
- Schwilk D. W. & Ackerly D. D. (2001): Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. – *Oikos* 94: 326–336.
- Segerström U. (1997): Long-term dynamics of vegetation and disturbance of a southern boreal spruce swamp forest. – *J. Veg. Sci.* 8: 295–306.
- Seidl R., Schelhaas M. J., & Lexer M. J. (2011): Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. – *Glob. Change Biol.* 17: 2842–2852.
- Seppä H., Alenius T., Bradshaw R. H. W., Giesecke T., Heikkilä M., & Muukkonen P. (2009): Invasion of Norway Spruce (*Picea abies*) and the Rise of the Boreal Ecosystem in Fennoscandia. – *J. Ecol.* 97: 629–640.
- Štícha V., Matějka K., Bílek L., Malík K., & Vacek S. (2013): Obnova smrkového lesa po gradaci lýkožrouta v Národním parku Šumava. – *Zprávy Lesn. Výzkumu.*
- Svenning J.-C., Normand S., & Kageyama M. (2008): Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. – *J. Ecol.* 96: 1117–1127.
- Svoboda M. (2008): Efekt disturbancí na dynamiku horského lesa s převahou smrku ve střední Evropě. – *Ochr. Přír.* 31–33.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A. G., & Cosson J. F. (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. – *Mol. Ecol.*
- Tollefsrud M. M., Kissling R., Gugerli F., Johnsen Ø., Skrøppa T., Cheddadi R., Van der Knaap W. O., Latałowa M., Terhürne-Berson R., Litt T., & others. (2008): Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. – *Mol. Ecol.* 17: 4134–4150.
- Tryterud E. (2003): Forest fire history in Norway: from fire-disturbed pine forests to fire-free spruce forests. – *Ecography* 26: 161–170.
- Wanner H., Solomina O., Grosjean M., Ritz S. P., & Jetel M. (2011): Structure and origin of Holocene cold events. – *Quat. Sci. Rev.* 30: 3109–3123.
- Williams J. J. W. (2008): Quaternary Vegetation Distribution. In *Encyclopedia of paleoclimatology and ancient environments*, pp. 856–862. – Springer Science & Business Media.
- Willis K. J. & Van Andel T. H. (2004): Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. – *Quat. Sci. Rev.* 23: 2369–2387.
- Zielonka T., Holeksa J., Fleischer P., & Kapusta P. (2010): A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. – *J. Veg. Sci.* 21: 31–42.